

Beiheft 13

BERND HERKNER:

**Über die evolutionäre Entstehung des tetrapoden
Lokomotionsapparates der Landwirbeltiere**

**Ein konstruktionsmorphologisches Transformationsmodell auf
evolutionstheoretischer Grundlage**

carolinea

Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe 26.2.1999

carolinea, Beiheft 13	353 S.	105 Abb.	Karlsruhe, 26.2.1999
-----------------------	--------	----------	----------------------

Anschrift des Verfassers:

BERND HERKNER, Staatliches Museum für Naturkunde, Erbprinzenstr. 13, D-76133 Karlsruhe

ISSN 0176-4004

Herausgeber: Prof. Dr. S. RIETSCHEL,
Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe
Dr. E. NICKEL, Bezirksstelle für
Naturschutz und Landschaftspflege Karlsruhe
Prof. Dr. G. PHILIPPI, Naturwissenschaftlicher
Verein Karlsruhe
Gesamtherstellung: TextBild GmbH, Karlsruhe
© Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe
Erbprinzenstr. 13, D-76133 Karlsruhe

Vorwort

Der Entstehung der Tetrapoden und dem Landgang wurde seit dem Aufkommen von Evolutionstheorien im 19. Jahrhundert große Aufmerksamkeit gewidmet, nicht zuletzt weil wir als Menschen unter den frühen Tetrapoden auch unsere eigenen Ursprünge zu finden glauben. Das Interesse an diesem Thema hält daher nach wie vor an. Die hier vorliegende Arbeit beschäftigt sich jedoch weniger mit der Frage nach den Vorfahren der Tetrapoden, als mit der Rekonstruktion des transformativen Weges, der, ausgehend von mit Flossen bestückten Fischen, zu sich pedal an Land fortbewegenden Vierbeinern führte. Es geht hier also um die Erstellung eines Ablaufmodells, das erklärt, wie der Lokomotionsapparat einer Fisch-Konstruktion in kontinuierlichen Entwicklungsschritten über funktionstüchtige Zwischenstadien in den einer Tetrapoden-Konstruktion überführt werden kann. PETERS & W.F. GUTMANN haben bereits 1978 darauf hingewiesen, daß trotz der langen Forschungsgeschichte zum Thema der Tetrapodenevolution, keine naturwissenschaftlich begründete Theorie vorliegt, die diesen transformativen Wandel in seinem Ablauf erklärt. Die beiden Autoren haben daher hierzu ein Ablaufmodell vorgelegt (siehe auch PETERS 1985 b, 1993), das jedoch in einer sehr allgemeinen Form bleibt und somit noch viele Fragen offen läßt. Es war nun mein Anliegen, sich eingehender der genannten Fragestellung zu widmen und stärker die strukturellen Grundlagen für die Entwicklung der tetrapoden Lokomotionsapparate zu berücksichtigen sowie den transformativen Weg bis in die Details herauszuarbeiten. Hierzu wurden umfangreiche Recherchen angestellt, die zahlreiche Teildisziplinen der Biologie, wie Morphologie, Physiologie, Embryologie, Biomechanik und Ökophysiologie, in die Betrachtung mit eingeschlossen. Teile der Arbeit wurden bereits publiziert und/oder auf wissenschaftlichen Tagungen vorgestellt (siehe Publikationsliste im Anhang).

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich jedoch nicht nur mit der Evolution der Tetrapoden, sie soll auch als Beitrag zur Weiterentwicklung des methodischen und evolutionstheoretischen Gebäudes betrachtet werden, das am Forschungsinstitut Senckenberg ursprünglich von K. BONIK, J. FRANZEN, M. GRASSHOFF, W.F. GUTMANN, D. MOLLENHAUER und D.S. PETERS erarbeitet worden ist. Dazu war es nötig, sich auch mit erkenntnistheoretischen, methodologischen und sogar linguistischen Fragestellungen zu beschäftigen. Wegen der für Biologen ungewohnten Denkweise ist der methodische und erkenntnistheoretische Teil der Arbeit sehr ausführlich. Die gesamte Arbeit soll auch als Anleitung für Studenten, Diplomanden und Doktoranden nutzbar sein, die mit dieser Methode arbeiten möchten. Ein weiteres Anliegen, das sich aus meiner Beschäftigung mit methodologischen Fragestellungen ergeben hat, besteht darin, eine Alternative zu dem gegenwärtig herrschenden Wissenschaftspositivismus zu bieten, denn

allzuoft lassen sich Wissenschaftler, den Theoriencharakter ihrer Arbeit nicht mehr erkennend und ihre Ergebnisse für objektive Wahrheiten haltend, zu Aussagen von zum Teil hoher politischer Relevanz hinreißen, die das auf der Grundlage ihrer Methode Sagbare bei weitem überschreiten. Gegen diese Form des Wissenschaftsbildes wendet sich auch MOLLENHAUER (1993, S. 38) in einem Aufsatz über die Vermittlung wissenschaftlicher Inhalte im Schulunterricht: „Danach sitzen Forscher unbeirrt vom Tagesgeschehen und in der verlässlichen Gewißheit, daß sie unumstößliche Wahrheiten aus der Natur herausfinden, still beim Anhäufen von Informationen, die sich im Laufe der Zeit zu schönen Konzepten zusammenfügen. Gar nicht so selten pflegt man solch ein Zerrbild von intellektuell garantierter Sicherheit angesichts des weithin vermuteten Schwundes der Werte von Moral, Politik und Religion. Unterricht nach dem Leitbild einer Wahrheitsssuche leistet der Wissenschaft Bärendienste und ist gefährlich im Blick auf die vielen fürchterlichen Biologismen, die wir hinter und möglicherweise auch vor uns haben. Wenn nämlich biologische Theorien nicht mehr als solche erkannt werden, und als verbindliche Wahrheiten genommen werden, können sie unheilvolle Begründungen liefern; dies ist an den Rassentheorien ganz deutlich geworden.“

Wie sehr MOLLENHAUER mit seinen Befürchtungen Recht hat, wird in einem Zitat von Ernst MAYR (1970, S. 408/409) deutlich, das sich auf den letzten Seiten seines weit bekannten Buches „Population, species, and evolution“, in dem offenbar von wenigen gelesenen Kapitel „Eugenic measures“ findet: „Perhaps it is not unreasonable to assume that a person with good record of achievement in certain areas of human endeavor has on the average a more desirable gene combination than a person whose achievements are less spectacular. In our present society, the superior person is punished by the government in numerous ways, by taxes and otherwise, which make it more difficult for him to raise a large family.“ Das Zitat von Ernst MAYR vermittelt oberflächlich den Eindruck einer wissenschaftlichen Aussage, tatsächlich ist sie aber eine politische, die sich nicht objektiv aus wissenschaftlichen Fakten ergibt. Wer legt denn fest, was eine bedeutende Leistung ist? Wer bestimmt, was eine überlegene Person ist? Auch wenn MAYR rassische Kriterien als Maßstab für die Überlegenheit einer Person ablehnt, so ist doch auch die Festlegung der Überlegenheit nach dem IQ oder dem Einkommen eine diskriminierende Maßnahme, was für jede Form eugenischer Maßnahmen gilt. Es muß klar sein, daß die Wissenschaft keine objektiven Kriterien für solche Entscheidungen liefern kann. Die Verantwortung bleibt beim einzelnen Menschen, sie kann nicht auf die „Natur“ abgeschoben werden. Aus diesem Grund wurde in der vorliegenden Arbeit großen Wert darauf gelegt, eine Denkweise zu vermitteln, die solchen Überinter-

pretationen wissenschaftlicher Ergebnisse vorbeugt. Sie soll als auffordernde Einladung aufgefaßt werden, sich auf die Denkweise und den hier vorgeschlagenen Argumentationsweg einzulassen, ihn auszuprobieren und zu sehen, was man damit machen kann. Ich möchte da-

her meine Ausführungen mit den Worten beenden, mit denen WITTGENSTEIN (1930) sein Buch „Philosophische Bemerkungen“ einleitete: „Dieses Buch ist für solche geschrieben, die diesem Geist freundlich gegenüberstehen.“

Inhalt

Vorwort		4. Die Sarcopterygier-Konstruktionen und ihre Entstehung	72
Einleitung	1	4.1 Bestandsaufnahme	75
1. Theorie und Methode	3	4.2 Konstruktionsanalyse	77
1.1 Voraussetzungen und Konsequenzen der theoretischen Position	3	4.2.1 Dipnoider Konstruktionstyp	77
1.2 Theoretische Grundlagen und methodischer Ansatz	6	4.2.2 Rhipidistiider Konstruktionstyp	90
1.2.1 Wirklichkeit, Gegenstand und Begriff	7	4.2.3 Porolepidiider Konstruktionstyp	105
1.2.2 Wissenschaftliche Kommunikation und Forschungsgegenstand	8	4.2.4 Actinistiider Konstruktionstyp	111
1.3 Organismustheorie und Evolutionstheorie	9	4.2.5 Onychodontider Konstruktionstyp	120
1.3.1 Maschinenmodell	9	4.3 Lokomotionsweisen der rezenten Sarcopterygier	122
1.3.2 Hydraulik und Form	12	4.3.1 <i>Neoceratodus</i>	122
1.3.3 Bionomie und Reproduktion	17	4.3.2 <i>Protopterus</i>	126
1.3.4 Veränderung, Entwicklung, Ontogenese und Evolution	18	4.3.3 <i>Lepidosiren</i>	133
1.3.5 Evolutionsmechanismen	23	4.3.4 <i>Latimeria</i>	133
1.4 Rekonstruktionsmethode	28	4.4 Entstehung der Sarcopterygier-Konstruktionen	139
2. Wirbeltier-Konstruktionen, Lokomotion und Bionomie	34	4.4.1 Hypothetische Ausgangskonstruktion	140
2.1 Lokomotion als Leistung bionomer Konstruktionen	34	4.4.2 Evolutionäres Transformationsmodell	144
2.2 Wirbeltiere als hydraulische bionome Konstruktionen	36	5. Die Entstehung der Tetrapoden-Konstruktion und der Landgang	161
Rekonstruktion	40	5.1 Bestandsaufnahme der ältesten Tetrapodenfossilien	168
3. Konstruktive Vorbedingungen für die Entwicklung der Tetrapoden	41	5.2 Konstruktionsanalyse	173
3.1 Entstehung der Chordaten-Konstruktionen	42	5.2.1 Ichthyostegider Konstruktionstyp	173
3.2 Vorbedingungen für die Entstehung der Gnathostomen-Konstruktionen	48	5.2.2 Acanthostegider Konstruktionstyp	179
3.3 Entstehung der Gnathostomen-Konstruktionen	52	5.2.3 Tulerpetonider Konstruktionstyp	187
3.3.1 Entwicklungen im hinteren Körperabschnitt	53	5.3 Bestimmung einer hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion	192
3.3.2 Entwicklungen im mittleren Körperabschnitt	56	5.3.1 Konstruktionsbeschreibung	192
3.3.3 Entwicklungen im vorderen Körperabschnitt	59	5.3.2 Mechanik der Tragkonstruktion	199
3.3.4 Entwicklung der Gürtel	61	5.3.3 Lokomotionsmechanik	205
3.3.5 Differenzierung der paarigen und unpaarigen Flossen	63	5.4 Bestimmung der Vorläuferkonstruktion	227
3.4 Vorbedingungen für die Entstehung der Sarcopterygier Konstruktionen	66	5.4.1 Voraussetzungen für die Entstehung der Tetrapoden-Konstruktion und den Landgang	227
3.4.1 Transformationsmöglichkeiten mit hohem spezifischem Gewicht	66	5.4.2 Auswahl möglicher Vorläufer	249
3.4.2 Verringerung des spezifischen Körpergewichts durch Abbau bestimmter Strukturen	67	5.4.3 Beschreibung der hypothetischen Ausgangskonstruktion	265
3.4.3 Verringerung des spezifischen Körpergewichts durch Auftriebskörper	68	5.5 Evolutionäres Ablaufmodell	270
3.4.4 Transformationsmöglichkeiten mit Auftriebskörpern	70	5.5.1 Vom Dauerschwimmer zum litoralen Lauerjäger	270
		5.5.2 Entstehung der Tetrapodenextremität und die Differenzierung der Gürtel	275
		5.5.3 Übergang zu einer terrestrischen Lebensweise	294
		6. Diskussion	305
		Zusammenfassung	328
		Danksagung	330
		Literaturverzeichnis	331
		Anhang	353

Einleitung

Wie jeder selbst in der Natur, in Zoologischen Gärten oder beim Anschauen eines Tierfilms beobachten kann, zeigen die sogenannten Landwirbeltiere eine ungeheure Vielfalt an Fortbewegungsweisen. Neben der Lokomotion an Land, können sich die meisten Tiere auch im Wasser fortbewegen, viele können sogar fliegen. Innerhalb dieser drei Fortbewegungsmedien ist die Spannweite der Lokomotionsweisen geradezu unüberschaubar vielfältig. Einige davon erscheinen uns extrem, wie die grabende Fortbewegungsweise der Mulle, die sich mit Hilfe ihrer Zähne durch den Boden bohren, oder die Art und Weise, wie sich ein Faultier, an seinen hakenartig gekrümmten Krallen hängend, im Zeitlupentempo durchs Geäst bewegt. Andere versetzen uns aufgrund ihrer Leistungsfähigkeit in Erstaunen, wie Kolibris, bei deren Schwirrflug die Flügel bis zu 50 mal pro Sekunde hin und her geschlagen werden, oder der Streifenbasilisk, der fähig ist, seine Hinterbeine so hochfrequent zu bewegen, daß er zweibeinig über eine Wasseroberfläche rennen kann, ohne nennenswert einzusinken. Die Liste der Höchstleistungen und der uns extrem anmutenden Fortbewegungsweisen ließe sich mühelos weiterführen.

Aber auch das individuelle Fortbewegungsspektrum ist bei den Landwirbeltieren häufig sehr hoch. So gibt es Formen, wie die Wasservögel, die schwimmen, tauchen, fliegen und auf dem Boden laufen können. Sogar Tiere, von denen man es oft gar nicht erwartet, weisen häufig eine Vielzahl von Fortbewegungsmöglichkeiten auf, wenn man bedenkt, daß Ziegen, trotz ihrer nicht zum Festhalten geeigneten Hufe, auf Bäume klettern oder auf den Hinterbeinen laufen können, um an hochgelegene Blätter zu gelangen. Aber selbst wenn man nur die Fortbewegungsweisen auf ebenem Substrat betrachtet, sind die individuellen Möglichkeiten meist vielfältig, was zum Beispiel in den vielen Gangarten der Pferde zum Ausdruck kommt, deren Fortbewegungsweisen durch die Nutzung als Zug- und Transportmittel schon früh begrifflich systematisiert wurden.

Eine wissenschaftliche Auseinandersetzung mit den Lokomotionsformen von Tieren begann dagegen erst relativ spät im 19. Jahrhundert und hängt möglicherweise mit der Erfindung der Fotografie zusammen, mit der sich durch das Zerlegen der Bewegung in einzelne Bilder die unterschiedlichen Gangarten besser und vor allem reproduzierbar analysieren ließen. Damit begann eine bis heute anhaltende Systematisierung der Lokomotionsweisen. Zu den Pionieren gehören hier MUYBRIDGE und MAREY, deren umfangreiche fotografische Darstellungen von Bewegungssequenzen auch heute noch genutzt werden. Mit der Entwicklung der Filmkamera wurde die dokumentarische Arbeit in starkem Maße erleichtert, da nun nicht mehr eine Unzahl von Fotoapparaten benötigt wurde, deren Auslöser über Bodenkontakte betätigt werden mußten. Eine der mo-

dernsten Dokumentationsmethoden besteht heute in der Röntgenkinematographie, mit der die Bewegung des Skeletts und seiner Elemente während der Lokomotion analysiert werden kann. Aufgrund der hohen Strahlenbelastung für die untersuchten Tiere sollte diese Methode jedoch mit der nötigen Verantwortung vorgenommen werden, also nur dann, wenn sorgfältig geprüft wurde, ob der wissenschaftliche Nutzen gegenüber dem Schaden für die Tiere in einem vertretbaren Verhältnis steht.

Innerhalb der heutigen Lokomotionsforschung sind die Schwerpunkte und Zielsetzungen recht verschieden. Im Gegensatz zur reinen Beschreibung der Fortbewegungsweisen, besteht das gegenwärtige Interesse überwiegend in der Aufklärung der funktionellen Zusammenhänge zwischen Lokomotionsapparat und Fortbewegungsmodus. Die Methoden und Schwerpunkte sind hierbei recht unterschiedlich. Der traditionsreichste Ansatz ist sicherlich der mechanisch-anatomische, der bis ins Altertum zurückreicht und heute durch die moderne Funktionsmorphologie vertreten wird. Der Schwerpunkt liegt dabei in der Aufklärung der Kraftübertragungsmechanismen der morphologischen Strukturen und der Erforschung der Materialeigenschaften. Aus den physiologischen Disziplinen wird dagegen überwiegend der energetische Aspekt der Fortbewegung im Zusammenhang mit der Stoffwechsellistung oder mit spezifischen Organleistungen beleuchtet, wohingegen sich der biophysikalische Forschungsbereich mit der Kraftübertragung auf das jeweilige Lokomotionssubstrat beschäftigt, indem versucht wird, die auftretenden Kräfte zu quantifizieren und zu berechnen. Zwischen den einzelnen Disziplinen gibt es jedoch häufig große Überschneidungen. Mit Hilfe des konstruktionsmorphologischen Ansatzes wird versucht, die verschiedenen Schwerpunkte methodisch zu integrieren.

Die Ergebnisse der Lokomotionsforschung lassen sich auch für die Interpretation von Fossilien nutzen. Dies ist aber, will man sich nicht auf platte Analogieschlüsse beschränken, nicht immer einfach, vor allem wenn man bedenkt, daß es sich bei den meisten Fossilien nur um versteinerte Knochen handelt, also um einen geringen Teil des Lokomotionsapparates. Um auf dieser Basis zuverlässige Aussagen machen zu können, muß man schon über ein gehöriges Maß an Kenntnissen über die konstruktiven Zusammenhänge verfügen. Trotz aller Fortschritte der Lokomotionsforschung in den letzten Jahrzehnten, sind wir jedoch von einem umfassenden Verständnis der tierischen Fortbewegung noch weit entfernt (BLICKHAN 1993). Die Rekonstruktionen der Fortbewegungsmöglichkeiten ausgestorbener Tiere müssen daher zwangsläufig recht grob und mit einem gewissen Fehler behaftet sein, gerade unter dem schon erwähnten Gesichtspunkt, daß es viele Tiere gibt, denen man eine

bestimmte Fortbewegungsweise nicht zutrauen würde, hätte man sie nicht schon einmal beobachtet. Wer käme schon auf der Basis eines Wasseramselskelettes auf die Idee, daß sich dieses Tier auszeichnet unter Wasser fortbewegen kann. Trotz all der Schwierigkeiten läßt sich doch mit der entsprechenden Vorsicht, auf der Basis geeigneter Methoden, recht viel über die Fortbewegungsmöglichkeiten ausgestorbener Wirbeltiere aussagen. Zu der Vielfalt der rezenten Lokomotionsformen tritt damit ein nicht minder variationsreiches Spektrum an Fortbewegungsweisen ausgestorbener Tiere hinzu.

Auf evolutionstheoretischer Grundlage ergibt sich hier die Frage, wie sich diese Fortbewegungsweisen entwickelt haben, und aus welchen Vorläufern die unterschiedlichen Lokomotionsapparate hervorgegangen sind. Es stellt sich damit also die Frage nach der Herkunft der Tetrapoden, die die Wissenschaft seit dem Aufkommen des Evolutionsgedankens beschäftigt. Die inzwischen geradezu unüberschaubare Menge an Literatur belegt das bis in die Gegenwart anhaltende Interesse. Allgemein wird heute davon ausgegangen, daß sich die gesamten Tetrapoden von Vorläufern ableiten, die sich mit ihren vier seitlich abgespreizten Beinen und unter Mitwirkung von horizontalen Körperbiegungen in schlängelnd-schreitender Weise fortbewegten. Weiter wird angenommen, daß diese wiederum von bestimmten Fischformen aus der Gruppe der Sarcopterygii abstammen. Trotz dieses Konsenses besteht nach wie vor keinesfalls Einigkeit darüber, welcher Fischtyp innerhalb der genannten Gruppe als Vorläufer in Frage kommt, ob die Tetrapoden einmal oder mehrfach entstanden sind, wie der Schritt an Land vonstatten ging, oder darüber, wie sich die morphologische Entwicklung vollzogen hat. Die Liste der strittigen Punkte ließe sich problemlos weiterführen. Gerade der in vielen Lehrbüchern dargestellten lieb gewonnenen Einsicht, die Entwicklung der Tetrapoden habe sich, ausgehend von einem eusthenopteronähnlichen Vorläufer, über ein ichtyostegaähnliches Zwischenstadium zu landlebenden Formen entwickelt, wird heute zunehmend widerprochen (THOMSON 1994, AHLBERG & MILNER 1994). Selbst der über Jahrzehnte andauernde Konsens, daß sich die Tetrapoden von Crossopterygiern ableiten, wurde inzwischen von ROSEN, FOREY, GARDINER und

PATERSON (1981) zu Gunsten einer Ableitung von Lungenfischen aufs neue in Frage gestellt.

In der folgenden Arbeit wird versucht, den konstruktiven Ausgangspunkt zu ermitteln, von dem aus sich die verschiedenen Lokomotionsapparate und Fortbewegungsweisen der Tetrapoden entwickeln konnten. Als das zentrale Ereignis wird in diesem Zusammenhang der sogenannte Schritt an Land gesehen, der Übergang vom Fisch zum Landwirbeltier. Es stellt sich hierbei die Frage, welche Fisch-Konstruktion sich in eine Tetrapoden-Konstruktion schrittweise transformieren läßt. Um dies zu rekonstruieren, wird die in Frage kommende Fischgruppe der sogenannten Sarcopterygii in ihrer evolutionären Dynamik konstruktionsmorphologisch interpretiert. Die Grundlage bildet hierzu ein eigens dafür entwickeltes Evolutionsmodell zur Entstehung der Chordaten-Konstruktionen im allgemeinen und der Gnathostomen-Konstruktionen im besonderen. Die sich daraus ergebenden Erkenntnisse werden dann für die Rekonstruktion des Landganges und die Entstehung der Tetrapoden-Konstruktion genutzt.

Ziel ist also, die Erstellung eines umfassenden Transformationsmodells zur evolutionären Entwicklung des tetrapoden Lokomotionsapparates, das bei der Entstehung der Chordaten beginnt und über die Entwicklung der Gnathostomen zu den Sarcopterygiern überleitet und schließlich bei der Entstehung einer Tetrapoden-Konstruktion endet, die als Ausgangsform für die vielfältigen Lokomotionsapparate der fossilen und rezenten Landwirbeltiere stehen soll. Neben dem genannten Ziel stellt ebenso die Weiterentwicklung der Rekonstruktionsmethode und der zugrundeliegenden Evolutionstheorie einen großen Teil der Arbeit dar. Die Grundlagen hierzu bilden die im Forschungsinstitut Senckenberg ursprünglich von K. BONIK, J. FRANZEN, M. GRASSHOFF, W.F. GUTMANN, D. MOLLENHAUER und D.S. PETERS im Rahmen der Arbeitsgruppe kritische Evolutionstheorie erarbeiteten Theoreme. Die in dieser Arbeit weiterentwickelten Theorien und Modelle werden im folgenden Kapitel, zusammen mit den zugrundeliegenden wissenschafts- und erkenntnistheoretischen Positionen ausführlich dargestellt und diskutiert. Sie finden in der darauffolgenden Rekonstruktion ihre Anwendung.

*"Rabbit's clever," said Pooh thoughtfully.
"Yes," said Piglet, "Rabbit's clever."
"And he has Brain.
"Yes," said Piglet, "Rabbit has Brain.
There was a long silence.
"I suppose," said Pooh, "that that's why he
never understands anything.*

A.A. MILNE

Kapitel 1

Theorie und Methode

Wenn von der Evolutionstheorie die Rede ist, wird meistens vorausgesetzt, daß jeder weiß, worum es geht. Ist das aber wirklich der Fall? Ist immer klar, welche Evolutionstheorie gemeint ist? Die klassisch darwinistische, die synthetische, die systemtheoretische oder etwa die neodarwinistische? WUKETTIS (1995) stellt in seinem Buch „Evolutionstheorien“ nicht weniger als zehn heute relevante Theorien vor, von denen bis auf die kritische Evolutionstheorie alle auf einer darwinistischen Basis stehen. Trotz dieses gemeinsamen Fundaments unterscheiden sich die einzelnen Theorien vor allem im Organismuskonzept (wenn überhaupt vorhanden) sowie in der Vorstellung, was eigentlich evoluiert. Im einen Fall sind es Arten oder andere taxonomische Kategorien, im anderen Fall Individuen und im nächsten Fall sind es nur noch Gene bzw. das Genom, das evoluiert. Auch innerhalb der einzelnen Theorien besteht unter ihren Vertretern häufig keine Einigkeit, was denn nun eigentlich die Gegenstände der Evolution sind. Um so wichtiger erscheint es bei evolutionären Aussagen, immer auf die theoretischen Grundlagen zu verweisen. Gerade wenn die dabei vorliegende Evolutionsvorstellung nicht einer der formulierten Evolutionstheorien entspricht, was nicht selten der Fall ist, müssen die zugrundeliegenden Prämissen, um der Verständlichkeit und der Reproduzierbarkeit willen, explizit dargestellt werden. Erschwerend kommt hinzu, daß die Evolutionsvorstellungen häufig ein Sammelsurium aus den verschiedenen Theorien darstellen, was die wissenschaftliche Kommunikation nicht gerade erleichtert. Viele Streitigkeiten über die Beurteilung von beobachteten Phänomenen ließen sich schon durch die Klarlegung der jeweiligen Prämissen ausräumen, wenn also deutlich würde, daß die Unstimmigkeiten durch die verschiedenen Sichtweisen, nicht aber durch die falsche Einschätzung des Phänomens erzeugt wurden. Es wird hier deutlich, daß es nicht darum geht zu entscheiden, was denn nun wirklich evoluiert, die Arten, die Gene oder etwas anderes, sondern um die Bestimmung der „Spielregeln“, die Darlegung der me-

thodischen Grundlagen und die damit erst möglich werdende Reproduzierbarkeit wissenschaftlicher Aussagen. Es kann dann geprüft werden, ob die auf der Basis verschiedener Sichtweisen (Methoden) gezogenen Schlüsse über ein geeignetes Korrelationsverfahren miteinander vergleichbar gemacht werden können oder nicht. Nur dann, wenn dieselben Maßstäbe, dieselben Wahrheitskriterien vorliegen, kann über richtig oder falsch entschieden werden. Die Wahrheitskriterien indes müssen festliegen. Ob diese in der Natur festgelegt sind oder ob sie von uns selbst handelnd festgelegt werden, darüber scheiden sich die Geister. Spätestens hier kommen weltanschauliche Dinge ins Spiel.

1.1 Voraussetzungen und Konsequenzen der theoretischen Position

Es treten sich hier also zwei fundamentale Sichtweisen gegenüber, die naturalistische und die operationale (die handlungstheoretische). Beide Ansätze beschäftigen sich mit naturwissenschaftlichen Fragen auf der Basis empirischer Forschung. Während die Aufgabe der Naturwissenschaft aus naturalistischer Sicht im Erkennen der wahren Natur der Welt durch vorurteilsfreie Beobachtung liegt, besteht sie vom operationalen Standpunkt aus in der Produktion von Naturerkenntnissen im Sinne einer zweckgerichteten menschlichen Handlung. Dazu schreibt JANICH (1992 a, S. 17): „Naturerkenntnis ist ein Machen von Erfahrung, das nun handlungstheoretisch verstanden, als Erfolg oder Mißerfolg der Handlung des Naturforschers erscheint. Damit gewinnt aber der *Naturforscher*, der sich selbst für seine Handlungen Zwecke setzt und an deren Erreichen oder Verfehlen seine Erfahrungen sammelt, eine *aktive und konstruktive Rolle* -

im Unterschied zur passiven und rezeptiven Rolle des bloßen Naturbeobachters, dem sich (vermeintlich) Naturgesetze via Naturphänomenen aufdrängen“

Im einen Fall werden also Wahrheiten über Gelingen oder Mißlingen einer zweckgerichteten Handlung von Menschen produziert, im anderen Fall werden sie entdeckt. Es muß dabei betont werden, daß die dargelegte Produktion von Wahrheiten nicht gleichbedeutend mit dem Erfinden von Wahrheiten ist, da sie durch die „Instanz“ des Erfolges oder Mißerfolges der Handlung nicht nur abhängig von Empirie ist, sondern auch überprüft werden kann. Eine empirische Überprüfung ist jedoch nur handelnd unter Angabe der Zielsetzung (des Zwecks) möglich, z. B. in Form von wissenschaftlichen Experimenten. Da eine Entscheidung über Gelingen oder Mißlingen eines Experiments erst durch das Erreichen oder Verfehlen des Zwecks getroffen werden kann, dieser aber vom Experimentator gesetzt wird, ist die „Instanz“ des Erfolges und Mißerfolges nie unabhängig von menschlichen Praktiken (Vorurteilen). Diese Vorstellung von Empirie unterscheidet sich deutlich von der naturalistischen, bei der die über wahr oder falsch entscheidende „Instanz“ als Naturgesetzlichkeit, als „Gesetz“ der Natur, grundsätzlich außerhalb menschlicher Handlung steht und von dieser unabhängig gesehen wird. Dazu POPPER (1987, S. 36): „Unser aller Aufgabe als denkende Menschen ist die Wahrheitsfindung. Die Wahrheit ist absolut und objektiv, nur haben wir sie nicht in der Tasche. Es ist etwas, das wir dauernd suchen und oft nur schwer finden; und unsere Annäherung an die Wahrheit versuchen wir dauernd zu verbessern. Wäre die Wahrheit nicht absolut und objektiv, so könnten wir uns nicht irren“

Während der Naturalist grundsätzlich nicht akzeptieren kann, daß seine für ihn absolut geltenden Wahrheiten Produkte seiner eigenen Maßstäbe und Vorgehensweisen sind, bestreitet dagegen der Handlungstheoretiker nicht, daß es möglicherweise absolute Wahrheiten geben könnte, er weiß aber, daß er darüber keine reproduzierbaren Aussagen machen kann, ohne handelnd einzugreifen, wodurch die vermeintlich absolute Wahrheit wieder zur produzierten Wahrheit gemacht würde. Der Handlungstheoretiker verläßt sich deswegen, statt sich auf Spekulationen über die wahre Natur der Welt einzulassen, auf Dinge der Tat, auf Tat-sachen, also auf reproduzierbare menschliche Handlungen und Verfahrensweisen. Die Re-produzierbarkeit von Erkenntnissen wird durch die sprachliche Formulierung des Produktionsverfahrens und dessen Dokumentation gewährleistet. Da die so hergestellte Intersubjektivität von Sprache abhängt, diese aber wiederum mit Begriffen operiert, müssen die verwendeten Begriffe ebenfalls in einem Normierungsverfahren reproduzierbar gemacht werden. Mit diesen Begriffen können dann die Gegenstände, über die gesprochen werden soll, empirisch vorgehend konstruiert werden. Auf der Basis der normierten Begriffe und

den hergestellten Gegenständen kann dann das Theoriengebäude als Gegenstandsbereich erstellt werden, innerhalb dessen und nur dort die wissenschaftlichen Aussagen Geltung haben sollen.

Da das begriffliche Normierungsverfahren ebenfalls nur durch sprachliche Formulierung erfolgen kann, also mit einer Sprache, die im alltäglichen Leben schon praktiziert wird, kann die Begriffsbestimmung und damit die wissenschaftliche Kommunikation nicht unabhängig vom jeweiligen sozial-historischen Kontext gesehen und verstanden werden. „Die (hier in Betracht kommende) *Sprache* ist kein Naturgegenstand, sondern selbst ein *Kulturprodukt* und folgt in ihrer Entstehung einer prototypischen Zivilisationsleistung der Handwerker: Der Meister lehrt den Lehrling zugleich das Machen und das (fachspezifische) Reden“ (JANICH 1992 a, S. 18). BREGER (1985, S. 76) drückt es noch drastischer aus: „Der Erkenntnisprozess bringt reproduzierbares, technisch nutzbares und in gewisser Weise überzeitlich gültiges Wissen über die Natur und ihre Abläufe hervor. Dieses Wissen läßt sich jedoch nur mit den jeweils historisch und gesellschaftlich zur Verfügung stehenden begrifflichen und technischen Mitteln fixieren; die naturwissenschaftliche Wahrheit ist wie jede Wahrheit - historisch bedingt. Die traditionelle bürgerliche Selbstüberschätzung der Vernunft neigt zu der Meinung, daß die Vernunft sich dieser historischen Bedingtheit entledigen und als körperlose, nicht-gesellschaftliche, überhistorische Vernunft der Natur auf die Schliche kommen könnte“

Die hier kurz umrissene operationale Verfahrensweise zur Produktion und Re-produktion wissenschaftlicher Erkenntnisse ist eine Konsequenz der nicht-naturalistischen oder wie JANICH sagt, kulturalistischen Weltanschauung. Im Gegensatz zu dieser Sicht kann sich der Naturalist aufgrund seiner Weltanschauung die aufwendigen Normierungsverfahren sparen. Da er davon ausgeht, daß die Sprache die Welt bzw. die Natur abbildet, ergibt sich bei ihm weder die Notwendigkeit einer Begriffsbestimmung noch einer Gegenstandskonstitution. Seine Naturgegenstände sind einfach da, sie liegen, so wie sie sind, unabhängig vom Menschen als Entität vor und können prinzipiell als solche erfaßt werden. Es ist daher nicht verwunderlich, daß die Forderung nach Darlegung des methodischen Weges bis zurück zur Begriffsebene, ja sogar bis zu den sozial-historischen Zusammenhängen, von Naturalisten als unnötig, wenn nicht sogar als unsinnig betrachtet wird. Der extremste Standpunkt wird in dieser Hinsicht von den Vertretern der evolutionären Erkenntnistheorie (EE) und seinen Vorreitern vertreten (LORENZ 1941, 1959, 1973, LORENZ & WUKETITS 1984, VOLLMER 1975, 1982, 1985, 1986, 1987, 1993, 1995, RIEDL 1975, 1980, 1987, 1994, RIEDL & BONET 1987, RIEDL & WUKETITS 1987, MOHR 1983, WUKETITS 1986, OESER & SEITELBERGER 1988), die davon ausgehen, daß der Mensch aufgrund seiner

evolutionären Entwicklung grundsätzlich in der Lage ist, die wahre Natur der Welt zu erkennen, weil die Evolution fortwährend alles, was nicht an die tatsächlichen Verhältnisse angepaßt war, ausselektiert habe. Wie groß hier die Kluft zwischen kulturalistischem und naturalistischem Ansatz ist, wird in folgendem Zitat deutlich (VOLLMER 1993, S. 137): „Einerseits haben wir betont, daß unser Erkenntnisvermögen keineswegs ideal ist. Das liegt daran, daß unser Gehirn nicht eigentlich als Erkenntnisorgan, sondern in erster Linie als Überlebensorgan entstanden ist. Andererseits haben wir festgestellt, daß unser Erkenntnisvermögen doch recht tauglich ist. Das liegt daran, daß wir das Ergebnis einer langen evolutionären Entwicklung sind, in der falsche Weltbilder weniger Chancen hatten als richtige.“ Beängstigend an dieser Vorstellung ist vor allem der Totalanspruch der evolutionären Erkenntnistheorie auf die Wahrheitskriterien und die daraus resultierende gesellschaftliche Tragweite, ermöglicht sie doch dem Menschen, und speziell dem Wissenschaftler, sich der ethischen Verantwortung seiner eigenen Handlungsweise zu entziehen. Wenn der evolutionäre Erfolg über wahre und falsche Weltbilder entscheidet, kann jedes „erfolgreiche“ Weltbild und sei es in seinen Folgen noch so unmenschlich als „natürlich“ gerechtfertigt und gegen nichterfolgreiche Andersdenkende durchgesetzt werden. Hier wird deutlich, wohin naturalistische Vorstellungen führen können, aber nicht müssen. JANICH (1992 a, S. 21) hebt gerade den Gesichtspunkt der Verantwortung im Zusammenhang mit der zweckorientierten Handlungsweise des Wissenschaftlers hervor, indem er sagt: „*Naturwissenschaft* soll dabei [bei der Bestimmung von Zielen, d. A.] als *Teil unserer kulturellen Praxis* begriffen, über die bloß technische Beherrschung hinaus dem Bereich des vermeintlich Naturgesetzlichen und Verfügbaren entzogen und dem Bereich des geplant betriebenen und deshalb zu Verantwortenden zugeführt werden“ (zu kritischen Auseinandersetzungen mit der evolutionären Erkenntnistheorie siehe SPAEMANN et al. 1984, BIERI 1987, MACHO 1987, JANICH 1987, ENGELS 1989, KULL 1992, PÖLTNER 1993, MINNIGERODE 1994, WEINGARTEN 1993, WEINGARTEN & M. GUTMANN 1994)

Da die beiden Sichtweisen, die naturalistische und die operationale, wie gezeigt wurde, weitreichende Konsequenzen sowohl für das wissenschaftliche Vorgehen als auch für die Interpretation wissenschaftlicher Ergebnisse haben, handelt es sich bei der Auseinandersetzung mit dieser Problematik keinesfalls um philosophische Spielereien, von denen die Naturwissenschaft unbeeinflusst bleibt. Dies wird hier deswegen betont, weil im Gespräch mit Biologen oder Paläontologen an dieser Stelle häufig mit dem Argument abgebrochen wird, daß es ihnen nun doch zu philosophisch würde, und man sich lieber wieder auf den (scheinbar) festen Boden naturwissenschaftlicher Tatsachen begäbe, als wäre das Problem damit aus der Welt geschafft. Aus der Sicht des Handlungstheoretikers kann die Panik des Naturalisten,

den Boden unter den Füßen zu verlieren, nur auf Unverständnis stoßen, geht es im operationalen Ansatz doch um Sachen der Tat, also um gerade die Tat-sachen, aufgrund derer sich der Naturalist auf sicherem Boden fühlen könnte. Diese Verhaltensweise ist nur verständlich, wenn man davon ausgeht, daß der operationale Ansatz von vielen Naturwissenschaftlern, auch von denen, die sich selbst nicht als Naturalisten bezeichnen würden, mißverstanden wird. Der Standpunkt, daß Aussagen über die wahre Natur der Welt, also über eine absolute Realität, nicht in den Bereich naturwissenschaftlicher Forschung gehört, wird häufig gleichgesetzt mit der Leugnung einer wie auch immer gearteten Wirklichkeit an sich und der Zuwendung zu frei Erfundenem. Daß die operationale Konstruktion einer Wirklichkeit gerade nicht unabhängig von Empirie ist, konnte oben hoffentlich deutlich gemacht werden.

Dieses immer wieder auftretende Mißverständnis zeigt sich beispielhaft in der Kontroverse zwischen WILLMANN und VERHAAGH, die in einem Tagungsband zum Thema „Artbegriff versus Evolutionstheorie?“ dokumentiert ist (FREY & HERKNER 1993), die uns wieder zu der anfänglichen Fragestellung, was eigentlich evoluiert, was also die Einheiten der Evolution sind, zurückführt. Hierin schreibt WILLMANN (1993 a, S. 23): „Im Rahmen der Biologie das Wesen von Arten zu ergründen, impliziert die Vorstellung, daß Arten reale Einheiten der Natur sind, denn Gegenstand der Naturwissenschaft sind Realitäten in der Natur. Würde man davon ausgehen, daß Arten keine realen Einheiten in der Natur sind, können Wesen und Struktur der Art nicht Ziel naturwissenschaftlicher Fragestellung sein“ Die anschließende Kritik von VERHAAGH (1993) stößt sich vor allem an dem WILLMANNschen Realitätsbegriff und der Unterstellung, daß wer die Art nicht als reale Einheit in der Natur sähe, sich nicht mehr auf naturwissenschaftlichem Boden befände. Die von VERHAAGH alternativ vertretene operationale Realitätsvorstellung, Wahrheiten und damit auch die Kategorie Art als produziert zu verstehen, setzt WILLMANN (1993 b) dann in seiner Entgegnung in Form des klassischen Mißverständnisses mit der Leugnung einer realen Welt und dem freien Erfinden von Wahrheiten gleich. Er unterstellt sogar, VERHAAGH sei insgeheim von der Existenz einer realen Welt überzeugt, weil er sich sonst nicht die Mühe machen würde, die WILLMANNsche Position zu kritisieren. Das Ausmaß des Mißverständnisses wird hier überdeutlich. Obwohl VERHAAGH nicht nur insgeheim an die Existenz einer für ihn wirklichen Welt glaubt, sondern dies auch öffentlich vertritt (pers. Mitteilung), ändert sich dadurch nichts an seinem kritischen Argument gegen den Absolutheitsanspruch des WILLMANNschen Realitätsbegriffes.

Auch wenn die kurz umrissene Debatte nur ein Beispiel darstellt, so zeigt sich doch in der wissenschaftlichen Praxis, in der Diskussion mit Kollegen und Kolleginnen, daß es anscheinend schwierig ist, auf der Basis

unserer naturwissenschaftlichen Denktradition den operationalen Ansatz nachzuvollziehen. Gerade dieses Nachvollziehen, die Bereitschaft, sich auf diesen wissenschaftlichen Ansatz, seine „Spielregeln“ einzulassen, ihn einfach einmal auszuprobieren, ist jedoch die Grundvoraussetzung, ihn zu verstehen. So ist es ein Kennzeichen handlungstheoretischer Ansätze, daß wissenschaftliche Kommunikation in der Aufforderung zu zweckgerichteten Handlungen besteht, z.B. in der Konstruktion bzw. Rekonstruktion einer Experimentalanordnung oder, wie hier, einer Denkweise, die dann ausgeführt oder unterlassen werden kann. Im Fall der Ausführung geht es dann strenggenommen nicht um wahr oder falsch, das käme einer Ontologisierung gleich, sondern um gelingen oder mißlingen der geforderten Operation. Wenn also von richtig oder falsch gesprochen werden kann, dann immer nur innerhalb eines festgesetzten Bezugsrahmens, so wie eins und eins nicht von sich aus zwei sind, sondern immer nur unter Akzeptanz der festgelegten Rechenregeln, auf die man sich einlassen kann oder auch nicht (Schulkindern wird diese Entscheidung freilich nicht freigestellt).

Während der Handlungstheoretiker aufgrund seiner Auffassung, daß wissenschaftliche Ergebnisse von der Festsetzung der Ziele und der Wahl der Mittel abhängig sind, wenig Hemmungen hat, sich auf irgendeinen methodischen Ansatz einzulassen, sei es auch auf einen naturalistischen, ihn auszuprobieren und zu schauen, was man damit anfangen kann, fällt es dem Naturalisten dagegen schwer, den Aufforderungen des Handlungstheoretikers nachzukommen, kann für ihn doch nur ein einziges Ergebnis richtig sein, unabhängig von der Methode. In diesem Sinne ist auch der Ausspruch „anything goes“ zu verstehen, in dem nicht etwa ein hoher Grad an Toleranz gegenüber Andersdenkenden zum Ausdruck kommt, sondern die Vorstellung, „richtige Ergebnisse“ seien unabhängig von der Methode, den „Spielregeln“

Welcher Weltanschauung man auch zuneigen mag, unbestreitbar ist, daß es keine wissenschaftliche „Instanz“ gibt, die darüber entscheiden kann, ob Forschungsergebnisse grundsätzlich von der Methode abhängig sind, oder ob das Gegenteil der Fall ist. Alles andere ist eine Frage des Glaubens und gehört damit nicht in den Bereich naturwissenschaftlicher Forschung. Es geht hier also nicht um die Zerstörung von Weltbildern, auch nicht darum, ob es eine absolute Realität gibt oder nicht, wie sie z.B. in der Realismus-Antirealismus-Debatte diskutiert wird (Forum für Philosophie Bad Homburg 1992), es geht vielmehr um die Forderung der Reproduzierbarkeit wissenschaftlicher Ergebnisse und um die Einhaltung des Geltungsbereiches wissenschaftlicher Aussagen. In diesem Sinne ist sicherlich auch PETERS (1984, S. 213) zu verstehen, wenn er in einem Aufsatz über die Grenzen der Evolutionstheorie schreibt: „Die disziplinierte Konzentration auf die Kon-

sequenzen der facheigenen Voraussetzungen ist der einzige Weg, auf dem die Biologie zu biologischen Ergebnissen gelangt“ Biologie kann und soll nur biologische Ergebnisse erzielen, alles andere fällt nicht in ihren Bereich. PETERS wendet sich dabei vor allem gegen Aussagen wie sie z.B. in einem Lehrbuch von DOBZHANSKY et al. (1977) mit dem Titel „Evolution“ geäußert wurden, durch die der Anschein erweckt wird, die Evolutionstheorie könne Licht auf Fragen nach dem Zweck unserer Existenz und dem Wesen des Lebens werfen. Wie ich meine, sollte nach dem Erscheinen des Buches „The Hitchhiker’s Guide to the Galaxy“ von Douglas ADAMS (1979, S. 135) ohnehin jedem klar sein, daß die Antwort auf derlei Fragen „42“ lautet.

1.2 Theoretische Grundlagen und methodischer Ansatz

Die hier vertretene Evolutionstheorie und Rekonstruktionsmethode steht auf der Basis der „methodischen Philosophie“ Unter diesem auch als „Erlanger Schule“ oder „methodischer Konstruktivismus“ bezeichneten Sammelbegriff werden Theorien zusammengefaßt, die auf handlungstheoretischer Grundlage ein strikt methodisches und schon auf der Sprachebene reproduzierbares Vorgehen in Form von Erstellungsanweisungen fordern. Innerhalb dieses theoretischen Rahmens können die einzelnen Ansätze durchaus verschieden sein (KAMBARTEL & MITTELSTRASS 1973, SCHWEMMER 1981, JANICH 1984, 1992 b, LORENZEN 1987, BUTTS & BROWN 1989, MITTELSTRASS 1989). Da es nicht Aufgabe dieser Arbeit sein kann, das Spektrum der Ansichten innerhalb der methodischen Philosophie darzustellen, wird hier im wesentlichen auf das Theoriengebäude von JANICH, auf seine Verfahrensweise Bezug genommen. Die folgende Darstellung des eigenen methodischen Vorgehens leitet sich hiervon ab. Da diese auch persönliche Vorstellungen enthält und der JANICHsche Ansatz nur soweit, wie er von einem Nichtphilosophen verstanden wurde, wiedergegeben werden kann, können durchaus Diskrepanzen zu den Ansichten JANICHs auftreten. Es soll hier auch nicht der Anspruch einer philosophischen Arbeit erhoben werden. Die bestehenden philosophischen Grundlagen sollen nur genutzt und für einen biologisch ausgebildeten Leserkreis verständlich dargestellt werden. Inwieweit diesem Anspruch ohne grobe Fehleinschätzungen im Verständnis der methodischen Philosophie nachgekommen werden kann, bleibt zunächst offen. Es wird jedoch versucht, den von JANICH (1992 b, S. 14) formulierten gemeinsamen Anspruch der methodischen Philosophie einzulösen: „Geblieden ist der Anspruch auf terminologische Nachvollziehbarkeit, auf das prinzipielle Recht, für jede These eine Begründung zu verlangen, und der Ernst, Philosophie nicht nur als konsequenzenloses Glasperlenspiel zu betreiben“

1.2.1 Wirklichkeit, Gegenstand und Begriff

Wie im vorangegangenen Kapitel gezeigt wurde, bestimmt die Vorstellung von der Art der Realität und dem Zustandekommen von Erkenntnissen in starkem Maße das wissenschaftliche Vorgehen. Insofern ist es wichtig, die eigene Grundposition klar darzustellen. Es wird hier davon ausgegangen, daß reproduzierbare Erkenntnisse über eine unabhängig von menschlichen Handlungen existierende Realität nicht möglich sind, ob es sie nun gibt oder nicht. Da unter dieser Bedingung auch keine Aussagen über eine solche Realität, für die es keine Begriffe geben kann, gemacht werden können, besteht auch keine Möglichkeit der Kommunikation und damit auch nicht die Möglichkeit einer wissenschaftlichen Auseinandersetzung. Diejenige Realitätsvorstellung, die handelnd erschließbar und damit auch kommunizierbar ist, soll hier, im Unterschied zur absoluten Realität, als operationale Realität oder Wirklichkeit bezeichnet werden.

Wirkungszusammenhänge können durch menschliche Aktivität, durch ihr Wirken erfahrbar gemacht werden. Das Wirken steht dabei in direktem Zusammenhang mit den erzeugten Wirkungen. Insofern soll die Wirklichkeit als bewirkt, als erzeugt, nicht aber als erfunden verstanden werden. Gegenstände treten in unsere Wirklichkeit, indem sie der Wirkung unseres Handelns entgegenstehen, also einen Widerstand, einen Gegenstand bilden. Die Vorstellung von einem Gegenstand¹ ergibt

¹ Es sei hier darauf hingewiesen, daß nicht nur die Vorstellung von einem Gegenstand, sondern auch der Gegenstand selbst erarbeitet werden muß. Unter einem Gegenstand soll in diesem Ansatz immer etwas über Handlungen erfahrbar gemachtes verstanden werden. Bevor unserer Handlung etwas widersteht, ist dieses „etwas“ völlig amorph, ein unbestimmter Teil eines Kontinuums, über dessen Struktur wir gar nichts wissen können. Der Gegenstand selbst entsteht in seiner wirklichen Abgrenzung und seiner begrifflichen Fassung erst durch das handelnde Subjekt. Es kann nur etwas Widerstand leisten, also Gegenstand sein, wenn etwas da ist, was auf dieses „etwas“ einwirkt. Das ist in unserem Fall das handelnde Subjekt. Dabei ist auch das bloße Hingucken als Handlung zu verstehen, sofern es mit einer Denkhandlung, also mit einem Operieren mit Begriffen verbunden ist, die ihrerseits im Verlauf der Individualentwicklung des jeweiligen Subjekts bewußt oder unbewußt empirisch erarbeitet wurden. Ob jenseits des erarbeiteten Gegenstands noch ein realer Gegenstand existiert, der quasi als Entität unabhängig von unserer Handlung und damit auch von unserer Vorstellung ist, liegt außerhalb der Kommunizierbarkeit und damit auch der wissenschaftlichen Überprüfbarkeit. So ist die Behauptung, daß nur die Vorstellung von einem Gegenstand von unserer Handlung abhängig ist, nicht aber der Gegenstand selbst, genauso wenig überprüfbar wie das Gegenteil. Jede Überprüfung würde Überprüfungshandlungen und das Festlegen von Erfolgskriterien (Wahrheitskriterien) erfordern, die sich auf die Konstitution des Gegenstandes auswirken würde. Das, was hier als Gegenstand bezeichnet wird, ist unabhängig von der Frage nach Existenz oder Nichtexistenz, es ist das, wovon wir reden können, was

sich damit durch unsere Tätigkeit, sie wird quasi erarbeitet. Je nachdem wie wir mit dem, was uns da in einer bestimmten Weise Widerstand bietet, umgehen, was wir damit machen, oder was wir daran manipulieren, ändert sich auch unsere Vorstellung von dem Gegenstand. Es ergeben sich neue Tatsachen. Durch diese Vorgehensweise können wir uns einen Begriff von dem machen, was unseren Handlungen widersteht. Da jeder Mensch seine eigenen Erfahrungen mit Wirkungszusammenhängen macht, entstehen auch jeweils unterschiedliche Vorstellungen von Gegenständen.

Erfolgreich kommunizieren läßt sich die Vorstellung eines Gegenstandes als Begriff nur dann, wenn zumindest einige der zu dieser Vorstellung führenden Manipulationen von den Kommunikationspartnern in gleicher Weise mit demselben Erfolg vorgenommen wurden, also bekannt sind. Dazu muß prinzipiell kein Wort gesprochen werden. Eine auffordernde Geste zum Nachmachen einer manipulierenden Handlung an einem Gegenstand kann, wenn die Handlung mit dem gleichen Erfolg nachvollzogen wird, zu einer Begriffsübereinstimmung führen. Ein Begriff ist demnach nicht einfach nur ein Wort, sondern immer eine Übereinkunft, die bewußt oder unbewußt handelnd hergestellt worden ist. Da meistens nicht alle, sondern nur einige der zu einer Vorstellung von einem Gegenstand führenden Handlungsweisen von den Kommunikationspartnern in gleicher Weise mit dem gleichen Erfolg vorgenommen werden, kommt es durch die damit nur teilweise bestehende Begriffsübereinstimmung zu einer mehr oder weniger großen Begriffsunschärfe. Je mehr Übereinstimmungen jedoch hergestellt werden können, um so geringer ist die Begriffsunschärfe. Es zeigt sich an diesem Beispiel, daß Sprache und Handlung nicht voneinander trennbar sind². Außerdem wird deutlich, daß eine erfolgreiche Kommunikation wie auch eine erfolgreiche Handlung von einer Zielvorgabe, von einem Zweck abhängig ist. Wie sonst könnte Erfolg oder Mißerfolg einer Handlung unterschieden werden (siehe vorangegangenes Kapitel). Der zweckgerichtete Umgang mit einem Gegenstand kann, diesen Zusammenhang verallgemeinernd, als Gebrauchszusammenhang bezeichnet werden.

Viele Alltagsbegriffe ergeben sich durch ihren Gebrauchszusammenhang. Durch den Gebrauch wird ein

immer der Fall ist (siehe dazu Wittgenstein 1930, S. 72, § 36). Aus handlungstheoretischer Sicht kennen wir nur den erarbeiteten Gegenstand. Alles andere ist unüberprüfbarer Glaube. Es bleibt noch zu bemerken, daß solange unter einem Gegenstand ein real existierendes Ding aufgefaßt wird, der hier dargelegte Argumentationsweg nicht nachvollzogen und damit auch nicht verstanden werden kann.

² In diesem Sinne ist auch die Aussage von WITTGENSTEIN (1921, S. 89, § 5.6) zu verstehen, wenn er schreibt: „Die Grenzen meiner Sprache bedeuten die Grenzen meiner Welt“ Denken wird als operieren mit Zeichen verstanden (WITTGENSTEIN 1933/34, S. 23).

scharfkantiger Gegenstand zum Messer oder ein hohler Körper zum Gefäß. Dieser Umstand wird dadurch oft verschleiert, daß wir z.B. eine Tasse immer noch als Tasse bezeichnen, auch wenn wir sie als Blumenvase verwenden. Da die Tasse für einen bestimmten Gebrauch hergestellt wurde und im Alltag üblicherweise auch für diesen Zweck Verwendung findet, wird ihr eine begriffliche Identität zugewiesen. So wird, den Herstellungs- und Gebrauchszusammenhang verschweigend, der Gegenstand oft zum Ding ontologisiert, als gäbe es die Tasse als solche, als Entität, auch unabhängig von ihrem Gebrauch (zu Gegenstand und Ding siehe auch M. GUTMANN & HERKNER 1992). In der Alltagskommunikation ist die Verdinglichung von Gegenständen allerdings von großem Nutzen, denn wieviel schwieriger wäre eine Verständigung, wenn wir uns einen Gegenstand dem jeweiligen Gebrauch entsprechend jedesmal anders bezeichnen würden, wenn wir etwa, um bei dem Beispiel zu bleiben, vorhätten, eine Tasse als Blumenvase zu nutzen, jemanden auffordern würden: „Gib mir bitte mal die Blumenvase“ (Vor zweckentfremdetem Gebrauch wird gewarnt!). Durch diesen rein pragmatischen Zusammenhang wird klar, warum wir uns daran gewöhnt haben, Gegenstände als Dinge zu begreifen, ihnen eine von unserem Handeln unabhängige Identität zuzuweisen und diese als gegeben zu akzeptieren. Gerade dies, das Objekt in konsequenter Weise unabhängig vom handelnden Subjekt zu denken, stellt eine Voraussetzung für die Entwicklung formaler Systeme dar, wie sie in der Mathematik und der Logik gängig sind, als deren technische Umsetzung Computer gesehen werden können (HOLLING & KEMPIN 1989).

1.2.2 Wissenschaftliche Kommunikation und Forschungsgegenstände

So sehr die Verdinglichung von Gegenständen, das Abschneiden des handelnden Subjektes vom Objekt und die dadurch stattfindende Zuweisung einer unabhängigen sowie überzeitlichen Identität unsere Alltagskommunikation erleichtert und zu so nützlichen Dingen wie Computern führt, so sehr verstellt diese Verdinglichung den Blick für naturwissenschaftliche Fragestellungen, wenn es also um „Natur-Gegenstände“ geht. Durch die Loslösung des Gegenstands aus seinem begrifflichen Erstellungszusammenhang wird dieser gleichzeitig auch aus seinem Wirkungsgefüge herausgerissen und erscheint in paradoxer Weise, von seiner Wirklichkeit entkleidet, nur noch als nackte, quasi unwirkliche Kategorie. Es fällt daher zwangsläufig schwer, solche zusammenhanglos gewordenen Kategorien nachträglich wieder in einen Zusammenhang zu bringen. Vor genau diesem Problem steht aber gerade der Naturforscher, der beispielsweise die Ökologie eines Waldstückes erforschen will, wenn er aus einem sowohl räumlich als auch zeitlich übergangslosen Ganzen, einem Kontinuum,

Teile herauschneiden muß, da er das Ganze in seiner Gesamtheit nicht erfassen kann. Dasselbe gilt natürlich auch für Physiologen oder Morphologen, wenn sie Teile innerhalb eines Organismus betrachten wollen. In besonderer Weise gilt dies aber für Evolutionsbiologen, die sich mit den verschiedenartigen Prozessen innerhalb eines räumlichen und zeitlichen Kontinuums beschäftigen.

Allein schon durch die Bezeichnung der herausgenommenen Teile werden Kategorien geschaffen, durch die, wenn ihr begrifflicher Erstellungszusammenhang vergessen oder gar gelehnet wird, zwangsläufig Schwierigkeiten bei der Formulierung von Übergängen entstehen, z.B. bei der Rekonstruktion evolutionärer Transformationsprozesse (M. GUTMANN & HERKNER 1992). Dieses Nicht-formulieren-können von Übergängen beruht also nicht auf der Komplexität oder Diskontinuität der Natur, sondern ergibt sich als Folge einer unreflektierten Begriffsbildung und ist daher ein Artefakt. WITTGENSTEIN (1929-48, S. 81, § 452, 1930, S. 52, § 2) verstand die Aufgabe der Philosophie in dem „Lösen der Knoten“, die sich durch die Begriffsverwirrung in der Sprache ergeben. Daß es auch für praktisch arbeitende Biologen und Biologinnen wichtig ist, sich über die eigene Begrifflichkeit im klaren zu sein, macht Deborah GORDON (1992) in ihrem Aufsatz „Wittgenstein and ant-watching“ deutlich.

Während in der Alltagssprache Begriffsunschärfen meist weniger ins Gewicht fallen, die Kommunikation häufig sogar erleichtern, sollten die Begriffsübereinstimmungen innerhalb der wissenschaftlichen Kommunikation dagegen möglichst hoch sein. Begriffsübereinstimmungen können durch die Darlegung des Erstellungszusammenhangs in Form eines Normierungsverfahrens reproduzierbar gemacht werden. Damit kann die Begriffsunschärfe klein bleiben, ohne daß der Zusammenhang zwischen Objekt und konstituierendem Subjekt verlorengeht. Insofern unterscheidet sich diese Vorgehensweise von einer axiomatischen Definition, die, gerade diesen Zusammenhang verschweigend, Identitäten von Dingen statt Begriffe von Gegenständen produzieren würde. Begriffsnormierungsverfahren dürfen also nicht so verstanden werden, als würden Gegenstände ein für allemal festgelegt, das würde einer axiomatischen Definition gleichkommen, sie können dagegen wie eine Gebrauchsanweisung genutzt werden, mit der dann die Gegenstände in gewollter Weise, den gesetzten Zwecken entsprechend, einer wissenschaftlichen Kommunikation zugänglich sind. Die Normierungsverfahren können daher je nach Zielsetzung und im Laufe der Zeit geändert werden. Dies sollte aber bewußt und reproduzierbar geschehen. Auf diese Weise läßt sich klarstellen, ob man überhaupt über den gleichen Forschungsgegenstand spricht. Dies ist von großer Bedeutung, denn durch die dingliche Auffassung wird häufig vergessen, daß sich der vermeintlich gleiche Forschungsgegenstand durch

den jeweils verschiedenen methodischen Zugang jedesmal anders zeigt und damit nicht der gleiche bleibt, also keine dinghafte Identität besitzt (siehe dazu auch Kapitel 1.1).

Durch die normierte begriffliche Erstellung von Gegenständen wird es möglich, einen Gegenstandsbereich einschließlich des zugehörigen Begriffsapparates reproduzierbar zu konstruieren. Dies kann dann als Grundlage für die Bildung von Modellen und weiteren Begriffen genutzt werden, mit deren Hilfe sich ein Theoriegebäude nachvollziehbar errichten läßt. Je nach wissenschaftlicher Zielsetzung kann dies in unterschiedlicher Weise, jedoch immer in methodisch geordneter Form und abhängig von Empirie, erfolgen. So lassen sich z.B., wie JANICH (1989) in seinem Buch „Euklids Erbe. Ist der Raum dreidimensional?“ gezeigt hat, die räumlichen Grundformen der euklidischen Geometrie, die der Ebene, der Orthogonalität und der Parallelität zirkelfrei und lückenlos über ein Herstellungsverfahren bestimmen (siehe auch JANICH 1992 c).

1.3 Organismustheorie und Evolutionstheorie

Um über das im wissenschaftlichen Sinne reden zu können, was in der Alltagssprache allgemein als „Lebewesen“ bezeichnet wird, muß ein Begriff hergestellt werden, mit dem festgelegt werden kann, was überhaupt unter einem „Lebewesen“ verstanden werden soll, bzw. was denn die Gegenstände der Biologie sein sollen. Es soll damit jedoch nicht festgelegt werden, was „Lebewesen“ sind, sondern nur, unter welchem Aspekt sie betrachtet, sie dem wissenschaftlichen Vorgehen zugänglich gemacht werden können. Das Ziel ist also die Formulierung eines Organismusbegriffes in Form eines Modells für das, was in der Alltagssprache als „Lebewesen“ bezeichnet wird, und die Konstitution eines biologischen Gegenstandsbereiches (siehe dazu M. GUTMANN 1995). Um den Unterschied zwischen diesem noch zu konstruierenden Organismusbegriff und dem, was als „Lebewesen“ bezeichnet wird, deutlich zu machen und eine Begriffsverwirrung zu vermeiden, wird hier vorgeschlagen, von „Lebewesen“ nur im Alltagszusammenhang und von Organismen nur im wissenschaftlichen Rahmen zu sprechen. Der Organismusbegriff wäre damit im Gegensatz zu der Bezeichnung „Lebewesen“ ein normierter Begriff. Um ein Organismusmodell formulieren zu können, benötigt man wiederum Begriffe, die erst noch erstellt werden müssen. Diese dürfen, um eine Zirkularität der Argumentation zu vermeiden, nicht aus dem Begriffsapparat der schon praktizierten Biologie gewonnen werden. Die Begriffe müssen also protobiologisch sein. Mit diesen läßt sich dann ein biologischer Gegenstandsbereich einschließlich des ge-

forderten Organismusmodells erstellen. In welcher Weise dies unter Zugrundelegung des Prinzips der methodischen Ordnung (LORENZEN 1987) geschieht, hängt stark von der jeweiligen Zielsetzung ab. Der nun folgende Versuch einer Gegenstandskonstitution muß demnach nicht der einzig mögliche sein.

1.3.1 Maschinenmodell

Für die hier verfolgte Zielsetzung der Entwicklung einer Evolutionstheorie und einer Rekonstruktionsmethode für Organismen kann ein großer Teil der Begriffe aus dem Verständnis von aktiv arbeitenden Maschinen gewonnen werden (PETERS & W.F. GUTMANN 1973³, W.F. GUTMANN & BONIK 1981 b, WEINGARTEN 1988, W.F. GUTMANN & WEINGARTEN 1988, 1991, M. GUTMANN & HERKNER 1992, M. GUTMANN 1995). Als Kriterium für die erfolgreiche Herstellung einer Maschine kann ihr Funktionieren im Zusammenhang mit ihrem vorgesehenen Zweck angesehen werden. Nur wenn die Maschine in einer bestimmten Weise und nach bestimmten Wirkprinzipien zusammengesetzt ist, kann sie erfolgreich funktionieren. Auf diese Art können Maschinenbegriffe prinzipiell reproduzierbar erstellt werden. Die so auf der Maschinenmodellebene (Modellebene A) abgeleiteten Begriffe können im Verlauf der Gegenstandskonstitution, im Zusammenhang mit Begriffen aus weiteren Modellebenen, die Grundlage für die Bestimmung des Organismusmodells liefern.

Maschinen sind von Menschen konstruierte Gebilde, die, bezogen auf ihre Arbeitsweise, strukturiert sein müssen. Die Strukturen einer Maschine sind damit nur im Rahmen der arbeitenden Konstruktion bestimmbar. Begriffe, wie Pleuel, Kurbelwelle und Kolben, ergeben sich erst im Zusammenhang mit einem arbeitenden Motor. Nur wer den arbeitenden Motor kennt und versteht, kann diese Begriffe den Strukturen des ruhenden oder des zerlegten Motors zuordnen. Diesem Verständnis entsprechend werden Arbeit und Leistung als generell an die Struktur gebunden verstanden. Dies wird deswegen

³ In dem zitierten Aufsatz wird der Modellstatus der Maschine zur Begriffsgewinnung zwar nicht so klar ausgearbeitet, und die methodischen Ebenen werden nicht so konsequent getrennt wie in den danach zitierten Arbeiten, doch ist der implizit verwendete maschinen-theoretische Ansatz, wie folgendes Zitat zeigt, deutlich zu erkennen (S. 28-29): „Ein Organismus ist eine biologische Maschine, die aus funktionierenden Einzelteilen (Subsystemen) besteht. Diese bilden die Konstruktion. Die Tatsache, daß die Teilsysteme sich gegenseitig bedingen, nennen wir funktionelle Interdependenz. Alle Teile stehen direkt oder indirekt auch mit der Umwelt in Beziehung und nehmen für den Gesamtorganismus verschiedene Funktionen wahr.“ Neben der Einführung des Begriffes der Konstruktion und der funktionellen Interdependenz, der später im Rahmen des Bionomiomodells durch den Begriff der bionomen Kohärenz ersetzt wurde, findet sich hier auch erstmals ein maschinen-theoretisch gefaßter, operationaler Umweltbegriff.

betont, weil sich Arbeit und Leistung zwar unabhängig von der jeweiligen Struktur messen und berechnen lassen, sie aber ohne die Substanz der Struktur gar nicht erst in Erscheinung treten würden. Dies mag vielleicht trivial erscheinen, wird aber häufig gerade im biologischen Zusammenhang vergessen, wie zahlreiche Energiebilanzen und Regressionsgeraden physiologischer Untersuchungen zeigen.

Arbeiten kann die maschinelle Konstruktion nur dann, wenn die Strukturen so miteinander in Verbindung stehen, daß der Kraftschluß gesichert ist, wenn eine Transmission der Kräfte zwischen den Untereinheiten erfolgt. Dies gilt schon auf der Ebene einfacher Hebelmaschinen, insbesondere aber für Maschinen mit Getrieben. Die Maschine muß also nicht nur einfach zusammenhalten, die Strukturen müssen auch so in einem Zusammenhang stehen, daß sie arbeiten kann. Dazu gehört auch, daß die mechanischen Freiheitsgrade innerhalb des arbeitenden Gefüges nicht so groß sind, daß der Kraftschluß nicht mehr gesichert ist, aber auch nicht so gering, daß eine Überbestimmtheit die Konstruktion lahmlegt. Die Freiheitsgrade der arbeitenden Konstruktion können über die Darstellung der sie einengenden Strukturen (Restriktionen) bestimmt werden (M. GUTMANN 1992).

Kraftmaschinen, wie beispielsweise Verbrennungsmotoren, Dampfmaschinen oder Elektromotoren, müssen, um zu funktionieren, zusätzlich Konversionsarbeit⁴ (Energiewandel) verrichten. Es muß also eine Umwandlung von einer in eine andere Energieform stattfinden. Mit dem Begriff der Kohärenz können die Aspekte des Kraftschlusses und der Transformationsarbeit zusammengefaßt werden. Unter diesen Bedingungen bedeutet Kohärenz mehr als nur Zusammenhalt und Kraftschluß, denn sie schließt nichtmechanische Aspekte (z.B. chemische) des arbeitenden Gefüges ein. In Gang gehalten werden Konversionsarbeit verrichtende Kraftmaschinen durch ein, bezogen auf die jeweilige Struktur, geeignetes Triebmittel, das als Energieträger genutzt werden kann. In diesem Zusammenhang ist es notwendig, daß die Konstruktion über mindestens einen Eingang und einen Ausgang verfügt. Triebmittel kann im Fall des Elektromotors Strom oder im Fall der Dampfmaschine Wärme sein. Wie diese Wärme zur Aufheizung des Dampfkessels produziert wird, ob durch die Verbrennung von Heizstoffen, wie Holz, Öl, Gas oder Kohle, oder ob sie durch eine Elektroheizung erzeugt wird, spielt für das Funktionieren der Dampfmaschine keine Rolle. Das gleiche gilt für die Art der Erzeugung von Strom als Triebmittel für den Elektromotor. In je-

dem Fall muß jedoch ein geeignetes Triebmittel bzw. ein Material, aus dem sich das Triebmittel gewinnen läßt, von außen zur Verfügung gestellt und zugeführt werden. Was ein geeignetes Triebmittel für eine bestimmte Maschine darstellt oder welches Material zur Triebmittelgewinnung genutzt werden kann, wird allein durch die Struktur der Konstruktion vorgegeben.

Durch die zahlreichen Transformations- und Transmissionsprozesse geht immer ein Teil der von der Kraftmaschine erzeugten Leistung in Form von für den vorgesehenen Zweck nicht nutzbarer Leistung, vor allem durch Wärmeproduktion, verloren. Das Verhältnis zwischen der Nutzleistung und der in Form des Triebmittels zur Verfügung gestellten Eingangsleistung wird als Wirkungsgrad bezeichnet. Dieser Begriff läßt sich als Kriterium für eine mögliche Ökonomisierung bzw. Optimierung der Konstruktion durch entsprechende Strukturveränderungen nutzen. Eine Maschine gilt gegenüber einer anderen als optimiert, wenn sie einen höheren Wirkungsgrad aufweist. Gleichzeitig ist diese auch wirtschaftlicher, da sie im Verhältnis zur Nutzungsleistung weniger Triebmittel umsetzt. Der Wirkungsgrad einer Maschine stellt aber nur einen Teil ihrer Wirtschaftlichkeit dar, denn die Kosten der Herstellung (Materialkosten, Arbeitskosten usw.) und der Instandhaltung (Verschleiß, Ersatzteilkosten usw.) können neben den reinen Betriebskosten (Triebmittelpreis, Abfallbeseitigungskosten) zusätzlich in die Ökonomiebetrachtung einbezogen werden. Diese Betrachtungsweise geht jedoch über den mechanischen Rahmen hinaus und gehört eher in den Bereich der Wirtschaftswissenschaften. Trotzdem spielen ökonomische Gesichtspunkte im angewandten Maschinenbau eine wichtige, wenn nicht sogar häufig die entscheidende Rolle.

Ökonomisierung und Optimierung eines bestehenden Maschinentyps lassen sich nicht beliebig durchführen, wenn nicht ein nach völlig anderen Konstruktionsprinzipien funktionierender Konstruktionstyp erfunden werden soll oder kann. Bestimmte Konstruktionseigenschaften können nicht ohne Verlust der Funktionsfähigkeit verändert werden, sie müssen invariant bleiben. Solche invariante Konstruktionseigenschaften (Invarianten) stehen in direktem Zusammenhang mit den Wirkprinzipien einer maschinellen Konstruktion. Dies läßt sich gut an dem historischen Beispiel der Entwicklung von Propellerflugzeugen, die bezogen auf ihre Maximalgeschwindigkeit optimiert worden sind, zeigen (RENDALL 1992). Um neue Geschwindigkeitsrekorde aufzustellen, wurden geradezu sämtliche Variationsmöglichkeiten getestet. So wurden Veränderungen an der Flügel- und Rumpfform, im Bau der Propeller und vor allem an den Motoren vorgenommen. Trotz dieser vielfältigen Variationsmöglichkeiten änderte sich jedoch nichts Wesentliches an dem Wirkprinzip. Es gibt zwar viele Möglichkeiten, woraus das Material eines Zylinders bestehen kann, oder wie bzw. womit dieser gekühlt

⁴ Der Begriff der Konversionsarbeit wird mit dem bei M. GUTMANN & HERKNER (1992) eingeführten Begriff der Transformationsarbeit synonym verwendet. Der Begriff der Konversionsarbeit (VOSS 1992) wird hier wegen der geringen Verwechslungsgefahr mit dem Begriff der evolutionären Transformation vorgezogen.

wird, es bleibt aber eine invariante Konstruktionseigenschaft, daß der Zylinder überhaupt gekühlt werden muß, und daß er aus einem nicht dehnungsfähigen Material besteht. Vor allem aber kann mit einem Verbrennungsmotor nur mit Hilfe eines Propellers ein Luftstrom erzeugt werden. Diese invariante Bedingung führte dazu, daß die Leistung, bezogen auf die Maximalgeschwindigkeit, ab einem bestimmten Grenzwert nicht mehr verbessert werden konnte, da die Propellerleistung, wenn sich die Geschwindigkeit der Propellerspitzen an die Schallgeschwindigkeit annähert, drastisch abnimmt. Erst durch die Entwicklung eines völlig anderen Antriebstyps, nämlich der des Strahltriebwerks, konnten die bis dahin bestehenden Rekorde gebrochen werden. An diesem Beispiel wird klar, daß die Variabilität eines Maschinentyps zwar vielfältig, durch die konstruktiven Invarianten aber nicht beliebig sein kann.

Neben der Herleitung der Begriffe lassen sich noch einige wichtige, aus dem Maschinenverständnis ableitbare Zusammenhänge für die Erstellung eines Organismusmodells nutzen. So legt die Konstruktion einer Maschine fest, welche Leistungen von ihr erbracht werden können, welche Nutzungsmöglichkeiten offenstehen und in welcher Umgebung sie funktionieren kann. Eine maschinelle Konstruktion ist also auf bestimmte Arbeitsbedingungen angewiesen. So kann ein Ottomotor nur in der Umgebung von Luft, oder wenn ihm Luft zugeführt wird, funktionieren, und wenn die Umgebungstemperaturen einen gewissen Grad weder über- noch unterschreiten. Im Rahmen der möglichen Arbeitsbedingungen können dann verschiedene Leistungen erbracht werden, wie Wärmeproduktion oder Erzeugung von Dreh- oder Hubbewegungen. Die jeweilige Leistung läßt sich dann ihrerseits wieder für verschiedene Zwecke nutzen, z.B. als Heizung, als Antrieb für ein Schiff oder ein Flugzeug, als Stromgenerator oder als Rüttelgerät im Straßenbau. Maschinen sind also, obwohl sie in der Regel zu einem bestimmten Zweck konstruiert werden, keinesfalls zweckdeterminiert. Das Spektrum, was eine Maschine zu leisten vermag, oder wozu sie sich nutzen läßt, kann damit nur darüber bestimmt werden, was sie nicht leisten kann, bzw. wozu sie sich nicht eignet (siehe dazu auch SPERLICH 1991, 1993).

In diesem Zusammenhang wird auch die Unterscheidung zwischen der Funktion (dem Fungieren) und dem Funktionieren deutlich (BOCK & WAHLERT 1965, MOLLENHAUER 1970, PETERS & W.F. GUTMANN 1971, PETERS et al. 1971, FRANZEN 1973 b). Ein Motor funktioniert nur dann, wenn er aktiv läuft oder zum aktiven Laufen gebracht werden kann. Nur so kann er Leistungen erbringen und mögliche Funktionen erfüllen. Der Motor funktioniert also unabhängig von seiner Nutzung. Es soll hier allerdings nicht verschwiegen werden, daß der Begriff des Funktionierens schon eine Zwecksetzung enthält, denn es muß schon bekannt sein, was unter einem funktionierenden Motor verstanden werden soll,

nämlich daß er aktiv läuft. Der Motor ließe sich, auch unabhängig davon ob er läuft oder nicht, als materieller Gegenstand für beliebige andere Zwecke (Funktionen), z.B. als Gewicht, nutzen. In diesem Fall hätte der Motor die Funktion eines Gewichts und würde als Gewicht funktionieren, so daß die beiden Begriffe zusammenfallen würden. Dieser Zusammenhang ändert jedoch nichts an der Möglichkeit der Unterscheidung zwischen der Funktion und dem Funktionieren eines Motors.

Ein weiterer für die Konstitution eines Organismusmodells nutzbarer Zusammenhang ergibt sich aus der Arbeitsweise einer Kraftmaschine. Es zeigt sich hier, daß eine Hierarchisierung der Arbeitsschritte nicht möglich ist, da alle Strukturen durch ihre Verkettung in gleicher Weise unverzichtbar für den Ablauf des Arbeitsprozesses sind. Außerdem verlaufen die Arbeitsschritte zyklisch, so daß, solange die Maschine in Betrieb ist, kein Anfangs- oder Endpunkt der Aktion festgelegt werden kann. Bei der Beschreibung der Arbeitsweise eines Motors könnte man daher an jedem Punkt des Arbeitszyklus beginnen. Neben diesen zyklisch aufeinanderfolgenden Vorgängen laufen viele Prozesse simultan ab, was deren Beschreibung deutlich erschwert. Es können daher immer nur Aspekte aus der kohärenten Einheit beschrieben und kommuniziert werden.

Als letzter Punkt soll hier die Möglichkeit der Kopplung von Kraftmaschinen nicht unerwähnt bleiben. Es ist denkbar, daß das Produkt einer Maschine von einer anderen Maschine als Triebmittel genutzt wird. So kann z.B. ein Verbrennungsmotor Bewegung erzeugen, die von einem Generator in Strom umgewandelt wird, wobei dieser dann zum Betrieb eines Elektromotors genutzt wird. Neben dieser Aneinanderreihung von Aggregaten können die einzelnen Maschinen auch Teil einer kohärenten Konstruktion sein, so daß ein Funktionieren nur unter Einbeziehung aller Aggregate gewährleistet ist. Man denke beispielsweise an eine Maschine, bei der bestimmte Ventile von Elektromotoren geschlossen bzw. geöffnet werden, die durch den von derselben Maschine erzeugten Strom gespeist werden.

Die im Zusammenhang mit dem dargestellten Maschinenverständnis gewonnenen Begriffe und Erkenntnisse lassen sich schon auf dieser Modellebene (Modellebene A) anwenden. Der Anwendungsbereich ist, obwohl durch ein Maschinenverständnis nur bestimmte Aspekte eines Organismus beleuchtet werden können, erstaunlich groß. Es muß jedoch klargestellt werden, daß damit nicht ausgedrückt werden soll, Organismen würden in Teilbereichen wie Maschinen funktionieren. Bestimmte Aspekte von Organismen lassen sich aber nach den an Maschinen gewonnenen Kriterien interpretieren. So läßt sich schon auf der Maschinenmodellebene eine Konstruktionsmorphologie formulieren, die nach klaren aus der Technik gewonnenen Vergleichskriterien arbei-

ten kann. Einige der sich daraus ergebenden Konsequenzen sollen nun dargestellt werden.

Organismen werden als kohärente Konstruktionen aufgefaßt, die sowohl kraftschlüssig sind als auch Konversionsarbeit leisten. Sie sind also als operational geschlossene und energetisch offene Einheiten zu verstehen, die wie Kraftmaschinen über mindestens einen Eingang und einen Ausgang verfügen. Die Strukturen eines Organismus lassen sich nur in ihrem Wirkungsgefüge bestimmen und benennen. Während bei Maschinen ein Konstrukteur die strukturellen Zusammenhänge konstruiert, müssen diese bei Organismen re-konstruiert werden. Die Strukturen ergeben sich nämlich nicht aus der Beschreibung von Mustern. Damit wird jedoch die Beschreibung der Gestalt nach Kriterien wie Geometrie, Materialeigenschaften und Zustandseigenschaften keinesfalls überflüssig (siehe dazu auch SPERLICH 1993). Es muß nur klar sein, daß damit keine Aussagen über die Arbeitsweise einer Konstruktion verbunden sind. Die Benennungen der Muster in einer klassisch morphologischen Gestaltbeschreibung können und sollen daher nicht deckungsgleich mit den Bezeichnungen für konstruktionsmorphologische Strukturen sein. Um eine Begriffsverwirrung zu vermeiden, müssen die Ebenen der Gestaltbeschreibung und der Konstruktionsbeschreibung methodisch strikt voneinander getrennt bleiben. Wenn also in der vorliegenden Arbeit später von druckstabilen Stäben und nicht von Radien, von einer Achsenstabilisierung und nicht von einer Chorda dorsalis gesprochen wird, so hat das einen triftigen methodischen Grund. Die oft gestellte Frage: „Warum sagen Sie denn nicht Humerus, wenn es doch ein Humerus ist?“ müßte damit eigentlich beantwortet sein.

Ebenso wie eine Kraftmaschine kann ein Organismus aktiv Arbeit verrichten und verschiedene Leistungen erbringen. Die einzelnen Leistungen können vom Organismus in verschiedener Weise genutzt werden. Das Leistungs- und Nutzungsspektrum wird bei Organismen wie bei Maschinen von den Eigenschaften der Konstruktion eingeengt. Durch den Wirkungsgrad lassen sich bestimmte organisomische Leistungen, bezogen auf ihre Ökonomie, vergleichen. Durch die Rekonstruktion invarianter Konstruktionseigenschaften läßt sich außerdem das Spektrum möglicher Veränderungen einengen. Eine weitere Analogie zu Kraftmaschinen besteht in der Notwendigkeit zu funktionieren und dabei von einem Triebmittel abhängig zu sein. Was sich für einen Organismus als Triebmittel (ATP, Photonen usw.) oder als Material zur Gewinnung von Triebmitteln (Nahrung) eignet, bestimmt sich auch hier über die Eigenheit der Konstruktion. Gleichfalls von der Konstruktion abhängig ist ihre Toleranz gegenüber möglichen Umgebungen. Die Umweltbedingungen eines Organismus stellen sich danach als Arbeitsbedingungen dar. Neben den genannten Zusammenhängen ließen sich noch weitaus mehr Konsequenzen auf der Basis der Maschinenmo-

dellebene ableiten. Davon soll aber an dieser Stelle abgesehen werden, da die meisten der auf Organismen übertragbaren technischen Begriffe und Sachverhalte wesentlich besser im Zusammenhang mit den anderen noch zu erstellenden Modellebenen für die Interpretation von Organismen genutzt werden können.

Neben den genannten für die Konstitution eines Organismusmodells nutzbaren Erkenntnissen, bestehen auch zahlreiche Zusammenhänge, die sich nicht für die Interpretation von Organismen eignen. Hier seien nur einige genannt, wie die Tatsache, daß Maschinen zusammengesetzt werden und dementsprechend aus Teilen bestehen. Sie werden gebaut und müssen während der Bauphase noch nicht arbeitsfähig sein. Außerdem verschleiß Maschinenstrukturen und müssen ausgetauscht werden. Dazu können sie abgestellt und später wieder in Betrieb genommen werden. Die Liste ließe sich problemlos fortsetzen. Es zeigt sich also, daß es sehr viele Begriffe und Zusammenhänge aus dem Maschinenverständnis gibt, die sich für eine Konstitution eines Organismusmodells eignen, aber mindestens genauso viele, die sich nicht dafür eignen. Es wird dadurch klar, daß ein Maschinenmodell nur bestimmte Aufgaben leisten kann, und daß es fatal wäre, Organismen mit Maschinen gleichzusetzen. Ein noch nicht erwähnter, aus dem Maschinenmodell nicht übertragbarer Aspekt ist, daß nahezu alle der heute bekannten Maschinen ganz oder zum großen Teil aus starren, biegesteifen Elementen aufgebaut sind. Dagegen scheinen Organismen überwiegend aus unstarren sowie biegeunsteifen Materialien in Verbindung mit Flüssigkeiten zu bestehen. Viele sind sogar völlig weichkörperig und bilden sogenannte Hydroskelette.

1.3.2. Hydraulik und Form

Da bislang keine aktiv arbeitenden Maschinen mit weichkörperigem Aufbau bekannt sind, also auch keine Erfahrungen über die Herstellung und das Funktionieren solcher Maschinen vorliegen, müssen die Begriffe zur Interpretation weichkörperiger Organismen aus einem anderen Bereich der Technik, aus der Statik gewonnen werden. Aber selbst dort sind die Erfahrungen mit weichkörperigen Konstruktionen nicht gerade groß. Brauchbare Ansätze sind im Sonderforschungsbereich SFB 64 am Institut für leichte Flächentragwerke unter der Leitung von Frei OTTO erarbeitet worden. Die Grundlage bildet in diesem Ansatz der Begriff des „Pneus“. Als technisch realisierte Pneus können Luftmatratzen, Fahrradschläuche, Luftballone, Lufthallen u.v.a. angesehen werden. Der Pneubegriff wurde zunächst in folgender Weise definiert (OTTO 1977 a, S. 22): „Der Pneu ist ein System, bei dem eine nur zugbeanspruchte Schicht ein Medium umhüllt“. Die Bezeichnungen „zugbeanspruchte Schicht“ und „Medium“

wurden später von OTTO gegen die allgemeineren Begriffe „Hülle“ und „Füllung“ ausgetauscht. Als Medium wurde dann nur noch das Außenmedium, in dem sich der Pneu befindet, bezeichnet. In diesem Sinne wurden die Eigenschaften eines Pneus wie folgt dargestellt (OTTO 1977 b, S. 23): „Zum System des Pneu gehört die biegeunsteife, zugfeste Hülle (Netz, Membran), deren Füllung und das (äußere) Medium, in dem sich das System befindet. Hülle und Füllung bilden mit dem Medium gemeinsam ein konstruktives System, das die Fähigkeit hat, innere und äußere Kräfte aufzunehmen“ So verstanden wurde der Pneu häufig auch als Hülle-Füllungs-System bezeichnet.

Methodisch problematisch ist die Definition OTTOS insofern, daß sie keine Erstellungsanweisung enthält. Es wird damit verschleiert, daß die Begriffe zur Beschreibung eines Pneus aus Handlungen abgeleitet sind, wie „füllen“ und „umhüllen“ Wird dieser Ursprung vergessen, besteht keine Möglichkeit mehr, methodisch zwischen zweckgerichtet hergestellten Pneus, an denen die Kenntnisse gewonnen wurden, und „natürlichen“ Pneus, auf die die Kenntnisse angewendet werden sollen, zu unterscheiden. Der Pneu wird damit zur Entität ontologisiert. Daß OTTO den Pneubegriff in dieser ontologisierten Form verwendet, wird auch aus seiner Definition des Konstruktionsbegriffes ersichtlich (OTTO 1977 a, S. 22): „Jedes Objekt ist eine Konstruktion, die die Fähigkeit hat, Kräfte weiterzuleiten“ Nicht nur, daß diese Definition für alle materiellen Gegenstände zutrifft und damit nur noch einen geringen Aussagewert besitzt, es wird auch hier wieder verschwiegen, daß sich der Begriff der Konstruktion von der technischen Handlungsweise des zweckgerichteten Konstruierens ableitet. Indem hier auch nicht konstruierte Gegenstände unter den Begriff der Konstruktion fallen, werden deutlich methodische Ebenen vermischt. Es ist also auch bei dem von OTTO verwendeten Konstruktionsbegriff genau wie beim Pneubegriff nicht mehr möglich, zwischen der methodischen Ebene des Gewinnens von Erkenntnissen im Umgang mit einem Gegenstand und der methodischen Ebene des Interpretierens von Gegenständen mit den gemachten Erfahrungen zu unterscheiden.

Aus den genannten methodischen Gründen sollen für die Begriffsbildung nur hergestellte Pneus verwendet werden, also solche, die gefüllt worden sind. Außerdem werden dazu, um nicht zu weit ausholen zu müssen, ausschließlich flüssige und gasförmige Füllungen in Betracht gezogen. Das gleiche gilt für die sie umgebenden Medien. Aus demselben Grund werden auch nur flächige Hüllen betrachtet, wie etwa Gummimembranen, Plastikfolien oder Planen, die biegeunsteif sowie zugfest sind und eine hohe formative Flexibilität aufweisen, so daß sie ausschließlich Zugkräfte, nicht aber Druck aufnehmen können. Weil der Begriff „Pneu“ vom Wortursprung eine Luftfüllung suggeriert, soll hier der allgemeinere Begriff der Hülle-Füllungs-Konstruktion ver-

wendet werden⁵ In diesem dreifachen Begriffskompositum sind somit die nachvollziehbaren Handlungen des Einhüllens, des Füllens und des Konstruierens enthalten. Nach dem jeweiligen Füllmaterial - gasförmig oder flüssig kann zwischen pneumatischen und hydraulischen Hülle-Füllungs-Konstruktionen unterschieden werden. Auf der Modellebene B sollen nun an dem noch zu spezifizierenden Begriff der Hülle-Füllungs-Konstruktion weitere Begriffe zur Erstellung und Detaillierung des angestrebten Organismusmodells gewonnen werden. Dazu werden die Ergebnisse des SFB 64 genutzt.

Eine Hülle-Füllungs-Konstruktion besteht im einfachsten Fall aus einer biegeunsteifen Hülle (z.B. Gummimembran), einer Füllung (hier Gas oder Flüssigkeit) und einem sie einschließenden Medium (hier ebenfalls Gas oder Flüssigkeit). Entscheidend ist hierbei, daß die Hülle ausschließlich Zugkräfte aufnehmen und übertragen soll, die Füllung dagegen nur Druck. Damit Hülle und Füllung unter statischen Bedingungen gemeinsam eine kraftschlüssige Einheit bilden können, muß die Hüllstruktur gegenüber dem Füllmaterial und dem umgebenden Medium geschlossen sein. Hülle und Füllung stehen in einem direkten gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnis. So hängt von der Struktur der Hülle ab, welche Füllmaterialien in Frage kommen, umgekehrt bestimmt die Beschaffenheit des Füllmaterials, wie die Hülle strukturiert sein muß. In jedem Fall muß die Hüllstruktur so beschaffen sein, daß das Füllmaterial nicht entweichen kann. Gleichzeitig darf das Medium die Hülle nicht durchdringen können. Auch was das Formverhalten und die mechanischen Eigenschaften der Hülle-Füllungs-Konstruktion angeht, besteht ein gegenseitiges Abhängigkeitsverhältnis zwischen Hülle und Füllung. Die Hülle kann also ihre Form nicht ohne die Füllung beibehalten und vice versa. Außerdem können verschiedene Füllmaterialien bei gleichen Hüllen zu verschiedenen Formen mit unterschiedlichen mechanischen Eigenschaften führen. Dasselbe gilt für unterschiedliche Hüllstrukturen mit gleichem Füllmaterial. Es handelt sich also bei Hülle und Füllung um zwei variable Größen, die aber in gegenseitiger Abhängigkeit stehen.

Bei starren, biegesteifen Gefäßen ist der formative Einfluß dagegen einseitig. Hier nehmen Flüssigkeiten oder Gase passiv die Form ihres Gefäßes an, und das Gefäß behält seine Form auch ohne Füllung. Ohne Hülle oder Gefäß nehmen Gase und Flüssigkeiten, unter Vernachlässigung der Schwerkraftwirkung, Kugelform an, wenn sie sich in einem flüssigen bzw. gasförmigen Medium befinden, mit dem sie sich nicht vermischen. Dies ist beispielsweise bei einem im Wasser schwebenden

⁵ Von dem ebenfalls gebräuchlichen Begriff des Hülle-Füllungs-Systems soll hier abgesehen werden, weil der Begriff „System“ stark durch seine systemtheoretische Fassung geprägt ist, und außerdem kein Begriffserstellungsverfahren nachvollziehbar ist.

Öltropfen oder einem im freien Fall befindlichen Wassertropfen der Fall. Dasselbe gilt auch näherungsweise für im Wasser frei aufsteigende Luftblasen. In jedem Fall übt die Füllung auf das Medium, das Gefäß oder die Hülle, einen allseits gleich großen Druck aus. Betrachtet man eine geschlossene biegeunsteife Hülle ohne jede Füllung, was einem evakuierten Zustand entspricht, liegen deren Innenflächen dicht aufeinander, so daß sie eine Doppellage bilden. Man denke dabei an eine zusammengelegte Luftmatratze oder einen ungefüllten, flach zusammengepreßten Luftballon.

Mit dem Füllungszustand ändert sich sowohl die Form als auch das mechanische Verhalten. Es werden danach drei Zustände unterschieden: Unterfüllung, Überfüllung und Prallheit. Eine Hülle-Füllungs-Konstruktion ist dann prall, wenn die Hülle gerade beginnt in ihrer Gesamtheit Flächenzugspannung aufzunehmen. Der Innendruck der Füllung muß dazu den Außendruck des Mediums überschreiten. Unter statischen Bedingungen besteht ein Gleichgewichtszustand zwischen dem Füllungsdruck und vom Außendruck ausgehenden Kräften und denen, die die Hülle spannen (Hüllenspannung). Eine Unterfüllung ist dann gegeben, wenn der Außendruck den Füllungsdruck überschreitet, und die Hülle nicht mehr unter Zugspannung steht. Von einer Überfüllung wird gesprochen, wenn die Hülle dem Füllungsdruck nicht mehr standhält und reißt. Vom ersten Auftreten einer Zugspannung bis zum Berstpunkt nimmt der Grad der Prallheit mit dem Innendruck zu. Innerhalb dieses Bereiches kann das Füllvolumen bei dehnbaren Hüllmaterialien, von einem minimalen Prallheitsvolumen ausgehend bis zum Erreichen des maximalen Füllvolumens, je nach Dehnungsfähigkeit mehr oder weniger stark zunehmen. Dies ist z.B. bei Luftballonen der Fall. Die Hüllenerfläche bleibt vom ungefüllten Zustand bis zum Erreichen der Prallheit gleich (minimale Hüllenerfläche) und nimmt dann bei dehnbaren Hüllmaterialien kontinuierlich mit dem Füllvolumen bis zum Erreichen der maximalen Hüllenerfläche zu. Bei sehr wenig dehnbaren Materialien, wie beispielsweise bei Luftmatratzen, bei denen die Hüllenerfläche nahezu konstant bleibt, erreicht die Hülle-Füllungs-Konstruktion mit der Prallheit auch etwa ihr maximales Füllvolumen. Minimales Prallheitsvolumen und maximales Füllvolumen fallen damit fast zusammen. Es muß in diesem Zusammenhang erwähnt werden, daß es sich bei diesen beiden Größen nicht um absolute Größen handelt, die unabhängig von äußeren Kräften sind. So wird auch eine unterfüllte Luftmatratze prall, wenn man sich auf sie legt. Das minimale Prallheitsvolumen bzw. das maximale Füllvolumen ist in diesem Fall dann geringer als ohne Auflast. Auch der Berstpunkt tritt dann bei einem geringeren Volumen auf.

Bei pneumatischen Hülle-Füllungs-Konstruktionen kann die Menge an zugeführten Gasen aufgrund ihrer Komprimierbarkeit auch dann zunehmen, wenn das

Füllvolumen konstant bleibt. So kann in einen Fahrradreifen auch dann noch Luft gepumpt werden, wenn der Reifenquerschnitt nicht mehr zunimmt. Das maximale Füllvolumen ist also unabhängig von der maximalen Füllmenge. Durch die Inkompressibilität von Flüssigkeiten entspricht dagegen bei hydraulischen Hülle-Füllungs-Konstruktionen das Füllvolumen der Füllmenge. Dieser Unterschied im Verhalten von flüssigen und gasförmigen Füllungen ist insofern von großer Bedeutung, weil sich dieser Unterschied auf die mechanischen Eigenschaften einer Hülle-Füllungs-Konstruktion auswirkt. So wird bei flüssigen Füllungen aufgrund der Volumenkonstanz jede äußere Kraftwirkung über die Zunahme des Füllungsdrucks direkt und ohne jeden nennenswerten Kraftverlust auf die Hülle weitergeleitet, so daß eine der äußeren Kraft proportionale Erhöhung der Hüllenspannung auftritt. Bei gasförmigen Füllungen wird dagegen immer nur ein Teil der Kraft auf die Hülle übertragen. Der andere Teil wird quasi in die Komprimierung des Gases gesteckt. Bei nicht dehnbaren Hüllen mit konstanter Oberfläche kann die Hülle-Füllungs-Konstruktion bei einer Gasfüllung elastisch nachgeben, während sie sich bei einer Flüssigkeitsfüllung nur in geringstem Maße verformen läßt. Zur Verdeutlichung kann man sich hierzu einen luftgefüllten und einen wassergefüllten Fußball vorstellen.

Hülle-Füllungs-Konstruktionen können verschieden genutzt werden. Im einfachsten Fall dienen sie nur als Behältnis, wie etwa bei Milchbeuteln oder einem Weinschlauch. Während hierbei die mechanischen Eigenschaften eine untergeordnete Rolle spielen, können diese in anderen Zusammenhängen im Vordergrund stehen. Das Tragverhalten (Formänderung bei Belastung) der Hülle-Füllungs-Konstruktion hängt von Materialeigenschaften ab, wie Elastizität, Dehnbarkeit, Plastizität und Festigkeit. Je nach Zweck werden bestimmte Materialien für die Hülle bzw. die Füllung verwendet oder der Füllungszustand festgelegt. Die weitaus meisten der technisch realisierten Hülle-Füllungs-Konstruktionen müssen prall sein und eine gewisse Formstabilität aufweisen, um ihren Zweck erfüllen zu können. Nur so können Kräfte gezielt aufgenommen und weitergeleitet werden. Ein unterfüllter Fußball läßt sich zwar auch kicken, er läßt sich aber aufgrund seiner geringen Formstabilität schwieriger dirigieren und auch weniger fest schießen. Er erfüllt damit nicht seinen Zweck im Sinne der Fußballregeln.

Für die mechanische Nutzung einer Hülle-Füllungs-Konstruktion ist neben der Prallheit auch deren Form von großer Bedeutung. Je nach Zielsetzung können verschiedene pralle Formen hergestellt werden. Dies läßt sich auf unterschiedliche Weise verwirklichen. Neben dem Füllungszustand, dem Eigengewichtseinfluß und der Wirkung des Außenmediums kann die Form einer Hülle-Füllungs-Konstruktion von der Struktur der Hülle, der Art der Füllung oder durch zusätzliche Konstrukti-

onselemente beeinflusst werden. Da hier nur flüssige und gasförmige Füllungen in Betracht gezogen werden, die bei Verlust der Hülle sich entweder mit dem umgebenden Medium vermischen oder bei fehlender Schwerkraftwirkung Kugelform annehmen, sind von der Kugeligkeit abweichende Formen unter diesen Bedingungen nur durch Variationen der Hüllenstruktur oder das Hinzufügen zusätzlicher Elemente erzeugbar. Trotzdem wird die Form durch die Art der Füllung, je nachdem, ob es sich um ein Gas oder eine Flüssigkeit handelt, beeinflusst. Es läßt sich daher oft schon an der äußeren Form auf die Art der Füllung schließen. Stärkeren Einfluß nimmt die Art der Füllung jedoch auf das mechanische Verhalten der Konstruktion. Hierbei kann die Viskosität einer Flüssigkeit, aber auch deren Homogenität eine große Rolle spielen. Insbesondere bei gelartigen Stoffen, bei Kolloiden, ist der Einfluß der Füllungen auf die Form und das mechanische Verhalten der Hülle-Füllungs-Konstruktion groß.

Technisch realisierte Hülle-Füllungs-Konstruktionen werden so erzeugt, daß grundsätzlich zuerst eine Hülle hergestellt wird, die dann gefüllt werden kann⁶. Auf die künftige Form im gefüllten Zustand kann schon bei der Herstellung der Hülle durch die Wahl der Materialien und deren Strukturierung Einfluß genommen werden. Die Form ergibt sich dann zum einen durch die Homogenität⁷ des Materials und zum anderen durch die geometrische Vorformung. So wird bei der Herstellung eines Fahrradschlauches zuerst ein Schlauch aus homogenem Gummimaterial gegossen, der dann an seinen beiden Enden zusammengefügt wird. Bei der darauf folgenden Füllung mit Luft entsteht so eine ringförmige Hülle-Füllungs-Konstruktion. Bedingt durch die Homogenität des Materials und die gleichmäßige Wandstärke ist deren Querschnitt aber rund. Durch Vorformung lassen sich auch verschiedene Luftballonformen trotz homogener Hülle und einheitlicher Wandstärke herstellen. Bei sehr starken Hüllen, wie etwa bei schlauchlosen Autoreifen, weicht die Form im ungefüllten Zustand kaum von der im gefüllten Zustand ab. Die zukünftige Form einer Hülle-Füllungs-Konstruktion läßt sich aber auch unabhängig von der geometrischen Vorformung durch Variationen in der Wandstärke oder durch mechanische Inhomogenitäten des Hüllenmaterials beeinflussen. Auf beide Weisen können lokale Ausbeulungen erzielt werden, im Fall einheitlicher Stoffhomogenität durch dünnere Wandstellen und im Fall gleichmäßiger Wandstärke durch Orte nachgiebigeren Hüllmaterials, also durch Variationen in der Elastizität, der Dehnbarkeit, der Plastizität bzw. der Zugfestigkeit.

Allein durch die vielfältigen Variationsmöglichkeiten der Hüllenstruktur lassen sich schon unzählige verschiedene Formen in unterschiedlicher Weise herstellen. Unermeßlich werden die formativen Möglichkeiten aber erst durch die Einbeziehung zusätzlicher Konstruktionselemente. Hierzu können, bezogen auf ihr mechanisches Verhalten, Verspannungselemente und Versteifungselemente unterschieden werden. Während von ersteren nur Zugkräfte aufgenommen werden können, besitzen letztere auch die Fähigkeit der Druckstabilität. Zusätzliche Konstruktionselemente können innerhalb und außerhalb der Hülle-Füllungs-Konstruktion angebracht werden. So werden innere und äußere Verspannungselemente bzw. innere und äußere Versteifungselemente unterschieden. Äußere Verspannungselemente können Umschnürungen oder Bandagen sein. Umschnürungen, die sich kreuzen und an den Kreuzungspunkten miteinander verbunden sind, bilden regelmäßige oder unregelmäßige Netze. Diese können verschiedene Maschenformen aufweisen. Innere Verspannungselemente können Faserzüge, Verspannungsflächen oder räumlich vernetzte Faserzüge sein. Während die äußeren Verspannungen nicht unbedingt mit der Hülle verbunden sein müssen, besteht dagegen bei inneren Verspannungen die Notwendigkeit einer Verankerung.

Als inneres Versteifungselement kommt im Prinzip jeder druckstabile Gegenstand in Frage, der länger ist als der Innendurchmesser der Hülle-Füllungs-Konstruktion. Dies können einfache balkenartige Streben, Druckringe, Innengerüste oder Zwischenwände sein. Durch die Einfügung von inneren Versteifungselementen ergibt sich die Möglichkeit, unterfüllte, aber dennoch formstabile Hülle-Füllungs-Konstruktionen zu erzeugen, bei denen also der Innendruck geringer ist als der Außendruck (Unterdruckpneus). Ein äußeres Versteifungselement kann, aus einem Stück bestehend, die gesamte Hülle-Füllungs-Konstruktion als Schale umschließen. Diese kann mehr oder weniger zahlreiche, verschieden große Löcher aufweisen. Wenn die zusammengefaßte Fläche der einzelnen Lochweiten die Schalenoberfläche⁸ übertrifft, ist es treffender, von einem Außengerüst zu sprechen. Außenversteifungen, die nur einen Teil der Hülle-Füllungs-Konstruktion umfassen, können als Manschetten bezeichnet werden. Solche, die keinen Teil umfassen, werden hier allgemein als Schalenelemente bezeichnet. Während die bisher genannten äußeren und inneren Versteifungselemente nicht unbedingt mit der Hülle verbunden sein müssen, benötigen Schalenelemente Verankerungsstrukturen, um den Kontakt zu bewahren.

⁶ Dies ist keinesfalls trivial, da auch der umgekehrte Weg möglich ist. Beispielsweise kann ein Eisblock in eine Hülle verpackt und das Eis nachträglich geschmolzen werden.

⁷ Homogenität bezogen auf die mechanischen Eigenschaften.

⁸ Die Schalenoberfläche ist nur dann mit der Gesamtoberfläche identisch, wenn keine Löcher vorliegen. Unter dieser Voraussetzung kann die Lochweite die Schalenoberfläche überschreiten.

Es muß hier noch einmal betont werden, daß sich die genannten Begriffe für die zusätzlichen Konstruktionselemente aus dem strukturellen Zusammenhang ihrer Nutzung ergeben und nicht etwa den Gegenständen selbst anhaften, dies würde sonst einer Verdinglichung gleichkommen (siehe Kapitel 1.2). Je nach Verwendungszweck kann ein Gegenstand ein anderes Konstruktionselement sein. So wird beispielsweise ein Stab, wenn auf ihm Druck lastet, Strebe genannt, wohingegen derselbe Stab, wenn er unter Zug steht, als Verspannung bezeichnet wird.

Versteifungselemente müssen nicht unbedingt biegesteif sein, um als formgebende Strukturen genutzt werden zu können. Man denke z.B. an einen biegsamen Stab, der so in einen gefüllten Luftballon gebracht wurde, daß er mit seinen beiden Enden die Hülle an zwei Punkten auseinanderdrückt, wobei er selbst durch die Spannung der Hülle gebogen wird. Verformungen dieser Hülle-Füllungs-Konstruktion verursachen dann eine Änderung des Bieungsgrades der Strebe. Höhere Formstabilität gegenüber äußeren Kräften kann durch zusätzliche Verspannungselemente erzielt werden, die den Stab an einer Ausbiegung hindern. Es zeigt sich also, daß zusätzliche Konstruktionselemente kombiniert werden können, wodurch neue Formen mit anderen mechanischen Eigenschaften herstellbar sind. So lassen sich auch einzelne Hülle-Füllungs-Konstruktionen zu einer Gesamtkonstruktion kombinieren (gekammerte Hülle-Füllungs-Konstruktion). Dies ist beispielsweise bei gekammerten Luftmatratzen oder bei aufblasbaren Sitzmöbeln der Fall. Die gemeinsamen Wände der einzelnen Kammern entsprechen, bezogen auf die Gesamtkonstruktion, in ihrer Wirkung einer Innerverspannung. Weisen die Kammern gleichen Druck auf, können die Zwischenwände durchlöchert sein, ohne daß sich die Form ändert. Was sich jedoch ändert ist das mechanische Verhalten der Gesamtkonstruktion.

Neben der Reihung einzelner Hülle-Füllungs-Konstruktionen können diese auch ineinander gestaffelt kombiniert werden. So kann das Füllmaterial einer Hülle-Füllungs-Konstruktion selbst wieder eine Ansammlung von vielen einzelnen Hülle-Füllungs-Konstruktionen sein. Sogar die Hülle kann aus vielen miteinander verbundenen Hülle-Füllungs-Konstruktionen bestehen. Solche Hüllen ließen sich z.B. aus Blasenfolien, die normalerweise als Verpackungsmaterial verwendet werden, herstellen. Schließlich können druckfeste Hülle-Füllungs-Konstruktionen im Innern einer anderen als Versteifungselemente genutzt werden. Bei den genannten ineinander gestaffelt kombinierten Hülle-Füllungs-Konstruktionen sind die formativen Wechselwirkungen häufig sehr vielfältig. So kann sich die Form und das Formverhalten der einzelnen pneumatischen bzw. hydraulischen Bestandteile gleichzeitig aus deren Einbindung in die Gesamtkonstruktion sowie aus deren mechanischen Wechselwirkungen untereinander ergeben.

Letztere bedingen dann wiederum die Gesamtform. Da die Bestandteile in solchen Fällen außerhalb der konstruktiven Einheit eine andere Form und auch ein anderes Formverhalten aufweisen, ist es treffender, im Verband von Untereinheiten zu sprechen.

Viele der an technisch realisierbaren Hülle-Füllungs-Konstruktionen gemachten Erfahrungen und die daraus hervorgehenden Kenntnisse und Begriffe lassen sich sehr gut auf konkrete Organismen anwenden. Nach diesem Vergleichsmaßstab ist es möglich, organismische Strukturen, bezogen auf ihren formativen Einfluß und ihr mechanisches Verhalten, zu bestimmen. Die so erstellten Strukturen werden damit immer als Bestandteile einer Hülle-Füllungs-Konstruktion gedeutet. An konkreten Organismen kann dann empirisch untersucht werden, ob sich bestimmte Bestandteile als Hülle, Füllung oder als zusätzliche Konstruktionselemente interpretieren lassen. Es zeigt sich nach dieser Interpretation, daß bei allen bekannten konkreten Organismen wäßrige Flüssigkeiten in entscheidendem Maße die Füllung ausmachen. Organismen sollen im Modell darum als im wesentlichen hydraulisch geprägte Hülle-Füllungs-Konstruktionen verstanden werden (Hydraulikmodell, Modellebene B). Andere Füllungen können aber auch eine Rolle spielen, z.B. Luft oder feste Füllmaterialien. Als solche kann im konkreten Fall die Luft in Luftsäcken und Lungen von Tieren oder die Nahrung in deren Mägen interpretiert werden. Aber auch bei diesen Beispielen bleiben die Organismen im wesentlichen hydraulisch geprägt. Das Vorhandensein einer mechanisch geschlossenen, kraftschlüssigen Hülle und einer darin eingeschlossenen wäßrigen Füllung wird im Modell als invariante Konstruktionseigenschaft aller Organismen angesehen.

Nach den Konstruktionsprinzipien hydraulischer Hülle-Füllungs-Konstruktionen (Hydraulikprinzip) lassen sich die formerzeugenden Strukturen konkreter Organismen bestimmen und im Modell re-konstruieren. Durch die Analyse des Verspannungsprinzips⁹ ergibt sich die Möglichkeit, die Form eines Organismus bzw. die Form von Bestandteilen eines Organismus in reproduzierbarer Weise mechanisch zu begründen. Das gleiche gilt für das Formverhalten. Organismen werden nach diesen Kriterien als Hülle-Füllungs-Konstruktionen aufgefaßt, die vielfach ineinander gestaffelt sein können. Dabei ergibt sich die Form und das Formverhalten der Gesamtkonstruktion aus den mechanischen Wechselwirkungen der hydraulischen Untereinheiten miteinander und deren Einbindung in das Gesamtverspannungsprinzip und vice versa. Mit den gewonnenen Kenntnissen lassen sich auch Volumenzunahmen interpretieren. Im Gegensatz zu den technischen Realisaten, bei denen die

⁹ Mit dem Begriff Verspannungsprinzip werden hier sämtliche formbeeinflussenden Strukturen einer hydraulischen Hülle-Füllungs-Konstruktion zusammengefaßt.

Hülle bei der Volumenzunahme nur gedehnt wird, kann jedoch bei Organismen ein Materialzuwachs in der Hülle festgestellt werden.

Es bleibt noch zu erwähnen, daß das Hydraulikmodell in seiner Anwendung auf konkrete Organismen ebenso wie das Maschinenmodell Grenzen aufweist. Dies zeigt sich insbesondere im molekularen bzw. zellbiologischen Bereich (siehe hierzu W.S. PETERS & HERKNER 1998, im Druck).

1.3.3 Bionomie und Reproduktion

Wie gezeigt wurde, sind nicht alle Aspekte, die aus einem Verständnis von Maschinen und Hülle-Füllungs-Konstruktionen gewonnen werden können, für die Konstitution eines Organismusmodells geeignet. Dies erweist sich eben gerade erst empirisch bei der Interpretation konkreter Organismen nach den gewonnenen Kriterien. Die nutzbaren Aspekte des Hydraulikmodells und des Maschinenmodells lassen sich nun zu einem gemeinsamen Modell zusammenfassen (Modellebene C)¹⁰ Der Interpretationsrahmen des Organismusmodells wird durch diesen methodischen Schritt erweitert und geschärft. So zeigt sich bei der Anwendung des Maschinenmodells, daß sich Organismen als Konstruktionen interpretieren lassen, die als kohärente Ganzheiten aktiv Arbeit verrichten und bezogen auf ihre Arbeit strukturiert sind. Die so gewonnenen Strukturen können nun wieder nach dem Hydraulikmodell als Untereinheiten einer Hülle-Füllungs-Konstruktion dargestellt werden und vice versa. Die beiden Modellebenen lassen sich also wechselseitig aufeinander projizieren. Weiter läßt sich auf der Basis der beiden Modelle feststellen, daß diese Strukturen selbst wieder aus zahlreichen Hülle-Füllungs-Konstruktionen bestehen können, die ihrerseits wiederum Arbeit verrichten. Deren Strukturen können dann auch wieder aus Arbeit verrichtenden Hülle-Füllungs-Konstruktionen bestehen und so fort. Eine solche Staffelung zeigt sich häufig schon makroskopisch. Sowohl die einzelnen Arbeitsprozesse als auch das Verspannungsprinzip der ineinandergestaffelten Hülle-Füllungs-Konstruktion sind in die Gesamtkonstruktion so eingebunden, daß sie mit dieser eine nicht nur kraftschlüssige, sondern auch kohärente Einheit bilden. Die Strukturen der Konstruktion werden daher als arbeitende Strukturen aufgefaßt.

Volumenzunahmen sowie Formveränderungen der Gesamtkonstruktion oder deren Untereinheiten können auf der Modellebene C des Organismusmodells als Pro-

zesse interpretiert werden, die vom Organismus aktiv erarbeitet werden müssen. Auf diese Weise lassen sich Wachstumsvorgänge konkreter Organismen, z.B. während ihrer Ontogenese, rekonstruieren (VOSS 1986, 1989, KRIDLÓ 1987, 1989). Danach stellt sich auch die Aufrechterhaltung der Form als Leistung des Organismus dar. Organismen werden damit als autoformative Konstruktionen verstanden. Es zeigt sich dabei empirisch, daß die dazu notwendigen Strukturen vom Organismus selbst produziert und vor allem auch selbst erhalten werden müssen. Vom Standpunkt der Modellebene C des Organismusmodells betrachtet stellt damit die arbeitende Struktur ein Produkt her, das ihrem eigenen Aufbau bzw. der eigenen Erhaltung dient. Da sich diese Selbstbezüglichkeit der Arbeitsweise nicht nur auf der Ebene der Strukturbildung und der Strukturhaltung, sondern in allen Bereichen organismischer Aktivität zeigt, wird jeder sich nach dem Maschinenmodell als Produktion verstandener Vorgang aus der neuen Perspektive (Modellebene D) als Prozeß der Reproduktion interpretierbar (M. GUTMANN & HERKNER 1992)¹¹ Entsprechend sind die vom Organismus hergestellten Produkte **generell** als Produkte der selbstbezüglichen Reproduktionsarbeit der Konstruktion zu verstehen. Durch die allgemeine Fassung des Reproduktionsbegriffes gilt dies auch für „amaterielle“ Produkte wie Wärme, Deformation, Bewegung oder Fortbewegung. Es zeigt sich hierbei auch, daß der Arbeitsprozeß der Gesamtkonstruktion sowohl nach außen als auch nach innen gerichtete Momente aufweist.

Um die Selbstbezüglichkeit jeder organismischen Aktivität zu charakterisieren, wurde von W.F. GUTMANN & BONIK (1981 b) der Begriff der Bionomie in seiner maschinen-theoretischen Form reformuliert. Daran anknüpfend wird die selbstbezügliche Reproduktion des Organismus im Modell als bionome Reproduktion bezeichnet. Der Organismus wird nun nicht mehr nur als maschinelle und hydraulische Konstruktion interpretiert, sondern entsprechend der vorgenommenen Modellerweiterung als bionome Konstruktion, deren Strukturen sich analog als bionome Strukturen darstellen lassen. Um die kohärent ineinandergreifenden Arbeitsschritte auf der Basis des Reproduktionsmodells (Modellebene D) als selbstbezügliche Reproduktionsvorgänge zu kennzeichnen, wird der Kohärenzbegriff zum Begriff der bionomen Kohärenz¹² erweitert. Dieser umfaßt da-

¹⁰ Die für das Organismusmodell nicht nutzbaren Aspekte sind im heuristischen Sinne keinesfalls nutzlos. Durch die auftretenden Diskrepanzen zwischen Modell und Empirie ergeben sich neue Fragestellungen, auf deren Basis sich die Notwendigkeit der Schaffung weiterer Modelle ergibt.

¹¹ Der Begriff der selbstbezüglichen Reproduktion wurde bislang noch nicht operational eingeführt. Möglicherweise wurde inzwischen von Mathias GUTMANN in seiner philosophischen Dissertation (Universität Marburg) über den Gegenstand der Evolutionstheorie ein entsprechendes Modell vorgelegt. Da ich diese Arbeit, deren Inhalt ich nicht kenne, bislang nicht erhalten habe, konnte sie hier jedoch nicht berücksichtigt werden.

¹² Der Begriff der bionomen Kohärenz geht auf den von PETERS & GUTMANN (1973) eingeführten Begriff der funktionalen Interdependenz zurück.

mit gleichzeitig die Aspekte des Kraftschlusses, der Konversionsarbeit sowie den Aspekt der selbstbezüglichen Reproduktionsarbeit. Um den Aspekt der nach außen gerichteten Arbeitsprozesse der Gesamtkonstruktion gegenüber den nach innen gerichteten hervorzuheben, kann der Begriff der bionomen Kohärenz in nuancierter Form auch als kohärente Bionomie dargestellt werden. Hierbei wird vor allem auf die Geschlossenheit selbstbezüglicher Kreisläufe eingegangen, wie sie beispielsweise bei Aktivitäten zur Aneignung eines geeigneten Triebmittels auftreten, wobei letzteres als Voraussetzung für die Erhaltung des Arbeitsprozesses wiederum die Grundlage für Aktionen zu erneuter Aneignung von Triebmitteln bildet und so fort. Dies kann sich im Falle eigenbeweglicher Tiere als Fortbewegungsaktivität äußern, die zum Erwerb von Nahrung genutzt wird, oder im Falle von Pflanzen in Form von inneren strukturellen Aktivitäten, die eine Nutzung des Lichts ermöglichen.

Mit der aspekthaften Verwendung des Begriffs-paares der bionomen Kohärenz und der kohärenten Bionomie soll, die Ganzheitlichkeit des Organismus betont, ausgedrückt werden, daß die nach innen gerichteten Prozesse nicht ohne die Geschlossenheit der Kreisläufe der nach außen gerichteten Aktionen ablaufen können, letztere aber von der Kohärenz der selbstbezüglichen Reproduktionsprozesse abhängig sind. Die Momente der bionomen Kohärenz und der kohärenten Bionomie bilden damit in ihrer Einheit die entscheidende Grundlage für das Funktionieren der Gesamtkonstruktion. Die für den Betrieb der bionomen Konstruktion notwendigen Bedingungen können nun methodisch als bionome Reproduktionsbedingungen gefaßt werden, die ihrerseits entsprechend in innere und äußere Aspekte zerlegt werden können (innere und äußere Reproduktionsbedingungen). Der Begriff der kohärenten Bionomie schließt an den von W.F. GUTMANN & BONIK (1981 b) eingeführten Begriff des Bionomiekreislaufs an, während der der bionomen Kohärenz auf die im Bionomiekreislauf als Bionomieebenen dargestellten kohärenten Arbeitsschritte Bezug nimmt. Durch die Einbeziehung des Reproduktionsmodells und die operationale Bestimmung des Maschinenmodells und des Hydraulikmodells stellt die begriffliche Fassung der kohärenten Bionomie und der bionomen Kohärenz als Begriffspaar eine Erweiterung und Detaillierung des Bionomiemodells von W.F. GUTMANN & BONIK dar.

Ein weiterer Aspekt der als Einheit verstandenen bionomen Konstruktion läßt sich mit dem Begriff der assimilativen Erarbeitung veranschaulichen. Hier liegt der interpretative Schwerpunkt der Bionomiebetrachtung, im Gegensatz zur vorherigen Darstellung, nicht bei dem Aspekt der Kohärenz, sondern bei der Bestimmung der vom Organismus im Reproduktionsprozeß geleisteten aktiven Erschließung von Widerständlichkeiten. Eine solche Widerständigkeit kann sich beispielsweise durch die Wechselwirkung zwischen einer vom Orga-

nismus aktiv produzierten Bewegung und einem geeigneten Substrat ergeben. Im Falle einer gerichteten Bewegung kann daraus Fortbewegung resultieren. Was sich hierzu als Substrat für die Erzeugung einer solchen Wechselwirkung eignet, ergibt sich, da die Aktivität immer vom Organismus ausgeht, einzig aus den Eigenschaften der bionomen Konstruktion. Damit erweist sich jedes vom Organismus nutzbare Substrat als operationales Substrat. Da der geschilderte Zusammenhang generell für alle vom Organismus ausgelösten Wechselwirkungen mit Widerständlichkeiten gilt, bestimmt sich die für den Organismus relevante Umwelt als operationale Umwelt. Als aktive Erschließung von Widerständlichkeiten kann auch die schon unter dem Aspekt der bionomen Kohärenz betrachtete Aufnahme und Abgabe von Substanzen interpretiert werden. Welches Beispiel auch immer gewählt wird, in jedem Fall ergibt sich jede für den Organismus nutzbare Widerständigkeit aus seiner autoreproduktiven Aktivität. Organismen können danach auf der Basis des dargestellten Modells nicht als ihren Betrieb erleidende „Durchflußreaktoren“ betrachtet werden, sondern als, bezogen auf ihre Arbeitsweise, autonome Subjekte.

1.3.4 Veränderung, Entwicklung, Ontogenese und Evolution

Bei Maschinen treten zwei Arten von Strukturzerfall auf: der durch den Betrieb verursachte Verschleiß (Abnutzung, Materialermüdung) und die vom Betrieb unabhängige Verrottung (Korrosion). Da die Strukturen von bionomen Konstruktionen nur bestehen können, wenn sie durch permanente Arbeit in ihrer Form gehalten werden, beginnen sie bei einer Unterschreitung der notwendigen Strukturerhaltungsleistung zu zerfallen. Je heterogener die Strukturen, um so höher ist ihr Erhaltungsaufwand. Damit tritt bei Organismen noch ein weiteres Moment des Strukturzerfalls hinzu. Dem allgemeinen Strukturzerfall kann eine bionome Konstruktion durch permanente Strukturbildung und Strukturersetzung entgegenwirken. Da viele, wenn nicht die Mehrzahl, der Zerfallsprodukte nicht wieder zusammengesetzt werden können, muß vom Organismus körperfremdes Material aufgenommen, verarbeitet und neu eingebaut werden, das heißt es findet ein materialer Stoffwechsel statt. Die bionome Konstruktion besteht also aus immer neuem Material, bleibt sich aber in ihrer Strukturierung zunächst selbst identisch. Der Prozeß der bionomen Reproduktion weist also schon auf dieser Ebene identische und nicht identische Aspekte auf (identische Reproduktion bzw. nicht identische Reproduktion; M. GUTMANN & HERKNER 1992). Diese beiden Aspekte zeigen sich jedoch nicht nur im Zusammenhang zwischen Substanz und Struktur, sondern, wie im folgenden noch gezeigt wird, auf jeder Ebene der Konstruktion. Bedenkt man, daß mit großer Wahrrscheinlich-

keit nicht alle zerfallenen Strukturen, und dies gilt für jede strukturelle Ebene der Konstruktion, wieder ersetzt werden können, unterliegen auch die bionomen Strukturen eines Organismus, trotz der Fähigkeit der Autoreproduktion, auf kurz oder lang einem irreversiblen Verschleiß, der nicht mehr selbsttätig ausgeglichen werden kann¹³. Die entsprechenden Strukturen verlieren schließlich ihre Funktionsfähigkeit und können sich nicht mehr selbst erhalten.

Zu dieser durch Strukturzerfall verursachten Aufgabe des Betriebs kommt noch ein zweiter Aspekt hinzu. Da beim Arbeitsprozeß von bionomen Konstruktionen wie bei Wärmekraftmaschinen Abfallprodukte in Form von nicht verwertbaren Substanzen entstehen (z.B. Verbrennungsprodukte wie Abgase, Asche oder Ruß), deren Anhäufung jedoch zu einer Verringerung oder gar dem Verlust der Funktionsfähigkeit führt, ergibt sich die Notwendigkeit einer Abfallbeseitigung. Da nicht alle Abfallprodukte während des Betriebs abgeführt werden können, muß eine Maschine hin und wieder gereinigt werden. Im Gegensatz zu Organismen besteht bei Maschinen die Möglichkeit, sie hierzu abzuschalten, eventuell auch zu zerlegen und sie nach der Reinigung wieder zusammenzubauen und erneut durch einen externen Startvorgang in Betrieb zu setzen.

Da die Strukturen einer bionomen Konstruktion einen ineinandergestaffelten Aufbau aufweisen und bis in die kleinste strukturelle Einheit aktiv Arbeit verrichten, entstehen durch den Arbeitsprozeß auf jeder Ebene der Konstruktion Abfallprodukte (Stoffwechselendprodukte). Diese können durch ein Netz Abfall beseitigender Strukturen abgeführt werden. Da die Abfall beseitigenden Strukturen ihrerseits Arbeit verrichten, produzieren sie durch ihren Betrieb wiederum selbst Abfall¹⁴. Es muß daher davon ausgegangen werden, daß bei Organismen, wie bei Maschinen, nicht alle Abfallprodukte beseitigt werden können. Dies führt in letzter Konsequenz zunächst zu einer Einschränkung der Arbeitsfähigkeit und schließlich zum Zusammenbruch des Betriebs. Die Strukturen „vergiften“ sich quasi selbst.

Es zeigt sich also, daß die zu erhaltenden Strukturen einer bionomen Konstruktion durch den nicht ersetzbaren Zerfall und die bei der Arbeit anfallenden Abfallprodukte irreversibel zerstört werden. Ein Ausweg aus diesem Dilemma besteht darin, die verschlissenen Strukturen nicht zu ersetzen, sondern neue zu produzieren. Da dies mit einem Materialzuwachs verbunden ist, ergibt sich als zwangsläufige Folge Wachstum. Damit ändern

sich ebenfalls zwangsläufig auch einige konstruktive Parameter, schon allein deswegen, weil die Körperoberfläche in einem anderen Verhältnis wächst als das Körpervolumen. Durch die sich ändernde Strukturierung verändert sich auch die Reproduktionsweise der bionomen Konstruktion. So wie die Strukturierung einer Maschine die Arbeitsweise und den Produktionsvorgang bestimmt, ergibt sich die Reproduktionsweise der bionomen Konstruktion aus ihren strukturellen Bedingungen. Gleich strukturierte Konstruktionen reproduzieren sich damit auch auf gleiche Weise. Da sich die Strukturen einer bionomen Konstruktion in ihrer Reproduktionsweise gegenseitig beeinflussen, müssen die neu hinzukommenden Strukturen zwangsläufig zu einer veränderten Reproduktionsweise der Gesamtkonstruktion führen. Der Wachstumsprozeß ist also grundsätzlich mit einer Genese der Reproduktionsweise verbunden. Doch nur wenn sich die neuen und alten Strukturen in ihrer Reproduktionsarbeit nicht gegenseitig behindern, kann eine Verringerung der Leistung bzw. ein Zusammenbruch des Betriebs ausgeschlossen werden. Eine weitere Voraussetzung ist, daß die beim Wachstum auftretende permanente Änderung der Reproduktionsweise in jeder Phase der Genese bionome Kohärenz aufweist. Ist das nicht der Fall, zerstört sich die Konstruktion ab einer bestimmten Wachstumsphase selbst.

Durch den Wachstumsprozeß erfolgt also unausweichlich eine Veränderung der Konstruktion. Trotz dieser Veränderung bleibt sich die Konstruktion aber selbstähnlich, denn bestimmte konstruktive Invarianten müssen bestehen bleiben, damit die Funktionsfähigkeit gewährleistet bleiben kann. Der Reproduktionsprozeß zeigt also auch hier identische sowie nicht identische Aspekte. Es wird in diesem Zusammenhang davon ausgegangen, daß die Autoreproduktion der bionomen Konstruktion nie völlig identisch erfolgen kann, aber aufgrund der konstruktiven Invarianten auch nicht beliebig variabel. Das gleichzeitige Auftreten von struktureller Variabilität und konstruktiver Invarianz wird damit als unausweichliche Folge bionomer Reproduktion verstanden. Treten in der durch den bionomen Reproduktionsprozeß verursachten Genese irreversible Veränderungen auf, kann von einer ontogenetischen Entwicklung (Onto-genese) gesprochen werden. Durch diese strukturelle Irreversibilität erhält der Reproduktionsprozeß zwangsläufig eine Richtung (ontogenetische Reproduktion).

Die sich durch den Wachstumsprozeß ergebenden Veränderungen führen ab einer bestimmten konstruktionsabhängigen Größe einerseits zu Formstabilitätsproblemen, andererseits zu Betriebsstörungen. Der Organismus kann also nur so lange wachsen, bis er an sein konstruktives Größenlimit stößt, oder er legt seinen eigenen Betrieb lahm. Ein Ausweg besteht in der Untergliederung in Untereinheiten. Hierbei muß nur die Gesamtkonstruktion reproduktive Autonomie aufweisen,

¹³ Ein von außen vorgenommener Austausch verschlissener Strukturen ist jedoch, wie Organtransplantationen zeigen, in bestimmten Fällen möglich, wenn der Betrieb der bionomen Konstruktion nicht unterbrochen wird.

¹⁴ Außerdem unterliegen die Abfall beseitigenden Strukturen ebenfalls dem allgemeinen Zerfall und müssen daher aktiv erhalten werden.

nicht aber deren abgegliederte Untereinheiten. In diesem Fall ergibt sich eine wechselseitige Abhängigkeit der Untereinheiten, durch die eine Abtrennung vom Gesamtverband zu deren Zerstörung führen würde. Weisen die Untereinheiten, die selbst wieder in Untereinheiten gegliedert sein können, dagegen reproduktive Autonomie sowie bionome Kohärenz auf, können sie vom Gesamtverband ohne letale Folgen abgestoßen werden; sie können aber auch im Verband verbleiben. Nur im ersten Fall kommt es zu einer Vermehrung der „Individuenzahl“. In beiden Fällen findet aber eine Vermehrung (Fortpflanzung) von autonom reproduktiven Untereinheiten statt, ob sie nun zusammenbleiben oder nicht. Die Produktion dieser autonom reproduktiven Untereinheiten wird im Organismusmodell als erweiterte Reproduktion bezeichnet (Modellebene E; M. GUTMANN & HERKNER 1992). Diese kann sich, aber muß sich nicht, in einer Vermehrung der „Individuenzahl“ auswirken. Da die erweiterte Reproduktion wie alle bionomen Reproduktionsprozesse sowohl identische als auch nicht identische Momente aufweist, treten auch hierbei zwangsläufig Veränderungen bei gleichzeitiger Einhaltung bestimmter konstruktiver Invarianten auf. Sind diese Veränderungen irreversibel, wird im Modell von einer evolutionären Entwicklung bzw. allgemein von Evolution gesprochen (Evolutionsmodell = Modellebene E) (Zum Begriff der Irreversibilität siehe auch: BONIK et al. 1977, WEINGARTEN 1988, W.F. GUTMANN & WEINGARTEN 1988).

Es muß betont werden, daß bei diesem Evolutionsbegriff eine evolutionäre Entwicklung, wie gezeigt wurde, nicht unbedingt mit einer Vermehrung der „Individuenzahl“ verbunden sein muß, sondern ausschließlich eine Vermehrung von autonom reproduktiven Einheiten. Dies kann an einigen Beispielen konkreter Organismen verdeutlicht werden. So besteht eine kriechend wachsende *Rhaphidophora*-Ranke (Efeutute) aus einer gleichmäßig oder ungleichmäßig bewurzelten Sproßachse, die durch Noden in seriale Abschnitte untergliedert ist, an denen sich jeweils ein Blatt befindet. Nach dem hier verwendeten Organismusmodell entspricht jeder aus einem Blatt, einem Nodus und einem bewurzelten Stengelstück bestehende Abschnitt einer autonom reproduktiven Untereinheit, d.h. jeder Abschnitt kann potentiell auch unabhängig von der Gesamttranke seinen Betrieb aufrecht erhalten. Ein Internodium kann dies unter natürlichen Bedingungen nicht. Gleichzeitig ist in diesem Fall jeder autonom reproduktive Abschnitt zur erweiterten Reproduktion fähig, also der Erzeugung weiterer Sproßabschnitte mit Noden, Blättern und Wurzeln. Es besteht damit auch die grundsätzliche Möglichkeit der Verzweigung. Die Genese (Reproduktion) dieser Untereinheiten erfolgt hier nur in eine Richtung (Wachstumsrichtung der Sproßachse), so daß auf einen älteren Abschnitt jeweils ein jüngerer folgt und so fort. Nur wenn an der Spitze mindestens genauso viele autonom reproduktive Abschnitte erzeugt werden wie am anderen

de absterben, kann sich die Ranke erhalten. Werden dagegen mehr neue Abschnitte erzeugt als alte absterben, findet eine Vermehrung autonom reproduktiver Einheiten statt. Wenn regelmäßige Verzweigungen auftreten, erfolgt sogar eine exponentielle Vermehrung von Untereinheiten.

Bei den aufeinanderfolgenden Abschnitten (Generationen) müssen nach der dargestellten Modellvorstellung Veränderungen gegenüber der Vorläuferkonstruktion auftreten, seien sie auch noch so klein. Solange dabei keine, bezogen auf die Strukturierung, irreversiblen Veränderungen auftreten, findet kein evolutionärer Entwicklungsprozeß statt. Ist jedoch das Gegenteil der Fall, stellt der neue Abschnitt gegenüber dem alten einen evolutionären Schritt dar, auch wenn beide noch zusammenhängen. An diesem evolutionären Schritt ändert sich nichts, wenn die Abschnitte voneinander getrennt werden, außer daß die Abschnitte nun nicht mehr als Untereinheiten einer Ranke, sondern meistens als Individuen aufgefaßt werden. Da die Ranke vor ihrer Zerteilung ebenfalls als Individuum aufgefaßt werden kann, zeigt sich, daß die jeweilige Individualitätszuweisung von der Betrachtungsebene abhängt. Aus dieser Denkweise ergeben sich zahlreiche Konsequenzen für die Interpretation von Pflanzen, zusammenhängende „Kolonien“ bildenden Tieren und „staatenbildenden“ Insekten. Diese sollen hier jedoch nicht diskutiert werden. Ein entsprechender Beitrag ist jedoch geplant.

Um den Unterschied zwischen einer evolutionären und einer ontogenetischen Entwicklung an dem gewählten Beispiel deutlich zu machen, sei hier darauf hingewiesen, daß sich die Irreversibilität einer ontogenetischen Entwicklung auf der Ebene des reproduktiven Bildungsprozesses jedes einzelnen Abschnittes der *Rhaphidophora*-Ranke also innerhalb einer Generation abspielt, während sich die Irreversibilität einer evolutionären Entwicklung auf der Ebene der erweiterten Reproduktion, also durch den Vergleich der aufeinanderfolgenden Generationen autoreproduktiver Rankenabschnitte festmachen läßt. Die Irreversibilitätskriterien zur Beurteilung einer ontogenetischen und einer evolutionären Entwicklung liegen also auf verschiedenen Betrachtungsebenen. Es muß jedoch betont werden, daß der Ontogenese-prozeß die Grundlage für jede evolutionäre Entwicklung darstellt.

Wird nun statt einer *Rhaphidophora*-Ranke ein einzelliger Organismus nach dem vorgelegten Modell interpretiert, zeigt sich, daß bei diesem noch vor dem Erreichen seines konstruktiven Größenlimits eine Untergliederung in zwei, bezogen auf ihre Strukturierung gleiche, autonom reproduktive Untereinheiten stattfindet. Nach vollzogener Trennung generieren die neuen Einheiten in Folge des Reproduktionsprozesses neue Strukturen, wodurch eine Größenzunahme stattfindet (ontogenetische Reproduktion). Ab einer bestimmten

Größe erfolgt dann wieder eine Untergliederung in jeweils zwei Untereinheiten und anschließend eine Trennung und so fort (erweiterte Reproduktion). Im Gegensatz zum vorangegangenen Beispiel der *Rhaphidophora*-Ranke, bei der immer eine neue Generation autonom reproduktiver Einheiten mit jüngeren Strukturen auf eine alte mit älteren Strukturen folgt, sind hier die neu entstandenen Einheiten immer gleich alt und enthalten zunächst nur alte Strukturen. Diese generieren im Reproduktionsprozeß bis zum Erreichen des Größenlimits neue Strukturen, die ihrerseits wieder neue Strukturen generieren und so fort. Da nach jeder vollzogenen Teilung ein gleicher Zuwachs an neuen Strukturen erfolgt, bleibt das Verhältnis zwischen alten und neuen Strukturen von Generation zu Generation gleich.

Die Gesamtkonstruktion besteht also nach dem Erreichen des Größenlimits jedesmal zur Hälfte aus Strukturen der alten Generation und zur anderen Hälfte aus solchen der neuen Generation. Das Verhältnis ist demnach eins zu eins. Da die Strukturen der alten Generation ebenfalls Produkt eines Teilungsvorganges mit anschließender Strukturbildung sind, bestehen diese wiederum zur Hälfte aus Strukturen ihrer Vorgängergeneration und so fort. Aufgrund dieser stetigen Halbierung nimmt die Menge der jeweils eine Generation älteren Strukturen von Generation zu Generation in einem negativ exponentiellen Verhältnis ab. Dies läßt sich wie folgt formalisieren:

$$S_{ges} = 2^{-1} S_1 + 2^{-2} S_2 + 2^{-3} S_3 + \dots + 2^{-n} S_n = 1 \quad (1.1)$$

$$\sum_{i=1}^{\infty} 2^{-i} S_i = 1 \quad (1.2)$$

Nach beispielsweise tausend Teilungen sind dann entsprechend nur noch ein Tausendstel der Strukturen der ersten Generation vorhanden. Es findet also eine kontinuierliche, mit jeder Teilung exponentiell zunehmende „Verdünnung“ des alten Materials statt. Da die Gesamtkonstruktion aus einer endlichen Zahl von Komponenten besteht, kann es nach einer entsprechend hohen Zahl von Teilungen dazu kommen, daß nur noch eine Hälfte einen nicht weiter teilbaren Bruchteil des Materials der ersten Generation enthält, während der andere Teil gar kein Ausgangsmaterial mehr aufweist. Obwohl also das nicht eliminierbare Material der Ausgangskonstruktion nicht verloren gehen kann, kommt es doch durch die permanente Verdünnung zu Formen, die kein Ausgangsmaterial mehr besitzen. Nach dem vorgestellten Modell weisen die Strukturen jeder Generation von Einzellern immer die gleiche Altersstruktur auf. Sie sind damit alle gleich alt und aus diesem Grund auch potentiell unsterblich. Neben diesen, durch die Art der Vermehrung auftretenden Effekten, können die Strukturen auch in diesem Beispiel nie vollständig identisch reproduziert werden, so daß zwangsläufig Varianten auftre-

ten. Sind die dabei entstandenen Veränderungen irreversibel, hat ein evolutionärer Schritt stattgefunden.

Auf der Ebene der einzelligen Organisationsform sind neben Teilungen auch Verschmelzungen denkbar, sofern dazu die konstruktiven Voraussetzungen bestehen. Ist das der Fall, müssen die umgekehrten Prozesse wie bei einer Teilung ablaufen. Die läßt sich an Fallbeispielen im Modell konstruieren. Um verschmelzen zu können, muß zuerst eine Anlagerung der beiden Einheiten stattfinden, dann kann eine Verschmelzung der sich berührenden Hüllenflächen erfolgen. Der dabei entstehende gemeinsame Hüllenteil muß schließlich abgebaut werden, so daß die Füllungen miteinander Kontakt aufnehmen können. Ein anderer Weg der Verschmelzung von einzelligen Konstruktionen besteht in der Möglichkeit einer Invagination. Hierzu muß jedoch immer eine der beiden Konstruktionen größer als die andere sein. Wird also die kleinere von der größeren invaginiert, kann die Hülle der kleineren Konstruktion abgebaut werden. Wird auch die Invaginationshülle der größeren abgebaut, treten die Füllungen miteinander in Kontakt.

Sowohl bei der Verschmelzung durch Invagination als auch bei der durch Anlagerung können drei Fälle unterschieden werden: 1. Die miteinander verschmolzenen Strukturen stören sich gegenseitig in ihrem Reproduktionsprozeß. Sie besitzen eine gegenseitige reproduktive Inkompatibilität. 2. Die miteinander in Kontakt getretenen Strukturen sind zwar reproduktiv inkompatibel, können aber von den Strukturen einer der beiden Konstruktionen als Stoffwechselressource genutzt werden, indem sie abgebaut werden. Dies entspräche einer Nahrungsaufnahme bzw. einer Nahrungsverwertung. 3. Die miteinander verschmolzenen Strukturen weisen eine reproduktive Kompatibilität auf. Sie können sich also ohne Störungen gemeinsam reproduzieren. Aufgrund der durch die Verschmelzung erfolgten Vergrößerung treten zwangsläufig Stabilitätsprobleme bzw. Betriebsstörungen auf, die die Konstruktion letztlich dazu zwingt, sich wieder zu teilen.

Weisen die im Fall „3“ neu entstandenen Einheiten autonome Reproduktivität auf, ist diese also durch die Verschmelzung und die erneute Teilung nicht verlorengegangen, können wiederum zwei Fälle unterschieden werden: a) Die neuen Einheiten bestehen aus denselben Strukturen aus denen sie vor der Verschmelzung bestanden haben. b) Die neuen Einheiten bestehen zum Teil aus den Strukturen der einen und zum anderen Teil aus den Strukturen der anderen Ausgangskonstruktion. Im Fall „b“ führt dies zu einer veränderten Reproduktionsweise. Es hat also ein sexueller Akt stattgefunden, der im Modell im Kontrast zur vegetativen erweiterten Reproduktion als sexuelle erweiterte Reproduktion bezeichnet wird (vegetative Fortpflanzung bzw. sexuelle Fortpflanzung). In dem beschriebenen Beispiel kommt es allerdings zunächst nicht zu einer Vermehrung der

Einheiten. Dies geschieht erst dann, wenn sich die neuen Einheiten wieder teilen und sich danach voneinander trennen.

Auch Verschmelzungen von ganzen vielzelligen Konstruktionen sind unter bestimmten Bedingungen denkbar. Eine Vermischung der Strukturen ist aber nur dann möglich, wenn sich Zellen aus dem Gesamtverband lösen und eine neue Position einnehmen können, oder wenn Zellen der einen Konstruktion mit Zellen der anderen Konstruktion auf die für Einzeller beschriebene Weise verschmelzen und ihre gemeinsame Wand abbauen, so daß deren Füllungen miteinander in Kontakt treten. Je nach Aufbau der Gesamtkonstruktion können mehr oder weniger viele Zellen miteinander verschmelzen, ihren Inhalt vermischen und sich dann wieder voneinander trennen. Wenn die Zellen der beiden Gesamtkonstruktionen einen aus linear aneinandergereihten Zellen bestehenden Zellfaden bilden, können die beiden Fäden in ihrer Gesamtheit miteinander verschmelzen und sich sexuell fortpflanzen. Da sich bei der fädigen Organisation jede einzelne Zelle vermehren kann, ohne daß sich daraus Konsequenzen für die anderen Zellen ergeben, nimmt die Fadenlänge in beide Richtungen zu. Je länger solche Zellfäden jedoch werden, um so schwieriger wird deren Anlagerung. Es sind dann immer nur Teile des Gesamtfadens, die miteinander in Kontakt treten können. Noch schwieriger wird die Anlagerung von verzweigten, insbesondere von räumlich verzweigten Fäden. Diese können nur dann in ihrer Gesamtheit verschmelzen, wenn sie in gleicher Weise verzweigt sind, und die Verzweigungsmuster eine Anlagerung erlauben.

Je komplizierter der geometrische Aufbau einer vielzelligen Konstruktion wird, um so weniger Zellen können sich an eine andere, gleich organisierte anlagern. Diese Tendenz steigt von fädigen über flächige bis zu räumlich aufgebauten Konstruktionen. Bei letzteren muß zwangsläufig eine Arbeitsteilung der einzelnen Zellen und der in Zellen untergliederten Strukturen bestehen. Es sind daher meistens nur wenige Zellen in der Lage, mit anderen zu verschmelzen und sich auf sexuelle Weise erweitert zu reproduzieren. Ist das der Fall, können diese sexuellen Fortpflanzungszellen (Gameten) den nicht zu sexueller erweiterter Reproduktion fähigen Körperzellen gegenübergestellt werden, wobei letztere je nach Konstruktion über einen vegetativen Fortpflanzungsmodus verfügen können. Die für eine Vermischung der Strukturen notwendige reproduktive Kompatibilität hängt damit allein von den sexuellen Fortpflanzungszellen ab. Werden einzelne dieser Zellen abgestoßen, können sie auf andere reproduktiv kompatible Zellen treffen und sich mit diesen sexuell erweitert reproduzieren und sich zu neuen Vielzellern entwickeln, die ihrerseits wieder aus Körperzellen und sexuellen Fortpflanzungszellen bestehen. Bei einer im Evolutionsprozeß zunehmenden strukturellen Komplexität zeitlich

aufeinanderfolgender vielzelliger Konstruktionen kann deren Fähigkeit zur sexuellen Fortpflanzung daher nur dann erhalten bleiben, wenn wenigstens einige Zellen die Fähigkeit zur sexuellen erweiterten Reproduktion beibehalten. Fortpflanzungszellen (Keimzellen) können zusätzlich zu der Fähigkeit zur sexuellen Fortpflanzung auch die Fähigkeit zur vegetativen Fortpflanzung aufweisen. Geht bei diesen die sexuelle Fortpflanzungsfähigkeit verloren, besteht dann immer noch die Möglichkeit zur vegetativen Fortpflanzung (vegetative Fortpflanzungszellen). Diese Möglichkeit kann bei Konstruktionen, deren Körperzellen nicht die Fähigkeit zur vegetativen erweiterten Reproduktion besitzen, von großer Bedeutung für den Erhalt der Fortpflanzungsfähigkeit sein.

Es gibt in den zuletzt beschriebenen Fällen also immer eine Genese von einem einzelligen Stadium zu Stadien zunehmender Vielzelligkeit. Durch die nicht identischen Reproduktionsprozesse wird die Genese zur Ontogenese, die bis an die konstruktiven Grenzen fortschreitet und letztlich unvermeidlich zum Zusammenbruch des Organismus führt. Ob der Zusammenbruch durch die Einstellung des Wachstums ab einer bestimmten Körpergröße (Adultstadium) und die damit verbundene schleichende „Selbstvergiftung“ irgendwann erfolgt oder durch das Erreichen der maximalen funktionsfähigen Körpergröße, spielt dabei keine Rolle. Von der Keimzelle bis zum Abschluß der Ontogenese erfolgen unzählige Kettenreaktionen von strukturabhängigen Reproduktionsprozessen bzw. Reproduktionsweisen, die nur dann ungestört ablaufen können, wenn die Prozesse wenigstens so aufeinander abgestimmt sind, daß der Betrieb aufrechterhalten bleiben kann. Je nachdem, wie diese Kettenreaktionen in der Ontogenese ablaufen, ergibt sich eine bestimmte Generationsweise. Die Rekonstruktion der dabei zugrundeliegenden Mechanismen kann als Genetik bezeichnet werden.

Dieser Genetikbegriff unterscheidet sich von dem heute gängigen dadurch, daß er auf der Basis eines anderen Modells, nämlich eines bionomen Strukturmodells steht, und als Folge dieser Sicht die Generationsweise nicht allein von bestimmten, diese, in Form eines „Programms“, steuernden Strukturen abhängt (Chromosomen), sondern letztlich von allen bionom kohärenten Strukturen der Konstruktion. Es wird daher auch keine Unterscheidung zwischen „Genotyp“ und „Phänotyp“ gemacht, auch wenn der Anteil der unterschiedlichen bionomen Strukturen an der Generationsweise zugebenerweise sehr verschieden sein kann. Doch selbst wenn die Generationsweise überwiegend von speziellen Strukturen, einer „genetischen Substanz“, beeinflusst wird, so sind diese nach dem vorgelegten Modell immer nur als Untereinheiten eines bionom kohärenten Gesamtverbandes zu interpretieren, das heißt, daß die bionome Konstruktion in ihrer kohärenten Gesamtheit für den Ablauf der Ontogenese verantwortlich ist.

In der Molekulargenetik wird dagegen allgemein davon ausgegangen, daß die „genetische Substanz“ die „Information“ für die Ontogenese in Form eines als „Code“ gespeicherten „Programms“ enthält. Das für diese Sicht zugrundeliegende Modell ist, wenn es auch selten expliziert wird, zweifelsfrei das Computerprogramm und die entsprechende Programmiersprache. Die Suche nach der Ursache für die im Ontogeneseprozeß ablaufenden Kettenreaktionen verlagert sich damit allein auf das „Programm“ und die „Decodierung“ des „Codes“. Die „Gene“ entsprechen dabei den „Befehlen“ des „Computerprogramms“. Durch diesen methodischen Schritt, die Begründung allein auf die „Software“ zu verschieben, beraubt sich das Organismusmodell seiner materiellen Struktur, ein Defizit, das generell allen kybernetischen Ansätzen anhaftet. Um dieses Defizit auszuräumen, ist es nicht damit getan, die „Hardware“ des Computers als Modell zu nehmen, denn bei Computern können sich die Strukturen, wie bei allen Maschinen, nicht selbst erhalten. Außerdem stellt der Computer als transklassische Maschine (GÜNTHER 1976) keine materiellen Produkte her. Das bedeutet, daß selbst wenn man das Computerprogramm als Modell akzeptiert, der Interpretationswert für konkrete Organismen durch seine Strukturlosigkeit nur gering sein kann (Zur Diskussion und Kritik molekulargenetischer Konzepte siehe auch VOSS 1992).

Es wird hierbei deutlich, daß es aufgrund dieser molekulargenetischen Modellvorstellung, der Trennung von „Programm“ und Struktur („Genotyp“ und „Phänotyp“), grundsätzlich nicht klar werden kann, wie es vom „Gen“ zum „Phän“ kommen kann, also von einem „Befehl“ eines „Computerprogramms“ zu einer komplexen materiellen Struktur wie einem Organ. Das einzige, was man nach dem heutigen Stand der Molekulargenetik weiß, ist, wie die Folge bestimmter Nukleotidsequenzen den Herstellungsprozeß von Proteinen beeinflusst. Sich dieses Defizits bewußt, wird versucht weitere „Informationsträger“, sogenannte „Morphogene“, zu finden, die die „Befehle“ für das „morphogenetische Programm“ geben. Auch wenn dieser Ansatz darauf basiert, daß nicht allein die „genetische Substanz“ der DNA den Ontogeneseprozeß beeinflusst, womit dieser der hier vertretenen Ansicht näher steht, zeichnet er sich jedoch nach wie vor durch seine methodisch bedingte Strukturlosigkeit aus, denn an dem zugrundeliegenden Modell des Computerprogramms hat sich nichts geändert (Zur Diskussion und Kritik morphogenetischer Konzepte siehe auch M. GUTMANN & VOSS 1995).

Im Gegensatz dazu sind es im hier vorgelegten Modell gerade die bionomen Strukturen, die, sich im kohärenten Verband gegenseitig beeinflussend, den Reproduktionsvorgang und damit die Generationsweise in Form von Kettenreaktionen verursachen. Auf der Ebene der erweiterten Reproduktion kann die Generationsweise von Generation zu Generation weitergegeben werden

(Vererbung). Bei der erweiterten Reproduktion durch Zweiteilung wird es besonders deutlich, daß die Weitergabe von Struktureigenschaften nicht allein vom „genetischen Erbgut“ abhängig ist. So läßt sich die Richtung des Cilienschlages bei Paramecien lokal durch äußeren Einfluß umkehren. Durch den Teilungsmodus wird diese Eigenschaft auf die nächste Generation weitergegeben (ALBERTS et al. 1986). Es hat hier sogar eine „Vererbung“ einer erworbenen Eigenschaft stattgefunden, was einem Widerspruch gegenüber dem „zentralen molekulargenetischen Dogma“ entspricht. Bei vielzelligen Konstruktionen können zwar beispielsweise zusätzliche Extremitäten induziert, aber nicht an Tochtergenerationen weitergegeben werden. Aber auch hier zeigt sich empirisch, daß die im Ontogeneseprozeß ablaufenden strukturellen Kettenreaktionen nicht allein von der „genetischen Substanz“ abhängig sind. Da die Generationsweise als Reproduktionsprozeß identische wie auch nicht identische Momente aufweist, ergeben sich auch hier bei der erweiterten Reproduktion von Generation zu Generation Veränderungen der Generationsweise. Sind einige dieser Veränderungen strukturell irreversibel, hat ein evolutionärer Schritt in der Generationsweise stattgefunden.

Irreversible Prozesse zwingen die Konstruktion zu einer evolutionären Entwicklung, über deren Nutzen jedoch keine Aussage gemacht werden kann. Grundbedingung ist zunächst nur, daß die aufeinanderfolgenden Generationen bionomer Konstruktionen ihren Betrieb aufrechterhalten können. Ob sich eine Maschine bewährt, hängt aber nicht allein davon ab, ob sie läuft, sondern auch von anderen Kriterien, wie etwa deren Ökonomie. Dies ist jedoch nicht zu entscheiden, ohne die Evolutionsmechanismen bestimmt zu haben.

1.3.5 Evolutionsmechanismen

Nach den dargelegten Ausführungen ergibt sich eine evolutionäre Entwicklung in Form eines strukturell irreversiblen Transformationsprozesses zwangsläufig aus dem Organismusmodell. Von PETERS (1984) wurden drei Prämissen aufgestellt, nach denen Evolution unabweichlich ist: „1. Bei der Vermehrung der Organismen findet an materielle Substanzen gebundene Vererbung statt. 2. Das Erbmaterial selbst unterliegt bisweilen intern oder extern bewirkten Veränderungen (Mutationen). 3. Die Organismen unterliegen den in Chemie und Physik gültigen Naturgesetzmäßigkeiten, insbesondere auch dem Energieerhaltungssatz“ (siehe dazu auch PETERS 1973 a, b, 1978, 1983).

Bei den in meiner Arbeit vorgelegten Modellen können die drei Prämissen aus den verschiedenen Modellebenen abgeleitet werden. Der von PETERS an letzter Stelle genannte Punkt ergibt sich aus den beiden Basis-

modellen, dem Maschinen- und dem Hydraulikmodell. In beiden Fällen werden die „Naturgesetzmäßigkeiten“ als Wirkungsgefüge im direkten Umgang mit konkreten Gegenständen operational erstellt. Dies gilt letztlich auch für den Energieerhaltungssatz, da dessen Gültigkeit sich auch ohne physikalische Formalisierungen empirisch bestimmen läßt, einfach dadurch, daß ein Perpetuum mobile, also eine Maschine, die ohne Triebmittel ständig Arbeit leistet, trotz zahlreicher Versuche in den letzten Jahrhunderten nicht baubar ist. Da der Begriff der bionomen Reproduktion im Reproduktionsmodell auf der Basis des von Maschinen erbrachten Produktionsvorganges steht, müssen auch für die Interpretation der lebenserhaltenden Prozesse konkreter Lebewesen keine Vitalkräfte angenommen werden.

Der erste von PETERS angeführte Punkt, die Forderung nach einer bei der Vermehrung stattfindenden, an materielle Substanzen gebundenen „Vererbung“, läßt sich aus dem Reproduktionsmodell ableiten. Aus diesem Modell ergibt sich als zwangsläufige Folge des bionomen Reproduktionsprozesses Wachstum und schließlich auch Vermehrung. Da der Reproduktionsprozeß, wie jeder maschinelle Produktionsprozeß, immer an materielle Strukturen gebunden ist und bionome Strukturen sich je nach ihrem Aufbau in unterschiedlicher Weise reproduzieren, ist eine an Strukturen gebundene Weitergabe der Generationsweise (Vererbung) eine zwangsläufige Folge erweiterter Reproduktion.

Der zweite Punkt, die von inneren oder äußeren Faktoren bewirkte Veränderung des „Erbmaterials“, läßt sich ebenfalls aus dem Reproduktionsmodell ableiten, da der Reproduktionsprozeß grundsätzlich nicht in völlig identischer Weise vollzogen wird. Veränderungen bzw. Variationen sind also ebenfalls zwangsläufige Folgen des Reproduktionsprozesses bzw. des erweiterten Reproduktionsprozesses. Es müssen daher keine „Mutationen“ für das Auftreten von strukturellen Veränderungen angenommen werden. Die Forderung nach „Mutationen“ ergibt sich aus der Vorstellung, daß die Aufgabe (das Ziel) der Vererbung darin bestünde, möglichst „fehlerfrei“ das „Erbgut“ weiterzugeben. Es handelt sich dabei zweifelsfrei um eine teleologische Prämisse. Geht man von dieser aus, können Variationen konsequenterweise nur durch „Fehler“ bei der Weitergabe des „Erbgutes“ als Folge von „Störungen“ begründet werden. Die „Störanfälligkeit“ des Vererbungsvorganges wird damit zum „Motor“ der Evolution. Nach dem hier vorgelegten Reproduktionsmodell „unterliegen“ die Strukturen dagegen nicht den Veränderungen, sondern die Veränderungen werden selbst produziert. Dies geschieht natürlich nicht zielgerichtet, aber dennoch nicht beliebig. Als Folge dieser Auffassung muß nicht die Varianz, sondern ganz im Gegenteil die Invarianz von Strukturen begründet werden. Alles andere würde auch den gegenwärtigen physikalischen Modellen der Thermodynamik widersprechen, denn hier werden biologi-

sche Strukturen als hoch geordnet und gleichzeitig als weit jenseits vom chemischen Gleichgewichtszustand befindlich verstanden, wodurch sich auch hier die Frage nach der Aufrechterhaltung des Status quo der Struktur, also nach dem Grund für deren Invarianz stellt und nicht die nach deren Varianz. Es soll hier jedoch nicht verschwiegen werden, daß trotz der schon allein durch den Reproduktionsprozeß zwangsläufig verursachten Variabilität reversible sowie irreversible strukturelle Veränderungen, die von Generation zu Generation weitergegeben werden, auch von außen bewirkt werden können, zum Beispiel durch Strahlung oder durch gentechnologische Verfahren, es ist jedoch fraglich, ob diese Möglichkeit einen hohen Stellenwert für den Evolutionsprozeß darstellt. Eine Voraussetzung ist es allemal nicht.

Da im Rahmen des hier vorgestellten Organismusmodells die drei Grundprämissen „Naturgesetzmäßigkeit“, „Vererblichkeit“ (strukturelle Weitergabe der Generationsweise) und strukturelle Veränderlichkeit (Variabilität) im erweiterten Reproduktionsprozeß bionomer Konstruktionen schon enthalten sind, ergibt sich in diesem Rahmen ein evolutionärer Entwicklungsschritt immer dann, wenn von einer zur anderen Generation eine strukturell irreversible Veränderung auftritt (siehe angeführte Beispiele). Dies ist zunächst unabhängig davon, ob dieser Entwicklungsschritt einen „Vorteil“ oder einen „Nachteil“ für eine bestimmte Leistung der neuen Generation gegenüber der alten bedeutet. Einzige Voraussetzung ist hier, daß die neue bionome Konstruktion ihren Betrieb aufrechterhalten kann. Alle anderen Varianten sind dagegen letal und schließen sich damit aus dem Evolutionsprozeß aus. Alles was nicht letal ist, ist damit potentiell möglich. Das konstruktiv Mögliche bestimmt sich also methodisch über das Nichtmögliche.

Dies alles mag für diejenigen, die den Evolutionsprozeß als „Höherentwicklung“ oder als „Fortschritt“ verstehen, vielleicht zunächst etwas befremdlich klingen, aber ein evolutionärer Schritt ist einzig abhängig von irreversiblen Strukturveränderungen gegenüber der Vorgängergeneration, nicht aber von seinem „Erfolg“ im Evolutionsprozeß. Die Frage nach dem „Erfolg“ liegt auf einer anderen Ebene. Dazu schreiben W.F. GUTMANN & WEINGARTEN (1988, S. 89): „Gäbe es im Verlauf der Generationen nur konstruktive Vorbedingungen ohne Einschränkung der Reversibilität, so wäre zwar eine Richtung evolutiven Geschehens möglich, aber von jedem Stadium aus könnten nicht nur Radiation, Ausweitung in Diversität, stattfinden, sondern Rückschlag auf Vorstadien oder sogar ein Oszillieren zwischen Folgestadien eintreten“ Ohne das Auftreten von irreversiblen Strukturveränderungen könnte sich also die „Richtung des Geschehens“ pausenlos umkehren, so daß das „evolutive Geschehen“ sich gerade nicht mehr als evolutives, sondern als reversibel veränderliches erweisen würde. Da sich die Irreversibilität, die einen Entwicklungsprozeß von einem reversiblen Veränderungs-

vorgang erst unterscheidbar macht (WEINGARTEN 1988), auf der strukturellen Ebene der bionomen Konstruktion abspielt, können die Lesrichtungskriterien für die Rekonstruktion eines evolutionären Prozesses ebenso nur auf dieser Ebene, also konstruktionsintern, zu finden sein.

Neben den Lesrichtungskriterien gibt die Konstruktion vor, welche Abänderungen ohne letale Folgen für die Bionomie überhaupt möglich sind. Es kann sicherlich als trivial angesehen werden, daß bei einer maschinellen Konstruktion die Zahl struktureller Abänderungsmöglichkeiten, die den Betrieb lahmlegen, unendlich viel größer ist als die, bei denen der Betrieb aufrechterhalten bleiben kann. Dasselbe gilt in weitaus größerem Maße auch für bionome Konstruktionen. Darüber hinaus kann man bei bionomen Konstruktionen davon ausgehen, daß nur ein Teil dieser nicht letalen Veränderungsmöglichkeiten strukturelle Irreversibilität aufweist. Die Zahl der potentiellen evolutionären Entwicklungsmöglichkeiten, die als Entwicklungsschritt von einer zur anderen Generation auftreten können, ist damit konstruktiv begrenzt (restringiert im Sinne des Maschinenmodells). Eine Grundvoraussetzung für aufeinanderfolgende Entwicklungsschritte, also für einen evolutionären Prozeß, besteht in der Aufrechterhaltung der Fähigkeit zur erweiterten Reproduktion von Generation zu Generation¹⁵

Nach jedem erfolgten Entwicklungsschritt ergeben sich neue strukturelle Variationsmöglichkeiten, andere Möglichkeiten gehen verloren. Dasselbe gilt für irreversible Variationsmöglichkeiten. Der evolutionäre Prozeß ist damit zwar gerichtet, aber dennoch nicht determiniert, denn das Spektrum der nicht reversiblen Veränderungsmöglichkeiten ist, trotz der konstruktiven Begrenztheit, dennoch ungeheuer groß. Könnten alle potentiellen Entwicklungsmöglichkeiten realisiert werden, würde die Zahl der Entwicklungswege von Generation zu Generation exponentiell ansteigen. Entsprechend würde die Diversität der Organismen außerordentlich zunehmen. Dies scheint sogar im Verlauf der evolutionären Entwicklungsgeschichte von Zeit zu Zeit bis zu einem gewissen Grad immer wieder der Fall zu sein. Dieses meist als „adaptive“ Radiation bezeichnete Phänomen erscheint im Rahmen des hier vertretenen Evolutionsmodells als konstruktive Radiation, also als Realisierung einer hohen Anzahl von ohnehin potentiell vorhandenen Entwicklungsmöglichkeiten. Aber auch während einer solchen konstruktiven Radiation kann immer nur ein Teil der potentiellen Möglichkeiten realisiert

werden, da die für die jeweilige neue Variante notwendigen inneren und äußeren Reproduktionsbedingungen oft einfach (noch) nicht vorhanden sind. Beispielsweise kann sich eine Reduktion der Lunge bei Amphibien erst dann realisieren, wenn ein anderes Organ, in diesem Fall die Haut, den notwendigen Gasaustausch auch alleine bewerkstelligen kann, also wenn die inneren Reproduktionsbedingungen eine Reduktion zulassen. Andernfalls wäre jede Variante, die die Leistung der Lunge herabsetzt, trotz ihrer potentiellen Möglichkeit, auf Dauer letal. Das gleiche kann auch auf äußere Reproduktionsbedingungen zutreffen. Ist etwa ein bestimmtes Lokomotionssubstrat nicht vorhanden, ist es für die Konstruktion auch nicht nutzbar, auch wenn es für sie operational erschließbar wäre. Entsprechend können sich dann auch keine potentiellen Entwicklungsmöglichkeiten verwirklichen.

Ändern sich jedoch die äußeren Reproduktionsbedingungen in einer Weise, daß zuvor nicht realisierbare potentielle Entwicklungsmöglichkeiten verwirklicht werden können, treten die entsprechenden Varianten scheinbar plötzlich und in erstaunlichem „Einklang“ mit ihrer neuen Umgebung auf. Dieses Phänomen wird, meiner Ansicht nach völlig zu unrecht, allgemein als „Anpassung an die Umwelt“ bezeichnet. Ist es denn verwunderlich, daß eine Maschine nicht in jeder Umgebung funktionieren kann? Ist es etwa eine Anpassung (durch den Konstrukteur) an die Umweltbedingungen, daß ein Ottomotor nur in Umgebung von Luft bzw. unter Luftzufuhr laufen kann? Die Maschine „paßt“ eben nur dort, wo sie funktioniert. Und sie funktioniert auch in Umgebungen, für die sie nicht konstruiert wurde, denn Maschinen werden zwar für bestimmte Zwecke entworfen, sie sind jedoch, wie im Maschinenmodell gezeigt wurde, keinesfalls nutzungsdeterminiert. Die zum Herausziehen von Nägeln konstruierte Zange läßt sich, wenn gerade kein Hammer zur Verfügung steht, auch zum Einschlagen von Nägeln nutzen. Die Nutzungsmöglichkeiten sind aber auch nicht beliebig. Es ist zweifellos trivial, daß sich eine Zange nicht zum Zersägen von Brettern eignet. Ist aber deswegen die Zange für das Einschlagen von Nägeln besser angepaßt als für das Zersägen von Brettern?

Bei Werkzeugen kennen wir die eigentliche Funktion. Wie soll es aber möglich sein, die „eigentliche Funktion“ eines Organismus zu bestimmen, also worauf er „angepaßt“ ist? Eine bionome Konstruktion kann jede für sie erschließbare Widerständigkeit nutzen. Was erschließbar ist, ergibt sich aber aus den Restriktionen der Konstruktion und nicht aus der Struktur einer für sich existierenden Umwelt. Da sich die Umwelt einer bionomen Konstruktion immer als operationale Umwelt darstellt, das, was eine operationale Umwelt sein kann, sich aber durch die konstruktiven Restriktionen des Organismus erschließt, ist es nicht verwunderlich, wenn bionome Konstruktionen anscheinend zu ihrer operatio-

¹⁵ Ob diese Fähigkeit von einem Einzelorganismus vollzogen werden kann oder immer nur in der Dualität von Geschlechtspartnern oder etwa nur im Zusammenhang mit nicht zur erweiterten Reproduktion fähigen Organismen, wie etwa bei „staatenbildenden“ Insekten, bei denen sich von Generation zu Generation das gesamte „Volk“ erweitert reproduziert, spielt dabei keine Rolle.

nen Umwelt „passen“, zu allen nicht operationalen Umwelten dagegen nicht.

Daß bei Mollusken die Nutzung von Luft als operationales Lokomotionssubstrat nicht zu deren potentiellen evolutionären Entwicklungsmöglichkeiten gehört, läßt sich nicht über die Eigenschaften der Luft bestimmen, sondern nur über die strukturellen Restriktionen der Molluskenkonstruktion. Da sich dagegen in vielen anderen Tiergruppen trotz gleicher Umweltbedingungen fliegende Formen entwickeln konnten, kann die Unmöglichkeit einer Entwicklung von fliegenden Molluskenkonstruktionen nicht mit den Eigenschaften der Luft begründet werden, auch wenn das Fliegenkönnen zweifellos nicht unabhängig von bestimmten Eigenschaften der Luft ist. Welche Eigenschaften der Luft nun für das Fliegenkönnen relevant sind, ergibt sich aber allgemein aus der Konstruktion des Flugkörpers, egal ob es sich um einen technischen oder einen biologischen Flugkörper handelt. Für das Fliegen mit Flügeln oder Rotoren sind die aerodynamischen Eigenschaften der Luft wesentlich, für das Fliegen nach dem Prinzip „leichter als Luft“ nur deren Dichte und beim Fliegen nach dem Rückstoßprinzip oder dem auf einem Magnetrissen können überhaupt keine Lufteigenschaften genutzt werden; sie stellen hier sogar einen Störfaktor dar. Aus keiner Lufteigenschaften läßt sich aber auf die spezielle Konstruktionsprinzipien des Flugkörpers schließen, geschweige denn die Frage beantworten, ob ein Hubschrauber, ein Propellerflugzeug oder ein Jet, eine Schwebfliege, eine Fledermaus oder ein Kondor an die aerodynamischen Eigenschaften der Luft besser angepaßt ist.

In der vorliegenden Arbeit wird aus den genannten Gründen auf den Anpassungsbegriff völlig verzichtet. Dies erscheint mir auch schon deshalb dringend notwendig, weil sich hinter dem äußerst populären Anpassungsbegriff häufig die verschiedensten wissenschaftlichen und nicht wissenschaftlichen Vorstellungen verbergen, die bei der Kommunikation meist nicht mehr reflektiert werden. Wie soll man Aussagen, die beispielsweise in wissenschaftlichen Fernsehsendungen gemacht werden, interpretieren, wie „Die Wale haben sich im Laufe der Entwicklungsgeschichte an das Leben im Wasser angepaßt“? Auf solche Aussagen, die auch in wissenschaftlichen Publikationen und in Vorträgen an Universitäten vorkommen, folgt dann in aller Regel keine weitere Erklärung. Es wird dagegen häufig so getan, als wäre sowohl die „Angepaßtheit“ als auch der Mechanismus, der den „Anpassungsprozeß“ bewirkt, allgemeiner wissenschaftlicher Standard. Dies entspricht aber, wie es sich mir darstellt, keinesfalls den Tatsachen. Würde man dagegen, statt sich auf die begriffliche Verkürzung, die mit dem Wort „Anpassung“ verbunden ist, einzulassen, auf den Anpassungsbegriff verzichten, entstünde die Notwendigkeit, die in der gezeigten Weise gemachten Aussagen wesentlich genauer zu formulieren

und auch zu begründen. Wenn der „Anpassungsprozeß“ bei Aussagen wie z.B. „Ratten sind an das Generalisiertsein angepaßt“ begründet werden müßte, würden solche Behauptungen nicht so leichtfertig ausgesprochen werden. Dieser positive Effekt scheint mir, neben den methodischen Mängeln, schon Grund genug, das Wort „Anpassung“ nicht zu verwenden.

Es wird nun auf weitere Faktoren eingegangen, die zur Einengung potentieller evolutionärer Entwicklungsmöglichkeiten führen und damit den Evolutionsprozeß kanalisieren. Ein wesentlicher Aspekt ergibt sich aus der Betrachtung der Ökonomie der Reproduktionsleistung bionomer Konstruktionen. Damit eine bionome Konstruktion ihren Betrieb auf Dauer aufrechterhalten kann, muß sie im Durchschnitt immer mehr Triebmittel assimilatativ erarbeiten können, als sie durch die Reproduktionsarbeit verbraucht. Ebenso müssen mindestens genauso viele Strukturen reproduziert werden wie verlorengehen. Solange dies gewährleistet ist, spielt es für die Aufrechterhaltung des Betriebs keine Rolle, wie groß der Reproduktionsaufwand ist. Tatsächlich kann der Triebmittel- bzw. Stoffumsatz von Konstruktion zu Konstruktion um Dimensionen verschieden sein. Aber auch innerhalb des Aktivitätsspektrums einer individuellen bionomen Konstruktion kann der Reproduktionsaufwand verschieden hoch sein, solange gewährleistet bleibt, daß mehr Triebmittel und Stoffe assimilatativ erarbeitet als verbraucht werden. Hierbei weist die jeweilige Konstruktion jedoch interne Kapazitätsgrenzen auf, denn der Betrieb kann weder beliebig schnell laufen, noch können beliebig hohe Stoff- und Triebmittelmengen aufgenommen und verarbeitet werden (VOSS 1992). Während die Aufnahmemenge pro Zeiteinheit in Form einer Sättigungskurve verläuft, folgt die entsprechende Kurve des Verbrauchs der Bahn einer Exponentialfunktion. Die Schnittpunkte der beiden Kurven geben die maximal und minimal mögliche Reproduktionsleistung an. In diesem Bereich produziert die bionome Konstruktion mehr als sie verbraucht. Entsprechend ergibt sich ein Reproduktionsüberschuß (bei VOSS „surplus“), der in der Nähe der Extrema am geringsten und zwischen diesen am höchsten ist. Der reproduktive Bereich kann je nach Konstruktion verschieden groß sein.

Der dargestellte Zusammenhang hat weitreichende Konsequenzen für die Bionomie der Konstruktion, denn zunächst stellt sich die Frage: „Wohin mit dem Überschuß?“ Überschuß kann beispielsweise gespeichert und in Phasen unzureichender Versorgung abgebaut werden. Aber auch hier gibt es eine konstruktiv bedingte maximale Speicherkapazität, die nicht überschritten werden kann, so daß eine Überschußproduktion auf Dauer nicht möglich ist. Außerdem bedeutet die Aufrechterhaltung eines Speichers einen Anstieg des Reproduktionsaufwandes. Eine andere Möglichkeit bestünde in der Umsetzung in Wachstum. Auch hierbei wird die Konstruktion durch eine spezifische Wachstumskapazität be-

schränkt, sowohl was die Wachstumsgeschwindigkeit angeht, als auch bezogen auf die maximal funktions-tüchtige Körpergröße. Das Problem wird hier ebenso nur zeitlich verschoben. Letztlich gibt es nur zwei Möglichkeiten, das Überschußproblem zu bewältigen, entweder die bionome Konstruktion nimmt nur so viel auf, daß sie im Schnitt keinen Überschuß produziert, oder sie muß den Überschuß irgendwie loswerden. Im ersten Fall kann eine Überproduktion verhindert werden, wenn die Konstruktion mit minimaler Reproduktionsleistung arbeitet, wenn sie also nur so viel Aktivität zeigt, wie es unbedingt nötig ist. Im zweiten Fall können Überschüsse abgegeben werden, indem der Betrieb, bezogen auf die Reproduktionsleistung, quasi „leerläuft“, wenn beispielsweise Fortbewegung nicht in selbstbezoglicher Weise zur Auffindung von Ressourcen genutzt wird, oder wenn während der Darmpassage für die Reproduktion nutzbare Stoffe nicht aufgenommen, sondern weitergeleitet werden. Es besteht aber auch die Möglichkeit, reproduktive Überschüsse in Form von erweiterter Reproduktion loszuwerden. Aber auch dies entspricht einem „Leerlauf“, denn der für die Produktion und Abgliederung von autonom reproduktiven Einheiten notwendige Aufwand bringt für die Autoreproduktion der Elternkonstruktion keinen Nutzen. Der Nutzen bezieht sich hier allein auf die erweiterte Reproduktion, also auf die folgende Generation.

Da sich bionome Konstruktionen auf Dauer nicht als Individuen, sondern nur in Form von Generationenfolgen erhalten können, ist die Reproduktionsökonomie der einzelnen Konstruktion immer aufs engste mit der Ökonomie der von Generation zu Generation erfolgenden erweiterten Reproduktion verquickt. So wären Strukturen, die für den Autoreproduktionsprozeß nur Aufwand aber keinen Nutzen bedeuten, auf der Ebene der einzelnen Konstruktion durchaus realisierbar, solange der Betrieb aufrechterhalten bleiben könnte, wogegen sich diese unnötigen Strukturen in der Generationenfolge negativ auswirken würden, so daß diese unökonomische Variante auf Dauer nicht erhalten bleiben könnte. Die Ökonomie der Reproduktionsleistung schlägt also auf die der erweiterten Reproduktionsleistung zurück und vice versa. Dies führt zu einer Einengung der realisierbaren evolutionären Entwicklungsmöglichkeiten. Alle Strukturen, die für die Autoreproduktion bzw. die erweiterte Autoreproduktion nicht nutzbar sind, müssen daher im Evolutionsprozeß verschwinden. Zunächst scheiden die Varianten aus dem Evolutionsprozeß aus, die während ihrer Betriebsdauer weniger als durchschnittlich einen zur erweiterten Reproduktion fähigen Nachkommen produzieren. Wenn gerade so viele Nachkommen produziert werden wie zugrunde gehen, besteht ein Gleichgewicht. Dieses ist jedoch empfindlich, denn fällt nur ein Nachkomme aus irgendeinem Grund aus, kann die Generationenfolge nicht fortgesetzt werden. Eine Aufrechterhaltung der Generationenfolge ist daher

nur durch eine Überproduktion von Nachkommen möglich.

Also auch auf der Ebene der erweiterten Reproduktion entsteht ein Überschuß, dessen maximale und minimale Produktion sich in gewissen konstruktiven Grenzen bewegt. Da selbst eine nur leichte Überproduktion zu einem stetigen Anwachsen der Organismenzahl führen würde, aber schon allein der zur Verfügung stehende Raum begrenzt ist, können nicht alle Nachkommen zur Fortpflanzung gelangen. Der Grad der jeweiligen Überproduktion grenzt sich danach durch die konstruktions-gegebene erweiterte Reproduktionsleistung und die durchschnittliche Mortalitätsrate ein. In diesem Bereich kann eine Generationenfolge auf Dauer aufrechterhalten werden. Der erweiterte Reproduktionsaufwand kann auch hier von Konstruktion zu Konstruktion erheblich variieren, solange der daraus entstehende Nutzen in einem positiven Verhältnis zum Aufwand steht. Jedoch erweist sich jede erweiterte Reproduktionsleistung als nutzlos, die über die für die Erhaltung der Generationenfolge notwendige Überproduktion hinausgeht. Gleichzeitig sind immer von den Varianten, die pro Zeiteinheit mehr zur Fortpflanzung kommende Nachkommen produzieren als andere, auch durchschnittlich mehr Nachkommen an der übernächsten Generation beteiligt. Durch diese beiden gegenläufigen Faktoren engt sich der Grad der Nachkommenproduktion in Abhängigkeit von den Reproduktionsbedingungen der jeweiligen Konstruktion auf einen ökonomischen Durchschnittswert ein.

Daß immer nur wenige der potentiellen evolutionären Entwicklungsmöglichkeiten im Evolutionsprozeß realisiert werden können, hängt von sehr vielen Faktoren ab, von denen hier nur einige wesentliche dargestellt werden konnten. Es läßt sich hierbei auch keine Hierarchisierung oder gar eine Gewichtung der Evolutionsmechanismen durchführen, denn die den Evolutionsprozeß einengenden Prozesse lassen sich zwar methodisch zerlegen, laufen aber grundsätzlich simultan und gleichwertig ab. Einzige Voraussetzung für jeden evolutionären Prozeß ist die strukturelle Irreversibilität der einzelnen Entwicklungsschritte. Auf dieser Basis können die den Evolutionsprozeß einengenden Zusammenhänge für jeden einzelnen Fall innerhalb der Entwicklungsgeschichte rekonstruiert werden. Im Gegensatz zu dieser Sichtweise wird in der Mehrzahl der heute gängigen Evolutionstheorien, basierend auf der darwinistischen Theorie, von einem einzigen den Evolutionsprozeß bestimmenden Faktor ausgegangen, der „Umweltselektion“. Dieser Begriff steht in engem Zusammenhang mit dem Anpassungsbegriff. „Selektiert“ wird danach alles, was nicht an die jeweils gegebenen Bedingungen „angepaßt“ ist. Neues kann hierbei nur durch Umweltveränderungen entstehen, Diversität nur durch entsprechende Heterogenität der Umwelt.

Die Begründung für den evolutionären Verlauf wird unter dieser Voraussetzung zwangsläufig allein bei den externen Bedingungen gesucht. Entscheidend ist hierbei auch, daß die Umwelt nicht wie im von mir vertretenen Ansatz als operationale Umwelt verstanden wird, sondern als für sich unabhängig vom Organismus bestehende. Was sich als die „tauglichste“ Variante im „Kampf ums Dasein“ erweist, bestimmt sich hierbei ausschließlich über die Natur der Umwelt. Besonders deutlich wird die Externalisierung der Evolutionsmechanismen in diesem Ansatz, wenn der Selektionsbegriff in onologischer Form Verwendung findet, wenn beispielsweise Ernst MAYR (1985, S. 233) schreibt: „Es spielt dabei [beim Aussterben, d.A.] keine Rolle, welcher Faktor das Aussterben verursacht hatte (Konkurrenz, ein Pathogen, eine klimatische Katastrophe oder ein Zusammenstoß mit einem Asteroiden), auf jeden Fall konnte die Selektion die richtige Antwort auf die neue Situation nicht finden“ Auch, wenn MAYR (1982) immer wieder betont, daß sich „Selektion“ auf allen Ebenen des „Individuums“ abspielt, also sowohl intern als auch extern, so deutet doch der verwendete Sprachgebrauch auf etwas anderes hin. Schon allein wenn er von der „Zielscheibe der Selektion“ (1985, S. 233) bzw. dem „Selektionsziel“ (1982, S. 55) redet, wird die Externalisierung der Evolutionsmechanismen deutlich, denn auf der einen Seite steht die „Selektion“ und auf der anderen findet sich das „Ziel“, das „Individuum“ Hierdurch wird die „Selektion“ zum Subjekt erhoben während das „Individuum“ eine Degradierung zum Objekt erfährt. Daß sich dieser zweifellos naturalistische Ansatz nicht mit dem hier vertretenen operationalen vereinbaren läßt, bedarf sicherlich keiner weiteren Erläuterung. Zur Kritik an darwinistischen bzw. neodarwinistischen Vorstellungen sowie an den Positionen der synthetischen Evolutionstheorie sei deshalb auf die bestehende Literatur verwiesen (W.F. GUTMANN & PETERS 1973, 1979, W.F. GUTMANN 1979, 1981, W.F. GUTMANN & BONIK 1981 b, BEURTON 1987, WEINGARTEN 1988, MARGULIS 1990, W.F. GUTMANN & WEINGARTEN 1992).

Der Selektionsbegriff wird in der vorliegenden Arbeit gleich dem Anpassungsbegriff konsequenterweise nicht verwendet, stellt doch auch er eine begriffliche Verkürzung dar, durch die jede weitere Argumentation vermieden werden kann. Dazu schreibt PETERS (1985 a, S. 151): „Daneben gibt es aber eine unausdenkbare Fülle von Konstellationen verschiedener Bedingungen, denen der Organismus unterworfen ist und die seine Fortpflanzungschancen beeinflussen. Was ist erklärt, wenn man in solchen Fällen von Selektion redet? Bisweilen könnte man glauben, daß dieses Wort als Feigenblatt dient, um die Blöße fehlender Erklärungen zu bedecken! Eine allgemeine Selektion gibt es nicht! So genial DARWINS Entwurf einer Selektionstheorie war, so leer ist das Reden von Selektion als einem Evolutionsfaktor“ Und weiter unten: „Eigentlich müßte hier eine neue klarere Terminologie erfunden werden. Doch nicht

jeden drängt es, Sisyphus nachzueifern. [...] So drängt sich der Schluß auf, daß die Evolutionstheorie so umformuliert werden müßte, daß der Begriff „Selektion“ darin gar nicht mehr vorkäme“ Mit den bis hierhin vorgelegten Ausführungen wurde versucht, einen Beitrag zu dieser undankbaren „Sisyphusarbeit“ zu leisten¹⁶, erscheint sie mir doch aufgrund der anhaltenden Begriffsverwirrung in der Evolutionsbiologie als dringend notwendig.

Es wurde hier versucht, eine klare und reproduzierbare Begrifflichkeit von der sprachphilosophischen Ebene an operational zu entwickeln, die die wissenschaftliche Kommunikation erleichtern soll. Insbesondere wurde darauf großen Wert gelegt, die verwendeten methodischen Ebenen sauber getrennt zu halten, vor allem in dem Sinne, daß jeweils die Gegenstände, an denen Erkenntnisse gewonnen worden sind, von denen, die nach diesen interpretiert werden sollten, geschieden wurden. Nach den dargestellten Modellvorstellungen werden Organismen als bionome Konstruktionen aufgefaßt, die eigenaktiv Reproduktionsarbeit leisten, wobei letztere identische sowie nicht identische Aspekte aufweisen. Evolution wird entsprechend als struktureller Transformationsprozeß von in einer Generationenfolge befindlichen bionomen Konstruktionen verstanden, der aufgrund irreversibler Veränderungen eine Richtung erhält und in seinem spezifischen Verlauf von zahlreichen Wechselwirkungen, die sich im Rahmen der konstruktiven Reproduktionsbedingungen abspielen, eingeeengt (restringiert) wird. Die Gegenstände dieser Evolutionstheorie, also das, was evoluiert, sind danach weder Individuen, noch Arten oder Gene, sondern bionome Konstruktionen, die generell als Pluralität gedacht werden.

1.4 Rekonstruktionsmethode

Nach dem dargestellten Evolutionsverständnis läßt sich der Evolutionsprozeß rekonstruieren. Die dafür notwendige Rekonstruktionsmethode ergibt sich zwanglos aus der Organismus- und Evolutionstheorie. Das Erkenntnisziel liegt hier einzig bei der Rekonstruktion der strukturellen Transformationsschritte, die zur Entwicklung bestimmter bionomer Konstruktionen geführt haben, also in der Formulierung evolutionärer Transformationsmodelle (Ablaufmodelle). Dazu muß zunächst die Gruppe von Gegenständen, die als Ergebnis einer evolutionären Transformationsfolge dargestellt werden soll, als bionome Konstruktion konstituiert werden. Die uns aus dem lebensweltlichen Bezug bekannten Lebewesen werden hierbei nach den operational erstellten standardisierten Begriffen und Modellen interpretiert,

¹⁶ Wenn der Autor zu Anfang der vorliegenden Arbeit gehnt hätte, wie außerordentlich undankbar diese Aufgabe tatsächlich ist, hätte er diese „Sisyphusarbeit“ vermutlich niemals begonnen.

das heißt, es erfolgt eine Konstruktionsanalyse nach den in den Modellen festgelegten Konstruktionsprinzipien. Abstrakt gesprochen, es wird eine Gruppe von lebensweltlichen Dingen unter Angabe von Kriterien in einen Gegenstand überführt (M. GUTMANN 1993). Das Ergebnis ist dann jeweils ein über seine spezifischen konstruktiven Invarianten bestimmter Konstruktionstyp. Dieser muß nicht unbedingt eine bionome Konstruktion repräsentieren, er kann auch selbst eine Transformationsreihe darstellen, wie beispielsweise eine bestimmte Phase innerhalb eines ontogenetischen Entwicklungsprozesses (VOSS 1992, 1995). Hier werden dann statt adulter bionomer Konstruktionen ontogenetische Entwicklungsphasen in ihrem evolutionären Wandel in eine Transformationsfolge gebracht. In beiden Fällen erfolgt die Formulierung von evolutionären Transformationsreihen mit Hilfe von Transformationsprinzipien, die sich ebenfalls aus den verwendeten Modellen ergeben.

Um ein Transformationsmodell formulieren zu können, muß also zunächst klar sein, welcher Konstruktionstyp nach welchen Kriterien betrachtet und in eine Transformationssequenz gebracht werden soll. Da keinesfalls der Gesamtorganismus mit all seinen Untereinheiten und Prozessen in seiner evolutionären Entwicklung erfaßt werden kann, können immer nur Teilaspekte in ihrem evolutionären Werdegang untersucht werden. Das Herausheben der jeweils interessierenden Teilaspekte, wie beispielsweise die Entwicklung der Verdauungsorgane oder des Herz-Kreislauf-Systems, kann durch das Organismusmodell gezielt und reproduzierbar vollzogen werden, ohne daß der konstruktive Gesamtzusammenhang verlorengelht. Die Konstruktionsanalyse kann damit danach erfolgen, wie der zu untersuchende Aspekt im bionom kohärenten Verband der Gesamtkonstruktion eingebunden ist. Von großer Bedeutung hat sich hier die Analyse des Verspannungsprinzips erwiesen.

Ein weiterer wichtiger Schritt zur Formulierung eines evolutionären Transformationsmodells besteht in der Festlegung eines Anfangs- und eines Endpunktes der Transformationssequenz, also in der Bestimmung einer Ausgangskonstruktion und einer Zielkonstruktion. Als Zielkonstruktion kommen alle rezenten Organismen in Frage, nachdem sie als bionome Konstruktionen interpretiert worden sind. Um eine Zielkonstruktion zu bestimmen, können aber auch Fossilien genutzt werden, sofern sie zuvor als bionome Konstruktionen rekonstruiert wurden. Voraussetzung ist jedoch, daß der Erhaltungszustand des entsprechenden Fossils eine Rekonstruktion des jeweils interessierenden Teilaspekts überhaupt zuläßt. Letztlich kann die Zielkonstruktion auch eine hypothetische Konstruktion sein. Dies ist jedoch nur dann sinnvoll, wenn diese selbst wieder eine Ausgangskonstruktion darstellt, die in Form von Transformationsritten in eine rezente oder fossile bionome Konstruktion überführbar ist, wenn sich also der An-

schluß an konkrete Organismen herstellen läßt. Dazu schreiben W.F. GUTMANN & BONIK (1981 b, S. 140): „Ob eine Rekonstruktion gelungen ist, erkennt man daran, ob sie in existierende rezente oder fossile Organismen einmündet. Wie in den Beispielen gezeigt, kann man dieses Ziel so erreichen, daß man aus Vorläuferbedingungen mögliche Wege prognostizierend entwirft und nur solche Modelle beibehält, die in existierende Organismen überleiten. Auch ist es möglich, von den vorliegenden Formen zurückzuschließen. Für das wissenschaftliche Vorgehen ist jede Freiheit des Zugangs gegeben, nur muß das Ergebnis begründet sein und einen klaren Bezug zu empirischen Gegebenheiten zeigen“

Eine Ausgangskonstruktion kann also im Rückschluß auf mögliche Vorläuferkonstruktionen oder in Form einer hypothetischen Konstruktion bestimmt werden. Auch auf der Basis von Fossilien rekonstruierte bionome Konstruktionen können als Ausgangskonstruktion genutzt werden. In jedem Fall muß sich jedoch eine evolutionäre Transformationsreihe als erfolgreich erweisen, in dem Sinne, daß eine Transformation von der Ausgangskonstruktion zur Zielkonstruktion über Transformationsritte (Zwischenstadien) nach den festgelegten Transformationsregeln als evolutionäre Möglichkeit in ihrer Irreversibilität begründet werden kann. Bei einer nicht erfolgreichen Transformationsreihe läßt sich dagegen die Ausgangskonstruktion nicht nach den festgelegten Transformationsregeln in die Zielkonstruktion überführen. Einen evolutionären Prozeß zu rekonstruieren heißt also, denkbare Entwicklungswege im Modell durchzuspielen und auf ihre Möglichkeit zu testen. Naturgemäß ist dies in der Praxis mit zahlreichen Fehlschlägen, also mit der Konstruktion vieler nicht erfolgreicher Transformationsreihen verbunden, die dann verworfen werden müssen. Die Möglichkeit von solchen Fehlschlägen mag für den einzelnen Bearbeiter oder die einzelne Bearbeiterin oft frustrierend sein, sie macht aber die Transformationsmodelle gerade erst wissenschaftlich überprüfbar. Nach der Durchführung einer erfolgreichen Transformationsreihe können dann konkrete Organismen bzw. die fossilen Überreste konkreter Organismen dem Modell zugeordnet und danach interpretiert werden. Durch die Betrachtung immer weiterer Aspekte und deren Integration in das jeweilige Transformationsmodell können Modellkonstruktionen zunehmend auf die konkrete Organismenwelt abgeglichen werden. Der Weg dorthin muß jedoch in jeder Phase der rekonstruierenden Handlung nachvollziehbar bleiben.

Bei der Konstitution einer Ausgangskonstruktion müssen zunächst die interessierenden Aspekte im Rahmen des Organismusmodells dargestellt werden. Die Ausgangskonstruktion muß prinzipiell allen Erfordernissen einer bionomen Konstruktion, wie operationale Geschlossenheit, bionome Kohärenz, erweiterte Reproduktionsfähigkeit etc., gerecht werden. Ist das der Fall, kön-

nen die Nutzungsmöglichkeiten der bionomen Strukturen im Rahmen ihrer kohärenten Bionomie untersucht werden. Die Nutzungsmöglichkeiten ergeben sich durch die Darstellung der die apparativen Freiheitsgrade unterbindenden Strukturen (M. GUTMANN 1992). Durch diese Vorgehensweise kann vermieden werden, daß bestimmten Strukturen festgelegte Funktionen unterstellt werden. Beine können zweifellos zum Laufen, Flügel zum Fliegen oder Zähne zum Beißen genutzt werden, das Spektrum anderer Nutzungsmöglichkeiten ist jedoch außerordentlich groß, wenn man bedenkt, daß Beine auch zur Regelung der Körpertemperatur, zur Verteidigung oder zur Körperpflege, Flügel als Schattenspender und Zähne als Graborgane genutzt werden können. Eine erste Anzahl von Nutzungsmöglichkeiten hat BOPP (1954) für die Schwänze von Säugetieren zusammengestellt.

Eine Festlegung von unterstellten Funktionen führt dagegen zu einem zum Verlust des Zusammenhangs zwischen Struktur und ihrer Nutzung und zum anderen zur Unmöglichkeit der Formulierung einer Entwicklung von neuen Nutzungsmöglichkeiten. Was evoluiert sind dann nicht mehr Strukturen, sondern die aus dem kohärenten Verband gerissenen unterstellten Funktionen, die im Verlauf des Evolutionsprozesses einem zwangsläufig sprunghaften „Funktionswandel“ unterliegen. Daran ändert sich nichts, wenn zu den unterstellten „Hauptfunktionen“ sogenannte „Nebenfunktionen“ hinzugesellt werden, oder wenn versucht wird, die durch den methodischen Zugriff, durch die Einteilung in Kategorien verlorengegangene Kontinuität der bionomen Reproduktionsprozesse durch die Formulierung von „Funktionssystemen“ nachträglich wieder herzustellen (siehe dazu DUNCKER 1992). Daß die verlorengegangene bionome Kohärenz der Organismen dann nur noch in Form eines hierarchischen Systems, seiner simultan kausalen Zusammenhänge entkleidet, zurückgeholt werden kann, bedingt sich ebenfalls durch den methodischen Zugang, durch die Zerstückelung der Kontinuität in für sich existierende Kategorien. Daß dieser Ansatz, der sich des Naturalismusverdachts nicht erwehren kann, sich nicht mit dem hier vertretenen Ansatz vereinbaren läßt, braucht sicherlich nicht weiter ausgeführt zu werden.

Die Alternative zu diesem funktionalistischen Vorgehen besteht darin, von den Strukturen auszugehen und deren Nutzungsmöglichkeit im Rahmen des Bionomie-modells einzugrenzen. Jede realisierte Nutzungsmöglichkeiten hat ihre Konsequenzen für die Bionomie der Gesamtkonstruktion, die im Modell abgeschätzt werden kann. Auf dieser Ebene der Rekonstruktion kann schon, noch bevor die evolutionäre Dynamik ins Spiel kommt, eine Ökonomiebetrachtung der einzelnen Nutzungsmöglichkeiten erfolgen. Beispielsweise besteht für Paviane die Möglichkeit, sich zweibeinig fortzubewegen. Diese Lokomotionsform wird bekannterweise auch genutzt. Trotzdem kann davon ausgegangen werden, daß

sie sich für dauerhafte Fortbewegung, vor allem über lange Strecken, gegenüber der vierbeinigen Gangart als unökonomisch erweist. Die Konsequenz einer Nutzungsverschiebung in Richtung Bipedie würde hier also in einer Verringerung der Lokomotionsökonomie bestehen, was sicherlich Folgen für die kohärente Bionomie der Konstruktion hätte (siehe dazu FRANZEN 1972, 1973 a, 1982, 1997). Solche Zusammenhänge lassen sich dann für die Rekonstruktion eines evolutionären Entwicklungsprozesses verwenden.

Auf die Rekonstruktion der Nutzungsmöglichkeiten folgt nun die Rekonstruktion der strukturellen Veränderungs- bzw. Entwicklungsmöglichkeiten. Es wird also der Frage nachgegangen, was sich überhaupt ohne letale Folgen für die bionome Konstruktion abändern läßt, und welche Konsequenzen sich aus den möglichen Strukturveränderungen für die kohärente Bionomie ergeben. Im Modell kann dann durchgespielt werden, ob bestimmte Strukturveränderungen eine Verschiebung der zuvor festgestellten Nutzungsmöglichkeiten zuläßt. Auch hierbei erweist sich die Ökonomiebetrachtung als außerordentlich nützlich. Um beim Beispiel des Pavians zu bleiben, läßt sich nun rekonstruieren, welche Folgen strukturelle Abänderungen, die eine Verbesserung der bipeden Lokomotionsleistung erlauben, für die kohärente Bionomie der Konstruktion hätten. FRANZEN (1972, 1973 a, 1982, 1997) konnte an diesem Beispiel zeigen, daß jede strukturelle Verbesserung der bipeden Lokomotionsleistung eine Verschlechterung der quadrupeden Fortbewegungsökonomie nach sich zieht, so daß eine Entwicklung zur Bipedie aufgrund nicht konstituierbarer ökonomischer Zwischenstadien ausgeschlossen sein muß. Der Nachweis dieser erfolglosen Transformationsreihe führte FRANZEN zu dem Schluß, daß pavianähnliche Konstruktionen nicht als Modell für die Entwicklung des aufrechten Ganges beim Menschen dienen können. Eine erfolgreiche Transformation kann dagegen nur über halbaufgerichtete Konstruktionen mit verlängerten Vorderextremitäten erfolgen (Menschenaffen-Theorie).

Nach der Rekonstruktion der Veränderungsmöglichkeiten der Ausgangskonstruktion können diejenigen strukturellen Abänderungen, die in Richtung der Zielkonstruktion weisen, zur Formulierung eines Zwischenstadiums genutzt werden. Dieses muß, wie die Ausgangskonstruktion, allen Anforderungen einer bionomen Konstruktion entsprechen. Ist das der Fall, kann nun wieder eine Rekonstruktion der Nutzungsmöglichkeiten und schließlich auch der Veränderungsmöglichkeiten erfolgen und so fort. Auf diese Weise folgt bis zum Erreichen der Zielkonstruktion Zwischenstadium auf Zwischenstadium, so daß eine kontinuierliche Transformationsreihe entsteht. Die Grundbedingungen für ein erfolgreiches Transformationsmodell sind, daß jedes Zwischenstadium durch allmähliche Abwandlungen lückenlos in das nächste überführbar ist, daß diese Ab-

wandlungen in Form von Binnendifferenzierungen des kohärenten Verbands erfolgen, daß jeweils die Bionomiekontinuität gewährleistet ist, daß die invarianten Konstruktionseigenschaften gewahrt bleiben können, daß sich die Ökonomie der Reproduktion bzw. der erweiterten Reproduktion nicht verringert und daß im Verlauf der Transformationsreihe strukturell irreversible Veränderungen auftreten. Ohne die Verortung dieser konstruktiven Rückveränderungssperren ließe sich das Transformationsmodell nicht als evolutionärer Prozeß darstellen. Es ergibt sich daraus ein klares Lesrichtungskriterium (BONIK et al. 1977).

Als Lesrichtungskriterium eignet sich auch das Ökonomieprinzip (PETERS & W.F. GUTMANN 1971, 1973, PETERS 1973 a, b, 1985 a, BONIK et al. 1977). Evolutionäre Entwicklungswege können danach als Ökonomisierungsprozeß spezifischer Leistungen rekonstruiert und entsprechend dargestellt werden. Daß strukturelle Abänderungen, die zur Verbesserung bestimmter Leistungen führen, gleichzeitig Verschlechterungen anderer Leistungen zur Folge haben können, wurde am Beispiel der Pavianfortbewegung gezeigt. Es ist daher notwendig, bei einer Ökonomisierungsreihe immer die Konsequenzen für die kohärente Bionomie der Konstruktion und die daraus resultierenden Folgen für die Ökonomie der erweiterten Reproduktion im Auge zu behalten. So können sich durchaus auch Verschlechterungen spezifischer Leistungen im Evolutionsprozeß ergeben, wenn diese Leistungen für den bionomen Reproduktionsvorgang zunehmend unwesentlicher werden, wenn also die Gesamtökonomie nicht verringert wird. Gäbe es diese Möglichkeit nicht, wären Organreduktionen, wie beispielsweise das Zurückbilden von Extremitäten, gar nicht erklärbar. Die Leistungen der bionomen Konstruktionen werden im Verlauf des Evolutionsprozesses also nicht generell immer ökonomischer. Andererseits ist ein Rückgang der Reproduktionsökonomie sowie der erweiterten Reproduktionsökonomie im Evolutionsprozeß nicht denkbar. Das Ökonomieprinzip kann damit als ausgezeichnete Rekonstruktionsanweisung genutzt werden.

Da aus der Vielzahl der sich auf jedem Konstruktionsniveau ergebenden Veränderungs- und Entwicklungsmöglichkeiten nicht jeder mögliche evolutionäre Weg verfolgt werden kann, muß, um ein Ausuferen der rekonstruierenden Tätigkeit zu vermeiden, eine gewisse Auswahl an Zielkonstruktionen getroffen werden. Es macht beispielsweise wenig Sinn, potentielle Entwicklungswege zu verfolgen, die in ausschließlich hypothetischen Konstruktionen münden, auch wenn es vielleicht in der Entwicklungsgeschichte solche Formen gegeben haben sollte, deren Reste aber nicht fossil erhalten geblieben sind. In Anbetracht der geradezu unendlich großen Zahl konkreter Organismen und den fossilen Resten konkreter Organismen, deren Entwicklungswege rekonstruiert werden können, erscheint es nicht angebracht,

sich mit dem zu beschäftigen, was in der Entwicklungsgeschichte vielleicht existiert haben könnte. Aus demselben Grund ist es auch nicht sinnvoll, Prognosen über mögliche evolutionäre Entwicklungswege rezenter Organismen zu treffen. Selbst wenn nur eine Prognose über das, was nicht möglich ist, gewagt werden würde, wären die potentiellen Entwicklungsmöglichkeiten immer noch so zahlreich, daß der Wert solcher Aussagen äußerst fraglich wäre.

Verschiedene Zielkonstruktionen können oft aus einer einzigen Ausgangskonstruktion abgeleitet werden. Dies kann so dargestellt werden, daß sich die im Transformationsmodell beschriebenen Entwicklungswege von bestimmten Zwischenstadien abzweigen. Die Verzweigungen geben dann jeweils verschiedene Entwicklungsmöglichkeiten an. Eine genealogische Verwandtschaft zwischen den abzweigenden Konstruktionen muß dabei nicht gegeben sein, denn bei der Rekonstruktion der strukturellen Transformationsfolge bionomer Konstruktionen kann keine Entscheidung getroffen werden, wie oft dieser Weg parallel beschritten worden ist. Es kann einzig und allein bestimmt werden, welche konstruktiven Voraussetzungen für eine bestimmte Transformationsfolge gegeben sein müssen. Eine entsprechende evolutionäre Entwicklung kann somit immer dann auftreten, wenn diese Bedingungen erfüllt sind. Wie oft dies in der Entwicklungsgeschichte der Fall war läßt sich, wie gesagt, nicht rekonstruieren. Die in einem Konstruktionsmodell dargestellten Verzweigungen entsprechen damit nicht einem Stammbaum. Um die Verwechslung mit einem Stammbaum zu vermeiden, wurden in der vorliegenden Arbeit keine Verzweigungen dargestellt, sondern nur lineare Abfolgen, die aber über weite Strecken gleiche Konstruktionsstadien aufweisen können. Durch diese Darstellungsform wird die methodische Trennung zwischen der genealogischen und der anagenetischen Interpretationsebene deutlich sichtbar vollzogen. Entsprechend wird zwischen der evolutionären und der stammesgeschichtlichen (phylogenetischen) Ebene methodisch differenziert¹⁷ Bezeichnungen wie Tetrapoden, Reptilien, Fische etc. werden daher in dieser Arbeit nur nominal verwendet, ohne damit eine Monophylie zu implizieren. Um diesen Unterschied der methodischen Interpretationsebene deutlich zu machen, wird im allgemeinen auch immer von Tetrapoden-Konstruktionen, Reptilien-Konstruktionen bzw. Fisch-Konstruktionen gesprochen.

Die gängige taxonomische Ordnung wird hier zwar als Grundlage für die Benennung der jeweils zu betrachtenden Organismengruppe, nicht aber zu deren evolutionärer Einbindung in ein „natürliches System“

¹⁷ Der Begriff Evolution (Entwicklung) sollte für die Anagenese vorbehalten bleiben, da der Rekonstruktion der Phylogenese bzw. Genealogie keine entwicklungstheoretische Zielsetzung zugrunde liegt.

verwendet. Die Rekonstruktion eines phylogenetischen Systems, sofern dies überhaupt möglich ist, und die Rekonstruktion des evolutionären Prozesses läßt sich methodisch nicht aufeinander abstimmen, da zur Erfüllung des jeweiligen Erkenntnisinteresses im einen Fall ein ordnungstheoretischer und im anderen Fall ein entwicklungstheoretischer Ansatz zugrunde gelegt wird (M. GUTMANN 1993). Beides läßt sich nicht gleichzeitig verfolgen. Als Konsequenz dieser Dichotomie ergibt sich, daß auf der Basis evolutionärer Transformationsmodelle keine phylogenetischen Aussagen gemacht werden können, aber auch umgekehrt aus phylogenetischen Modellen keine Erkenntnisse über den Evolutionsprozeß ableitbar sind. An diese Begrenzung des Geltungsbereichs wird sich unglücklicherweise in der Regel jedoch nicht gehalten. Dies steht mit großer Wahrscheinlichkeit im Zusammenhang mit der im wissenschaftlichen Betrieb überall vorherrschenden naturalistischen Weltanschauung, die es ja gerade nicht notwendig macht, Aussagen über die „Natur“ nur im Kontext der jeweils verwendeten Modelle und Methoden, also in ihrem Geltungsbereich, zu betrachten.

Häufig werden, um den evolutionären Verlauf zu rekonstruieren, fossile Reste von Organismen verwendet. Im einfachsten Fall werden diese auf der Basis ihrer zeitlichen (stratigraphischen) Abfolge in eine evolutionäre Reihe gebracht. Auch wenn diese zeitliche Abfolge oft arbeitserleichternde Hinweise für die Rekonstruktion von Entwicklungswegen geben kann, so entbindet sie die jeweiligen Evolutionsforscher nicht von der Arbeit des Rekonstruierens, sind doch fossile Überreste von Organismen meist so spärlich, daß die Verbindung einzelner Funde oft riesige zeitliche wie auch morphologische Lücken aufweist. Außerdem gibt die zeitliche Reihung von Fossilien keinerlei Aufschluß über die während des Evolutionsprozesses ablaufenden Zusammenhänge. Ob eine Konstruktion in eine andere transformierbar ist, hängt zweifellos nicht von dem zeitlichen Auftreten ihrer fossilen Reste ab. Es ist natürlich trivial, daß die ehemals lebenden Organismen, deren fossile Reste in stratigraphisch jüngeren Schichten gefunden werden, nicht die Vorfahren von solchen sein können, die in älteren Schichten vorkommen. Trotzdem kann nicht ohne Begründung ausgeschlossen werden, daß der Konstruktionstyp der später auftretenden Organismenreste nicht auch schon vor dem Zeitalter, aus dem die älteren Organismenreste stammen, existiert hat und damit doch prinzipiell als Vorläufer in Frage kommt. Es zeigt sich, daß man um die Rekonstruktion eines begründeten Evolutionsmodells, nach dem dann die gefundenen Fossilien eingeordnet werden können, nicht herumkommt. Trotzdem zeigt die allgemeine Forschungspraxis, daß gerade dies meistens unterlassen wird. Blickt man beispielsweise auf die letzten Jahrzehnte der palaeoanthropologischen Forschung zurück, scheint geradezu mit jedem neuen Fund die Menschheitsgeschichte umgeschrieben werden zu müssen (JOHANSON & EDEY 1984,

SCHMID 1987, SCHRENK et al. 1993, SCHRENK 1997). Neue Funde haben hier wider Erwarten der meisten Wissenschaftler nicht zu mehr Klarheit, sondern im Gegenteil zu einer unüberschaubaren Zahl von alternativen Stammbäumen und Entwicklungswegen geführt.

Auch das Heranziehen von sogenannten „plesiomorphen und apomorphen Merkmalen“, wie es im Rahmen der Phylogenetischen Systematik praktiziert wird, kann keinen Aufschluß über den Verlauf der Entwicklungsgeschichte geben, gibt es doch letztlich keine Methode um zwischen „urtümlichen und abgeleiteten Merkmalen“ zu unterscheiden, bevor nicht der Evolutionsprozeß schon rekonstruiert wäre (PETERS & W.F. GUTMANN 1971, 1973, 1982, PETERS 1972, PETERS et al. 1977, W.F. GUTMANN & BONIK 1981 a). Außerdem werden durch die Einteilung der Organismen nach „Merkmalen“ Kategorien geschaffen, die dann wieder nur in Unterklassen unterteilt werden können, so daß ein Ordnungsschema entsteht, in dem zwischen den einzelnen logischen Klassen aus methodischen Gründen grundsätzlich keine Übergänge mehr formuliert werden können (M. GUTMANN 1993). Der entwicklungstheoretische Zusammenhang geht damit zwangsläufig verloren. Aus „Merkmalen“ können sich also keine Lesrichtungskriterien für einen evolutionären Prozeß ergeben.

Ebenso verhält es sich mit der Verwendung von „Homologien“ zur Rekonstruktion der Entwicklungsgeschichte. In seiner phylogenetischen bzw. evolutionären Formulierung ist der Homologiebegriff schlichtweg logisch zirkulär (WEINGARTEN 1985). Wenn die Homologie auf gemeinsamer Abstammung beruht, kann die gemeinsame Abstammung nicht durch den Nachweis von Homologien begründet werden, denn es kann etwas nicht gleichzeitig Ursache und Resultat derselben Sache sein. Wird der Homologiebegriff dagegen nicht phylogenetisch bzw. evolutionär gefaßt, hebt sich diese Zirkularität zwar auf, durch seine Anwendung entstehen dann aber auch wieder, wie oben gezeigt, nur Ordnungsschemata, bei denen der evolutionäre Zusammenhang zwangsläufig verlorengehen muß. Aus diesen Gründen kommen PETERS & W.F. GUTMANN (1982) zu dem drastisch klingenden Schluß, dem man sich jedoch nur anschließen kann: „Die sogenannte Homologieforschung, die vorgibt, durch Vergleich stammesgeschichtliche Zusammenhänge und Stammbäume ermitteln zu können, ist logisch falsch und wird hier nicht berücksichtigt“ (zu weiterer Kritik am Homologiebegriff siehe PETERS & W.F. GUTMANN 1971, 1973, PETERS 1972, 1973 c, PETERS et al. 1974, BONIK 1985, WEINGARTEN 1985). Trotz dieses zweifelsfrei nachweisbaren logischen Fehlers erfreut sich die Homologieforschung immer noch großer Beliebtheit. Zunehmende Kritik an der Homologisierbarkeit von Strukturen kommt allerdings in neuerer Zeit aus empirischen Gründen aus dem Bereich der morphogenetischen Forschung (GOODWIN & TRAINOR 1983, GOODWIN 1993, YOUNG 1993).

Es zeigt sich bei den vorangegangenen Betrachtungen, daß inhaltliche Widersprüche häufig nicht auf die „Natur“ der Gegenstände zurückzuführen sind, sondern sich aus dem methodischen Zugang ergeben. Um so mehr erscheint es mir wichtig, die eigene Methode möglichst klar darzulegen. Ein sich ebenfalls aus dem methodischen Zugang ergebender Widerspruch steht im Zusammenhang mit der Suche nach fossilen „Übergangsformen“ Letztlich sollten doch in einer kontinuierlichen Entwicklungsreihe, wie sie für den evolutionären Prozeß allgemein gefordert wird, alle auftretenden Formen generell und grundsätzlich Übergangsformen sein. Daß trotzdem nach speziellen „Übergangsformen“ gesucht wird, die beispielsweise zwischen der Kategorie der Reptilien und der der Vögel vermitteln, ergibt sich aus der nicht vollzogenen Trennung von systematischen und evolutionären Aussagen, also aus der Vermischung von grundsätzlich nicht kompatiblen ordnungstheoretischen und entwicklungstheoretischen Ansätzen. Die Lückenhaftigkeit des Fossilberichts scheint aber vordergründig die systematischen Kategorien zu bestätigen. Hier finden sich vor allem in der Wirbeltierpaläontologie meistens keine kontinuierlich aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien, sondern eher morphologisch wenig variierende Gruppen, die nach bestimmten Sortierkriterien einer logischen Klasse zugeordnet werden können. Zwischen diesen Gruppen klaffen in der Regel große morphologische wie zeitliche Lücken. Neben dem methodischen Problem kommt hier eventuell noch ein Überlieferungsproblem ins Spiel, denn, daß Phasen der Entwicklung im Verlauf der Erdgeschichte in ihrer Kontinuität fossil dokumentiert werden können, erscheint mir schon aus evolutionstheoretischen Gründen als äußerst unwahrscheinlich.

Geht man davon aus, daß die Evolutionsgeschwindigkeit einer Transformationsfolge niemals konstant sein kann, muß es schnelle und langsame Entwicklungsphasen geben. In den kurzen instabilen Phasen verändert sich ausgesprochen viel, während sich in den langen stabilen Phasen wenig tut. Es ist daher klar, daß unter diesen Umständen die meisten Fossilien, die gefunden werden, aus den stabilen Phasen stammen und die allerwenigsten aus den instabilen. Das bedeutet, daß „Übergangsformen“ zwangsläufig äußerst selten, wenn nicht sogar unauffindbar sein müssen. Was man dann vorfindet sind in der geologischen Zeitfolge diskontinuierlich auftretende Organisationsformen, zwischen denen es keine „Übergangsformen“ gibt. Es ist also kein Zufall, daß immer gerade die „Übergangsformen“ fehlen. „Übergangsformen“ zu suchen entspricht damit der Suche nach der Nadel im Heuhaufen. Bei vielen der sogenannten „Brückentiere“, wie beispielsweise bei *Archaeopteryx*, hat sich herausgestellt, daß sie keinesfalls „Übergangsformen“ darstellen sondern eher „Seitenzweige“ des evolutionären Verlaufs. Vergessen werden darf auch nicht, daß es sich bei Fossilien immer nur um Reste, also um einen Teil von ehemals lebenden Organismen handelt, die, ohne sie als Organismen zu rekonstruieren, nicht einfach in eine evolutionäre Reihe gebracht werden können. Außerdem sind sich die Paläontologen einig, daß höchstens etwa 1-2% der Organismenformen, die auf der Erde jemals lebten, als Fossilien überliefert sind. Diese stammen dann nahezu ausschließlich aus den stabilen Phasen. Der Fossilbericht muß daher mit entsprechender Vorsicht gedeutet werden.

Kapitel 2

Wirbeltier-Konstruktionen, Lokomotion und Bionomie

Bevor mit der Rekonstruktion des evolutionären Verlaufs, der zur Entwicklung von tetrapoden Lokomotionsformen führt, begonnen werden kann, müssen zunächst die Gegenstände bestimmt werden, deren Entwicklung als Transformationsfolgen dargestellt werden sollen. Dazu werden diejenigen Organismen, die allgemein als „Wirbeltiere“ bezeichnet werden, als bionome Konstruktionen interpretiert. Die Analyse des Verspannungsprinzips, also die Formbegründung, erfolgt dabei im wesentlichen nach dem Hydraulikmodell, die des arbeitenden Apparates (funktionelle Analyse) nach dem Maschinenmodell. Da die beiden Modelle in das im vorangegangenen Kapitel ausgeführte Organismusmodell eingebunden sind, also Momente des Organismusmodells darstellen, werden sie nicht isoliert voneinander betrachtet, so daß der Schwerpunkt der Betrachtung im einen Fall mehr auf dem Aspekt des Maschinenmodells und im anderen Fall mehr auf dem des Hydraulikmodells liegt. Die anderen Momente des in Kapitel 1 dargestellten Organismusmodells werden dabei generell mitgedacht.

2.1 Lokomotion als Leistung bionomer Konstruktionen

Organismen können nur als kohärente Gesamtheit Leistungen erbringen. Durch die Selbstbezüglichkeit jeder organismischen Aktivität erweisen sich alle Teilleistungen der bionomen Konstruktion als Produkt ihrer autonomen Reproduktion. Diese den Organismus erhaltende Reproduktionsarbeit kann nur dann erfolgen, wenn auf allen Ebenen der Konstruktion die strukturellen Voraussetzungen für die Kohärenz der Arbeitsprozesse gewährleistet sind, wenn also zwischen allen konstruktiven

Untereinheiten sowohl Konversionsprozesse als auch Transmissionsprozesse lückenlos ineinandergreifend ablaufen können. Entsprechend kann diese bionome Kohärenz als Voraussetzung für jede Lokomotionsleistung gewertet werden (siehe dazu Kapitel 1.3). Grundlage für jede aktive Fortbewegung sind Bewegungen, also Formveränderungen, die von der bionomen Konstruktion selbst erzeugt werden müssen. Dies geschieht entweder durch Verformung hydraulischer Körper oder durch die Biegung bzw. Rotation von flexiblen, peitschenartigen Antriebsteilen wie etwa Zilien oder Geißeln (eukariotische bzw. bakterielle)¹⁸

Aktive Verformungen hydraulischer Körper, die zu Bewegungen führen, können durch verschiedene Mechanismen erzeugt werden. Zu nennen sind hier: a) osmotische Mechanismen, wie sie bei Wachstumsvorgängen oder Turgorbewegungen auftreten (Phototropismus, Geotropismus, Chemotropismus), die vor allem von Pflanzen genutzt werden (NULTSCH 1991, STRASBURGER 1991), b) Gel-Sol-Umwandlungen des Zellplasmas, wie sie, neben anderen Mechanismen, bei amöboider Fortbewegung eine Rolle spielen (ECKERT 1993) und c) muskuläre Mechanismen, die auf dem Zusammenspiel von Aktin- und Myosinmolekülen basieren (ECKERT 1993). Bei vielzelligen Tieren werden aktive Verformungen hydraulischer Körper durch die Arbeit von Muskeln erzeugt, die ihrerseits selbst wieder hydraulische Körper darstellen. In jedem der genannten Fälle ergibt sich eine Verformung nur dann, wenn die mechanische Transmission und die energetische Konversion bei der Übertragung der molekularen Prozesse

¹⁸ Der Mechanismus, der für Gleitbewegungen verantwortlich ist, wie sie beispielsweise von Diatomeen genutzt werden, ist bislang nicht aufgeklärt. Eventuell handelt es sich hierbei um eine weitere Möglichkeit der Fortbewegung.

auf den kohärenten Gesamtverband gewährleistet ist. Die molekularen Prozesse müssen ihrerseits als Unter-einheiten der bionomen Konstruktion interpretiert werden. Die durch nach innen gerichtete Arbeitsprozesse erzeugten Verformungen können zu Widerständlichkeiten mit Teilen der Umgebung führen, die sich damit als operationales Substrat bestimmen lassen. Werden die Verformungen durch die zum Teil aktive strukturelle Unterbindung (Restriktion) aller anderen Freiheitsgrade in spezifischer Weise geordnet, kann die Bewegung als nach außen gerichtete Arbeit in Fortbewegung umgesetzt werden, die dann vom Beobachterstatus als Ortswechsel erscheint. Durch die gerichtete Wechselwirkung (Kraftübertragung) mit dem operationalen Substrat wird selbige als Lokomotionssubstrat bestimmbar.

Fortbewegung kann verschieden genutzt werden. Von evolutionärem Interesse sind dabei besonders diejenigen Lokomotionsaktivitäten, die im Zusammenhang mit der Reproduktion bzw. mit der erweiterten Reproduktion der bionomen Konstruktion stehen, solche also, die auf irgendeine Weise selbstbezüglich sind. Hierbei sind vor allem Lokomotionsaktivitäten, die im Zusammenhang mit der assimilativen Erarbeitung von Nahrungsressourcen stehen, zu nennen, die also zur Aufnahme von Triebmitteln führen, die wiederum als Grundlage für weitere Lokomotionsaktivität genutzt werden können (siehe dazu Kapitel 1.3 sowie W.F. GUTMANN & BONIK 1981). Ganz im Sinne der Autoreproduktion sind auch Fortbewegungsaktivitäten zu deuten, die als selbsterhaltende Maßnahme dem Ausweichen oder Flüchten vor Freßfeinden dienen. In gleicher Weise nutzbringend ist jede Fortbewegungsaktivität, die im Rahmen eines etwaigen Sozialverhaltens von Bedeutung ist, da sich dies positiv auf die gemeinsame Reproduktion auswirkt. Im Zusammenhang mit der erweiterten Reproduktion erweist sich jede Lokomotionsaktivität, die beispielsweise der Auffindung eines Geschlechtspartners, der Verteidigung oder Versorgung von Nachwuchs oder dem Aufsuchen eines geeigneten Ortes zur Abgabe von Geschlechtsprodukten dient, als sinnvoll. Darunter finden sich auch solche, die ausschließlich der erweiterten Reproduktion dienen, wie z.B. der Balzflug vieler Vögel, die Laichwanderungen der Lachse oder der „Hochzeitsflug“ zahlreicher Insekten.

Neben den genannten Fortbewegungsaktivitäten, die für die Reproduktion bzw. die erweiterte Reproduktion direkt nutzbar sind, gibt es auch solche, die sich erst indirekt als nutzbringend erweisen. Dazu zählen vor allem jene, die die bionome Konstruktion im allgemeinen und deren Lokomotionsapparat im besonderen für spätere Leistungen trainieren bzw. funktionstüchtig halten oder vor einer Atrophie lebenswichtiger Strukturen schützen. Darunter fallen beispielsweise spielerische Aktivitäten von Jungtieren oder das scheinbar nutzlose Herumtollen vieler erwachsener Tiere, aber auch das durch den Orts-

wechsel mögliche Sammeln von Erfahrungen. Im Gegensatz dazu stellen alle Lokomotionsaktivitäten, die nicht direkt oder indirekt der Reproduktion bzw. der erweiterten Reproduktion dienlich sind, einen unnötigen Aufwand dar, der vermieden werden kann¹⁹. Besteht also in dieser Hinsicht kein Lokomotionsbedarf, ist es sinnvoll, Ruheperioden einzulegen (HERKNER 1989). Bei den zur Lokomotion fähigen Organismen bestimmt sich die für die Reproduktion bzw. erweiterte Reproduktion notwendige Fortbewegungsaktivität nach den Erfordernissen der jeweiligen bionomen Konstruktion (HERKNER & LÜBBEN 1992). Unter den rezenten Organismen reicht hier die Spannweite von eigentlich sessilen, über hemisessile Formen bis zu nahezu permanent lokomotionsaktiven Konstruktionen. Dazwischen existieren unzählige Abstufungen temporär lokomotionsaktiver Organismen. Bei einigen Formen sind sogar nur die Geschlechtsprodukte lokomobil, so daß hier die Lokomotionsaktivität einzig unter dem Aspekt der erweiterten Reproduktion steht.

Bei vielen bionomen Konstruktionen stellt jedoch die Fortbewegungsaktivität eine zwingend notwendige Bedingung für die assimilative Erarbeitung von Triebmittelressourcen dar. Aber auch bezogen auf diesen Aspekt kann der jeweils notwendige Lokomotionsaufwand bei den einzelnen Konstruktionen sehr verschieden sein. In jedem Fall muß der durch Lokomotion erbrachte Gewinn an Triebmittel größer sein als der durch die Fortbewegung und die Aufrechterhaltung des Betriebs erzeugte Verlust. Ist diese Bedingung erfüllt, arbeitet die bionome Konstruktion unabhängig vom jeweiligen Aufwand, bezogen auf ihre durch Lokomotion erbrachte Triebmittelakquisition, ökonomisch. Lokomotionsökonomie kann hierbei auf verschiedene Weise gewährleistet sein. Bezüglich des Aufwandes können zwei Extreme unterschieden werden. Im einen Fall zeigt die bionome Konstruktion eine hohe Fortbewegungsaktivität, so daß sich die Möglichkeit der Auffindung von Nahrungsressourcen erhöht. Da der Triebmittelumsatz durch die hohe Lokomotionsaktivität groß ist, muß auch entsprechend mehr Nahrung aufgenommen und verarbeitet werden. Die bionome Konstruktion arbeitet also auf einem hohen Stoffwechselliveau ökonomisch. Im

¹⁹ Es ist schwer, vom Standpunkt des Beobachters zu entscheiden, ob eine Lokomotionsaktivität nutzlos ist, oder ob man den Nutzen nicht kennt, vor allem dann, wenn sich der Nutzen erst indirekt zeigt. Organismen sind natürlich prinzipiell dazu fähig, auch nutzlose Dinge zu tun, man muß jedoch davon ausgehen, daß im Evolutionsprozeß nur solche Organismenformen auf lange Sicht erhalten bleiben können, die keine oder zumindest möglichst wenige, bezogen auf ihre Reproduktion bzw. erweiterte Reproduktion, nutzlose Aktivitäten zeigen. Dies gilt nicht nur für die Lokomotionsaktivität, sondern allgemein für alle Aktivitäten, also auch die für Bildung und Erhaltung unnötiger Strukturen. Es können daher im evolutionären Prozeß weder nutzlose Verhaltensweisen noch nutzlose Strukturen, sogenannte "Rudimente", entwickelt werden bzw. erhalten bleiben.

anderen Fall ist die Fortbewegungsaktivität der bionomen Konstruktion gering, so daß sich die Möglichkeit, auf Nahrungsressourcen zu treffen, nur selten ergibt. Da die bionome Konstruktion jedoch aufgrund ihrer geringen Fortbewegungsaktivität wenig Triebmittel umsetzt, ist ihr Bedarf entsprechend gering. Sie arbeitet somit auf einem niedrigen Stoffwechselliveau ökonomisch. Zwischen diesen beiden Extremen gibt es unzählige Abstufungen.

Welche der verschiedenen Möglichkeiten, Lokomotion in ökonomischer Weise zu nutzen, realisiert werden kann, wird von den Erfordernissen und Fähigkeiten der jeweiligen bionomen Konstruktion eingeschränkt (restringiert). Hierbei existiert für jeden Fall sowohl ein konstruktionspezifisches Minimum, das an Lokomotionsaktivität erbracht werden muß, um den Apparat funktionstüchtig zu halten, als auch ein Maximum, das die Konstruktion zu leisten in der Lage ist. Der Bereich zwischen maximaler und minimal notwendiger Lokomotionsaktivität kann je nach Konstruktion groß oder klein sein. In jedem Fall verursacht jedoch ein anhaltender bzw. oft auftretender Betrieb im Bereich der Kapazitätsobergrenze einen stärkeren Verschleiß und damit einen höheren Erhaltungsaufwand bzw. eine Beschleunigung des Alterungsprozesses (VOSS 1992). Außerdem muß davon ausgegangen werden, daß die Lokomotionsökonomie bei einer Annäherung an die Leistungsmaxima stark abnimmt. Es ist daher für die Reproduktion bzw. erweiterte Reproduktion der bionomen Konstruktion sinnvoll, sofern die Möglichkeit besteht, Lokomotionsaktivitäten an der Kapazitätsobergrenze zu vermeiden bzw. einzuschränken. Häufig kann jedoch der Betrieb bei maximaler Lokomotionsleistung, beispielsweise bei einer Flucht vor Freßfeinden, nicht vermieden werden. Infolgedessen ist dann auch meist der Jäger gezwungen, an seine Leistungsgrenzen zu gehen. Nicht selten ist dabei die Jagd nicht von Erfolg gekrönt. Treten solche Situationen zu häufig auf, kann dies sowohl für den Jäger als auch für den Gejagten fatale Folgen für den Triebmittelhaushalt und damit für die Autoreproduktion haben. Da in beiden Fällen, bei der Flucht wie bei der Verfolgung, ein Betrieb an der Kapazitätsobergrenze nicht vermieden werden kann, müssen stattdessen diese Situationen auf das Notwendigste beschränkt werden, das heißt unnötige Flucht bzw. nicht Erfolg verprechende Angriffe sollten nicht auftreten.

Bei der Fortbewegung, die beispielsweise dem Auffinden neuer Nahrungsgründe dient, kann dagegen der Betrieb unterhalb der Kapazitätsobergrenze in einem für die jeweilige Konstruktion ökonomischen Bereich gehalten werden. In diesem Zusammenhang wird die minimal notwendige Lokomotionsaktivität auch von der Verteilung operationaler Nahrungsressourcen mitbestimmt. Wie hoch diese Aktivität im jeweiligen Fall sein muß, um den Bedarf zu decken, und welche Materialien sich als Nahrung nutzen lassen, hängt einzig von der

Konstruktion ab. Damit kann die Ressourcenverteilung und die notwendige lokomotorische Minimalaktivität nicht unabhängig von den konstruktiven Belangen gesehen werden. Daß ein Organismus neue Nahrungsgründe aufsuchen muß, liegt zum einen daran, daß er an dem momentanen Aufenthaltsort keine Nahrung mehr findet, aber zum anderen auch daran, daß er die dort vorhandenen organischen Substanzen nicht als Nahrungsressource nutzen kann. „Ist ein verhungertes Tier gestorben, weil kein ihm gemäßes Futter vorhanden war, oder weil es kein anderes Futter verwerten konnte?“ (PETERS 1981, S. 164).

Die Ökonomiebetrachtung der Lokomotionsaktivität kann auf verschiedene Leistungsbereiche der Fortbewegung bezogen werden. Leistungsparameter können hier, um nur einige wesentliche zu nennen, Beschleunigungsleistung, Dauerlokomotionsleistung (schnelle bzw. langsame), Wendigkeit oder die Transportleistung sein. Je nach Konstruktion können die einzelnen Bereiche eine mehr oder weniger große Rolle im Rahmen der kohärenten Bionomie spielen. Entsprechend ist dann auch die Ökonomie einzelner Leistungsbereiche von unterschiedlicher Bedeutung für die jeweilige bionome Konstruktion. Wird die Lokomotionsökonomie unter evolutionärem Aspekt betrachtet, zeigt sich, daß Strukturveränderungen, die zu einer Verbesserung bestimmter Leistungsbereiche führen, sich häufig negativ auf die Leistung in anderen Bereichen auswirken. Es ist daher bei der Rekonstruktion evolutionärer Abänderungen des Lokomotionsapparates immer notwendig, die Rolle, die der jeweilige Leistungsbereich für die kohärente Bionomie der Konstruktion spielt, mitzubetrachten. In diesem Rahmen lassen sich dann Verbesserungen spezifischer Lokomotionsleistungen als evolutionärer Ökonomisierungsprozeß darstellen.

2.2 Wirbeltiere als hydraulische bionome Konstruktionen

Die Wirbeltiere werden traditionell in fünf Klassen gegliedert: Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere. In der Regel erfolgt diese Aufzählung auch in der genannten Reihenfolge, die sich bis heute in der Kapitelaufteilung der meisten Lehrbücher widerspiegelt (z.B. ABEL 1919, ROMER 1945, 1966, COLBERT 1965, STARCK 1978, BENTON 1988 a, b, 1990, CARROLL 1988, 1993, POUGH et al. 1989, COLBERT & MORALES 1991). Diese Reihenfolge ist allerdings sehr suggestiv. Verbirgt sich hinter ihr nicht selten die hierarchische Sicht einer aristotelischen Stufenleiter, die in heute noch üblichen Begriffen wie „niedere“ und „höhere“ Wirbeltiere, „primitive“ Fische oder „Organisationsstufe“ zum Ausdruck kommt, und die Vorstellung von einer evolu-

tionären Höherentwicklung, die, von Fischen ausgehend, sich über Amphibien und Reptilien bis zu den Vögeln und Säugetieren vollzogen habe, wobei die beiden letztgenannten, ganz im Sinne der aristotelischen Stufenleiter, als die höchstentwickelten Formen angesehen werden. Diese Denkweise spiegelt sich durch Formulierungen wider, die ebenfalls heute noch üblich sind, wie etwa „Agnathen haben noch keinen Kiefer entwickelt“ oder „Haie sind auf einem primitiven Stadium der Gnathostomenentwicklung stehengeblieben“. Diese Vorkategorisierungen, die eine nicht-zirkuläre Betrachtung der Wirbeltierevolution unmöglich machen, da die Reihenfolge der Entwicklung, ob bewußt oder unbewußt, schon festgelegt worden ist, bevor überhaupt eine Rekonstruktion erfolgte, sollen hier vermieden werden. Stattdessen wird das Vorwissen über die Kategorie der Wirbeltiere nur nominal verwendet, um also die für die Rekonstruktion des Evolutionsverlaufs zu betrachtende Organismengruppe benennen zu können, ohne sie vorher in einen hierarchischen oder evolutionären Zusammenhang gestellt zu haben.

Vorwissen über Wirbeltiere besteht auch schon über den alltäglichen lebensweltlichen Bezug. Hier taucht zwar in der Regel der Wirbeltierbegriff nicht auf, doch werden Gruppen von Organismen, die zoologisch in die Kategorie der Vertebraten fallen, meist unabhängig jeder systematischen Hierarchie als Vögel, Fische, Frösche, Schlangen, Echsen, Rinder, Katzen oder Hunde bezeichnet. Begriffe wie Kriechtiere, Säugetiere oder Amphibien finden dagegen im Alltag seltener Verwendung. Die genannten Alltagsbezeichnungen sind jedoch wie alle Alltagsbegriffe unscharf, das heißt, die Kriterien, nach denen ein Organismus einer bestimmten Gruppe zugeordnet werden muß, sind nicht eindeutig festgelegt, sondern nur so weit, in Form einer meist unbewußten Absprache, bestimmt, wie es die Alltagskommunikation erfordert. Sie decken sich daher nur zum Teil mit den entsprechenden zoologischen Kategorien: Aves, Pisces, Anura, Ophidia, Lacertilia, Bovidae, Felidae und Canidae. Außerdem stehen die Alltagsbegriffe meist nicht in einem hierarchischen oder evolutionären Zusammenhang, ganz im Gegensatz zu den zoologischen Kategorien, bei denen beispielsweise die Felidae und Canidae eine Unterkategorie der Carnivora oder die Ophidia und Lacertilia eine Unterkategorie der Reptilia darstellen und bei denen z.B. die Anura aus der Gruppe der Pisces hervorgegangen sein sollen. Auf die Probleme, die mit einer solchen Vermischung ordnungstheoretischer (hierarchischer) und entwicklungstheoretischer (evolutionärer) Zielsetzungen verbunden sind, wurde schon in Kapitel 1.4 hingewiesen. Die Alltagsbegriffe sind also in dieser Hinsicht unvoreingenommener als die zoologischen. Da es jedoch keinen allgemein gebräuchlichen alltagssprachlichen Wirbeltierbegriff gibt, wird hier, um die Klasse der zu konstituierenden Gegenstände vorläufig eingrenzen zu können, auf die Gruppe der Organismen zurückgegriffen, die zoologisch als Vertebrata

bezeichnet werden, ohne die genannten ordnungs- und evolutionstheoretischen Implikationen, die allgemein mit dem Vertebratenbegriff verknüpft werden, einzuschließen. Um zirkuläre Begründungen bei der Rekonstruktion des evolutionären Ablaufes zu vermeiden, wird das zoologische Vorwissen bei der Konstitution der Transformationsgegenstände mit entsprechender Vorsicht aufgegriffen und nicht einfach als feststehende Tatsache behandelt.

Das, was zoologisch allgemein als Wirbeltier bezeichnet wird, weist in der Regel folgende Charakteristika auf: Dazu gehört der Besitz einer, zumindest embryonal vorhandenen, Chorda dorsalis, ein Innenskelett aus Knorpel und/oder Knochen, ein Integument aus mehrschichtiger Epidermis und bindegewebiger Dermis, der Besitz eines Neuralrohres mit Gehirn, der Besitz von segmentalen Spinalnerven, ein geschlossenes Blutkreislaufsystem mit integriertem Herz, ein in Abschnitte gegliederter Darm mit Pankreas, der Besitz von Leber und Milz, ein Urogenitalsystem bestehend aus Nieren und Gonaden, ein Bauchcoelom, eine Gliederung in Kopf, Rumpf und Schwanz, der Besitz von 0, 2 oder 4 Extremitäten und noch einige andere Kennzeichen, die hier nicht angeführt werden. Nach den genannten Charakteristika können diejenigen Organismen ausgewählt werden, die nach den vorgelegten Modellen interpretiert werden sollen. Vor der Konstruktionsanalyse erfolgt also zunächst eine Bestandsaufnahme und danach die Bestimmung des Gegenstands bzw. der Gegenstände. Die verwendeten Wirbeltiercharakteristika und die dabei genutzten Begriffe dienen danach - als reine Sortierkriterien - ausschließlich der Eingrenzung der materiellen Basis für die Gegenstandskonstitution und nicht der biologischen Interpretation. Die Interpretation erfolgt dagegen erst anhand der Modelle und der darin enthaltenen Begriffe. Zunächst steht im folgenden die Interpretation der Wirbeltiere als Hülle-Füllungs-Konstruktionen im Vordergrund.

Der Wirbeltierkörper ist, interpretiert nach dem Hydraulikmodell, in unzählige Hülle-Füllungs-Konstruktionen untergliedert. Diese Untereinheiten des hydraulischen Gesamtverbandes sind in vielfältiger Weise kombiniert und weisen einen ineinandergestaffelten Aufbau auf. So kann der Gesamtkörper als Hülle-Füllungs-Konstruktion betrachtet werden, aber auch einzelne Organe wie Muskelspindeln, die Leber oder das Gehirn und in bedingtem Maße sogar die einzelnen Zellen. Schnitte durch verschiedene Untereinheiten des Wirbeltierkörpers zeigen ein für hydraulische Hülle-Füllungs-Konstruktionen charakteristisches Bild. Die als Hülle interpretierten Strukturen sind im Schnittbild immer ringförmig geschlossen und umfassen ein Füllmaterial, welches die Hülle gespannt hält, so daß typische konvexe Rundungen auftreten. Der meist nicht kreisförmige Verlauf der Hüllenstrukturen läßt darauf schließen, daß sich die einzelnen hydraulischen Untereinheiten gegenseitig in

ihrer Form beeinflussen, indem sie, in einer gemeinsamen Hülle steckend, Druck aufeinander ausüben. Zwischen den dicht aneinander gepreßten hydraulischen Untereinheiten sind charakteristische mehrzifflige, konkav geformte Zwickel zu erkennen, deren Form und Größe vom Grad der Prallheit der hydraulischen Untereinheiten abhängt. Diese Zwickel können wiederum von einer oder mehrerer Hülle-Füllungs-Konstruktionen ausgefüllt sein, deren Form dann die des Zwickels nachzeichnet. Voraussetzung ist, daß die hydraulischen Untereinheiten des Zwickels einen geringeren Innendruck aufweisen als die sie einengenden Hülle-Füllungs-Konstruktionen.

Das Füllmaterial ist selten homogen, basiert aber im wesentlichen auf Wasser (meist über 70%). Es ist also in jedem Fall gerechtfertigt, von hydraulischen Füllungen zu sprechen. Als Füllungen können die verschiedensten Bestandteile des Wirbeltierkörpers betrachtet werden, so z.B. Coelomflüssigkeit, Blut, Lymphe, Urin, interstitielle Flüssigkeit, Organe, Muskelpakete, Fettgewebe oder jede Art von losen Zellansammlungen. In Abhängigkeit von der Konsistenz und dem inneren Aufbau wirken sich die verschiedenartigen Füllungen in spezifischer Weise auf das mechanische Verhalten der jeweiligen hydraulischen Untereinheit aus. Bei Füllmaterialien, die selbst Hülle-Füllungs-Konstruktionen darstellen, können die einzelnen hydraulischen Untereinheiten gegeneinander verschieblich sein oder in enger Verbindung miteinander stehen, wodurch das mechanische Verhalten in starkem Maße von der Art der sie verbindenden Strukturen bestimmt wird. Im Extremfall, beispielsweise beim Muskel- oder Fettgewebe, besitzen die hydraulischen Untereinheiten gemeinsame Hüllenteile. Eine so strukturierte Füllung kann damit auch als gekammerte Hülle-Füllungs-Konstruktion interpretiert werden (siehe Kapitel 1.3), deren gemeinsame Hüllenteile dann konsequenter Weise als Zwischenwände, also als innere Verspannungsstrukturen einer Gesamtkonstruktion, betrachtet werden müssen. Es hängt damit von der methodischen Perspektive ab, ob ein Konstruktionsbestandteil als Füllung, Verspannungsstruktur oder als Hülle bezeichnet wird.

Bei Wirbeltieren bildet überwiegend das kollagene oder auch fasrige Bindegewebe die mechanische Grundlage der Hüllenstrukturen. Diese hier allgemein als Bindegewebsmembranen oder Bindegewebssepten bezeichneten flächigen Gewebe sind zu einem räumlichen Netzwerk verknüpft, das bis in die kleinsten hydraulischen Untereinheiten reichen kann. Das Kollagen des Bindegewebes macht im Wirbeltierkörper 20-30 % der Gesamtproteinmenge aus (ROHEN & LÜTIJEN-DRECOLL 1990). Häufig sind einzelne Zellen oder ganze Zellgruppen von einer Bindegewebsmembran umhüllt, so daß die Zellen als Füllung betrachtet werden können. Die Bindegewebsmembranen können sehr unterschiedlich aufgebaut sein und dann entsprechend verschiedene me-

chanische Materialeigenschaften aufweisen. Diese ergeben sich aus der strukturellen Verknüpfung, der Beschaffenheit und der quantitativen Verteilung der jeweiligen Bestandteile. Hierbei können zwei Bindegewebetypen, das lockere und das straffe fasrige Bindegewebe, unterschieden werden, zwischen denen es fließende Übergänge gibt (KRSTIĆ 1985, BUCHER & WARTENBERG 1989, JUNQUEIRA & CARNEIRO 1996).

Neben der Nutzung als mechanisch geschlossene Hüllenstrukturen, die mit der jeweiligen Füllung eine kohärente Einheit bilden, lassen sich Bindegewebsmembranen gleichzeitig auch als innere bzw. äußere Verspannungsstrukturen interpretieren, die die Form des Wirbeltierkörpers und/oder seiner hydraulischen Untereinheiten beeinflussen. Sie stellen unter diesem Gesichtspunkt Verspannungsflächen bzw. Bandagen dar (siehe Kapitel 1.3). Die Fasern des straffen Bindegewebes können in diesem Zusammenhang als Umschnürungen bzw. Netze, die des lockeren Bindegewebes als räumlich vernetzte Faserzüge interpretiert werden. Nicht als Hüllen geeignete Bindegewebsstrukturen wie Sehnen entsprechen zugfesten Faserzügen; Bänder und Aponeurosen lassen sich wiederum als Verspannungsflächen deuten.

Neben den verspannenden Bindegewebsstrukturen können im Wirbeltierkörper auch innere und äußere Versteifungselemente bestimmt werden. So lassen sich die meisten Endoskelettstrukturen der verschiedenen Wirbeltierformen, wie z.B. die Spinalfortsätze, die Extremitätenknochen oder die Wirbelsäule, als Streben einer hydraulischen Hülle-Füllungs-Konstruktion interpretieren. Eine für Wirbeltiere zumindest embryonal unverzichtbare Strebe stellt die Chorda dorsalis dar. Bei den meisten Tetrapoden und einigen Fischformen kann die Gesamtheit der als Streben wirkenden Strukturen als Innengerüst einer hydraulischen Konstruktion betrachtet werden. Außer Verstrebungen lassen sich auch andere innere Versteifungselemente bestimmen. So treten Druckringe beispielsweise in Form von Knorpelringen in der Luftröhre der Tetrapoden auf. Als druckstabile Zwischenwand einer gekammerten Hülle-Füllungs-Konstruktion kann der Sternalkamm bei Vögeln gedeutet werden, der die Brustmuskulatur in zwei kohärente hydraulische Untereinheiten teilt.

Äußere Versteifungsstrukturen treten in Form von Schalen, Manschetten und Schalenelementen auf. Eine gut erkennbare geschlossene Schale stellt z.B. die Schädelkalotte der Vögel und Säugetiere dar. Als biegesteife Schale kann aber auch der Panzer (Carapax + Plastron) der Schildkröten oder der Kopf-Rumpf-Panzer vieler Ostracodermen („Schalenhäuter“) interpretiert werden. Der starre Hautpanzer der ausgestorbenen Riesen-Gürteltiere kann dagegen, je nach Perspektive, entweder als nicht geschlossene Schale oder als großes Schalenelement betrachtet werden, das den größten Teil des Kör-

pers bedeckt. Kleine Schalenelemente finden sich beispielsweise bei Fischen in Form von Knochenschuppen, bei Krokodilen als Osteoderme oder bei Reptilien als Hornschuppen. Sind die Schalenelemente so miteinander verbunden, daß sie den hydraulischen Körper ganz umschließen, kann diese kohärente Einheit auch als gegliederte, und damit nicht starre, Schale betrachtet werden. Dies ist z.B. bei Fischen, deren Körper mit Rhomboidschuppen bedeckt ist, der Fall. Das Paravertebralschild der Krokodile ist entsprechend auch als ein aus Osteodermen bestehendes, gegliedertes Schalenelement interpretierbar. Eine typische Manschette läßt sich bei Tetrapoden während der Extremitätenontogenese in Form der periostalen Knochenmanschette finden.

Abgesehen von der Chorda dorsalis, die in ihrem Aufbau einer Hülle-Füllungs-Konstruktion mit bindegewebiger Hülle und zellulärer Füllung entspricht, bestehen die inneren und äußeren Versteifungselemente bei

Wirbeltieren aus Knochen, Schmelz, Dentin, Knorpel oder Horn. Die mechanischen Eigenschaften dieser Materialien sind aufgrund ihrer jeweiligen Struktur sehr verschieden. Da sie jedoch alle aufgrund ihrer Festigkeit eine eigene Formstabilität aufweisen, sollen Versteifungsstrukturen, die aus diesen Materialien bestehen, hier allgemein als Hartteile bezeichnet werden. Während knöcherne Hartteile sowohl als äußere als auch als innere Versteifungselemente auftreten, finden sich knorpelige überwiegend als innere Versteifungselemente und hornige, aufgrund ihrer epidermalen Herkunft, generell als äußere Versteifungselemente. Schalenelemente bestehen daher bei Wirbeltier-Konstruktionen in der Regel aus Knochen (eventuell mit Schmelz und/oder Dentin) und/oder Horn, Streben dagegen aus Knochen und/oder Knorpel. Welches Material in einer Konstruktion Verwendung findet, hängt von den konstruktiven Bedingungen der jeweiligen Wirbeltierform ab.

Rekonstruktion

Gemäß der Zielsetzung der vorliegenden Arbeit wird im folgenden Teil versucht, unter Anwendung der ausführlich dargestellten methodischen Prämissen, die Entstehung der Lokomotionsapparate der ersten tetrapoden Wirbeltiere zu rekonstruieren, und diese in ihrer evolutionären Dynamik darzustellen. Entsprechend werden die zu rekonstruierenden Organismen als bionome Konstruktionen betrachtet. Was also in eine evolutionäre Dynamik gebracht werden soll, sind somit immer nur Konstruktionen mit Modellcharakter und nicht etwa Vorfindlichkeiten im Sinne natürlicher Entitäten. Auf diesen Zusammenhang haben PETERS & W.F. GUTMANN schon 1978 (S. 16) mit folgender Anmerkung hingewiesen: „Unter Biologen gibt es kaum Zweifel, daß die Tetrapoden von fischartigen Vorfahren abstammen, die in flachem Wasser lebten und schon Lungen und vom Mund getrennte Nasenöffnungen besaßen. Allerdings wird der Theoriencharakter dieser Annahme oft verschwiegen oder gar nicht wahrgenommen. Man vergißt, daß evolutionsbiologische Einsichten stets gedankliche Modelle darstellen, die zwar Befunde an rezenten und fossilen Organismen integrieren, keinesfalls aber an diesen abgelesen werden können.“

Im Mittelpunkt der Arbeit steht also konsequenterweise die Erstellung eines evolutionären Transformationsmodells, das den kontinuierlichen konstruktiven Wandel von einer aquatischen, mit Flossen bestückten Fisch-Konstruktion zu einer terrestrischen, mit Beinen versehenen Tetrapoden-Konstruktion erklärt. Dazu ist es methodisch notwendig, die Transformationsgegenstände auf der Modellebene zu konstituieren (siehe Kapitel 1.4). Es muß also bestimmt werden, was unter einer Tetrapoden-Konstruktion bzw. einer Fisch-Konstruktion verstanden werden soll. Die Grundlage hierfür bildet die Konstruktionsanalyse einer bezogen auf die Zielsetzung getroffenen Auswahl von rezenten und fossilen Organismen. Durch die Formulierung von Konstruktionstypen werden diese als Gegenstände des Evolutionsmodells verfügbar. Es sei an dieser Stelle betont, daß es sich bei den Konstruktionstypen nicht um feste Kategorien im Sinne von systematischen Einheiten handelt, sondern um zielsetzungsbezogene Arbeitsbegriffe, die die Kommunikation über die Forschungsgegenstände ermöglichen sollen. Je nachdem welche Konstruktionskriterien, welche Maßstäbe bei der Konstruktionsanalyse angelegt werden, kann eine andere Gruppierung der ausgewählten Organismen erfolgen. Trotz dieser Freiheitsgrade ist die Formulierung von Konstruktionstypen im Rahmen des Modells keinesfalls beliebig, da die anhand von technischen Konstruktionen gewonnen Kriterien, auf deren Grundlage die Konstruktionsanalyse erfolgt, die Gruppierungsmöglichkeiten vorgeben und damit einengen.

Nach erfolgter Konstruktionsanalyse der Datenbasis und der Bestimmung von Konstruktionstypen kann eine hypothetische Tetrapoden-Konstruktion als Zielkonstruktion formuliert und auf mögliche Vorläufer zurückgeschlossen werden. Die Erstellung einer Fisch-Konstruktion, die als evolutionärer Vorläufer der Tetrapoden-Konstruktion in Frage kommt, geschieht auf der Basis von an rezenten und fossilen Fischen vorgenommenen Konstruktionsanalysen. Hierbei steht die Gruppe der Sarcopterygii im Vordergrund. Das Ergebnis dieser Konstruktionsanalysen wird in Form eines evolutionären Transformationsmodells, das bei der Entstehung von Chordaten-Konstruktionen beginnt und bei der Entwicklung von Sarcopterygier-Konstruktionen endet, dargestellt. Aus diesem Zusammenhang kann dann die Vorläuferkonstruktion für die Evolution der Tetrapoden-Konstruktion bestimmt und modellhaft formuliert werden. Dabei wird sich zeigen, ob einer der auf der Basis der bekannten Sarcopterygier bestimmten Konstruktionstypen als Vorläufer in Frage kommt, oder ob ein hypothetischer Sarcopterygier-Konstruktionstyp formuliert werden muß. Sogar die Möglichkeit, daß grundsätzlich keine Sarcopterygier-Konstruktion in eine Tetrapoden-Konstruktion transformierbar ist, darf nicht ausgeschlossen werden. Bei erfolgreicher Bestimmung eines Sarcopterygier-Konstruktionstyps als Vorläuferkonstruktion für die Tetrapoden-Konstruktion steht am Ende der Rekonstruktion ein lückenlos begründetes evolutionäres Transformationsmodell, das von der Entstehung der ersten Chordaten-Konstruktionen über zahlreiche Zwischenstadien bis zu den ersten Tetrapoden-Konstruktionen reicht.

Aufgrund der leichteren Verständlichkeit erfolgt die Darstellung der in den nächsten Kapiteln durchgeführten Rekonstruktionen nicht in der Reihenfolge des gezeigten methodischen Vorgehens, sondern stattdessen in chronologischer Reihenfolge. Zunächst wird also die evolutionäre Entstehung von Chordaten-Konstruktionen in Angriff genommen, dann wird die Entwicklung von Gnathostomen-Konstruktionen behandelt und darauf basierend werden die konstruktiven Vorbedingungen für die Entstehung von Sarcopterygier-Konstruktionen bestimmt. Im nächsten Schritt wird ermittelt, welche Datenbasis für die Konstruktionsanalyse der bekannten Sarcopterygier zur Verfügung steht. Auf der Grundlage des analysierten Materials werden Konstruktionstypen formuliert und deren Aufbau beschrieben. Danach werden die Lokomotionsweisen der rezenten Sarcopterygier analysiert und biomechanisch erklärt. Im letzten Kapitel werden die ältesten bekannten Tetrapodenfossilien interpretiert und eine hypothetische Tetrapoden-Konstruktion erstellt. Danach erfolgt der Rückschluß auf die Vorläuferkonstruktion und letztlich die Formulierung des Transformationsmodells.

Kapitel 3

Konstruktive Vorbedingungen für die Entwicklung der Tetrapoden

Das in diesem Kapitel vorzustellende Ablaufmodell, das bei der Entstehung der Chordaten beginnt und über die Entwicklung der Gnathostomen zu den potentiellen Vorläufern der Sarcopterygier führt, dient als Grundlage für die Interpretation der verschiedenen Sarcopterygierformen und der Tetrapoden. Die Datenbasis für dieses Modell kann hier aus Platzgründen nicht im Einzelnen dargestellt werden. Zur Erstellung des Gnathostomen-Evolutionsmodells wurde das Verspannungsprinzip verschiedener rezenter Fische auf der Grundlage des Hydraulikmodells als Vergleichsstandard analysiert. Die funktionellen Zusammenhänge, insbesondere bei der Fortbewegung und bei der Kiefer-Kiemen-Mechanik, wurden aus der bestehenden Literatur entnommen und auf der Basis des Maschinenmodells unter Reflexion der jeweiligen Nutzungsoptionen interpretiert. Diese Kenntnisse dienen als Grundlage für die Analyse fossiler Formen. Auf dieser Basis konnte dann die Entstehung der gnathostomen Fische rekonstruiert werden. Da sich bei dieser Rekonstruktion zeigte, daß viele invariante Konstruktionseigenschaften der Fische schon während der evolutionären Entstehung der Chordaten auftraten, wird das Entstehungsmodell der Chordaten in dem hier vorzustellenden Ablaufmodell mitreflektiert.

Aus der Frühzeit der Chordaten sind kaum fossile Dokumente bekannt. Die möglicherweise in diesen Entstehungskreis fallenden Conodontentiere sind zu fragmentarisch überliefert (BRIGGS et al. 1983, ALDRIDGE et al. 1986, JANVIER 1995), um eine Konstruktionsanalyse vorzunehmen und sie sicher zuordnen zu können. Die fossil gut dokumentierten Mitratzen, die nach allgemeinen taxonomischen Vorstellungen eine Echinodermen-gruppe darstellen, werden von JEFFERIES (1967, 1968, 1971, 1975) und seinen Mitarbeitern als Chordatenvorläufer angesehen (Zur Ableitung der Chordaten aus dem Kreis der Echinodermen siehe auch GISLÉN 1930, GRE-

GORY 1946 u. EATON 1953). Alle anderen bekannten Modelle zur Chordatenentstehung basieren nicht auf Fossilien. Die bekanntesten seien hier kurz erwähnt. Es handelt sich dabei um die Tunicatenlarven-Theorie, die im wesentlichen auf DART (1924), GARSTANG (1928), (1930) und BERRILL (1955) zurückgeht, die Trimerie-Theorie REMANES (1950) und um die Hydroskelett-Theorie W.F. GUTMANN'S (1972). Nicht unerwähnt bleiben soll auch die Ableitung von einem dipleurularvenähnlichen Vorläufer (HADŽI 1963, BEKLEMISHEV 1969, JOLLIE 1973, 1977. Mit Ausnahme der Hydroskelett-Theorie fehlt es den aufgeführten Modellen an biomechanischen Begründungen und klaren Lesrickungskriterien. Diese Mängel weist die GUTMANN'Sche Theorie nicht auf, die in zahlreichen Publikationen weiter ausgebaut, aber auch in Folge kritischer Auseinandersetzung verbessert bzw. modifiziert werden konnte. Auf der Basis der ebenfalls von GUTMANN als Mitautor verfaßten Gallertoid-Theorie (BONIK et al. 1976 a, b), die ein Modell zur Metazoenevolution darstellt, wurde ein weiterentwickeltes Modell zur Chordatenentstehung entworfen, das die beiden Theorien in einer Synthese vereinigt (HERKNER 1991). Aufbauend auf diesem im folgenden Kapitel referierten Modell, werden dann die Gnathostomen abgeleitet.

Die Gnathostomen-Entstehung wurde in der Historie überwiegend unter dem Aspekt der Schädelevolution und der Entwicklung der paarigen Flossen betrachtet. Im vergangenen Jahrhundert standen sich zwei konkurrierende Flossenevolutionstheorien gegenüber, die Kiemenbogentheorie GEGENBAURS (1876) und die Seitenfaltentheorie, die auf BALFOUR (1876) und THACHER (1877) zurückgeht. Während die Kiemenbogentheorie schon zur Zeit ihrer Entstehung kritisiert wurde (eine Zusammenfassung der Argumente gegen die Kiemenbogentheorie findet sich bei GOODRICH 1906, 1930), ist

die Seitenfaltentheorie bis heute von zahlreichen Autoren aufgegriffen und in vielen Fällen modifiziert worden (MIVART 1879, DOHRN 1884, WIEDERSHEIM 1892, DEAN 1896, RABL 1901, 1910, GOODRICH 1906, 1930, KLÄR 1924, SEWERTZOFF 1926, STENSIÖ 1932 a, 1959, STEINER 1935, EKMAN 1941, WESTOLL 1958, JARVIK 1965 a, 1980 b, MADERSON 1967, HALL 1991, KESSEL 1993 u.a.). Als eine solche Modifikation kann auch die Theorie von TABIN & LAUFER (1993) aufgefaßt werden (siehe auch TABIN 1992), nach der die Bauchflossen aufgrund morphogenetischer Mechanismen aus einer begrenzt ausgedehnten Seitenfalte noch vor den Brustflossen entstanden seien (Zur Kritik an dieser Theorie siehe COATES 1993 und THOROGOOD & FERRETTI 1993). Außer den genannten Flossenevolutionstheorien existieren noch weitere Modelle, von denen hier nur noch die Herleitung der paarigen Flossen von äußeren Kiemen (KERR 1899, 1932), die Schwielen- theorie BÖKERS (1927) und die Ableitung von einer praeanal- en Unpaarflosse (KRYŽANOWSKY 1927) erwähnt werden soll (Zusammenfassungen zum Diskurs der Flossenevolutionstheorien finden sich bei SEWERTZOFF 1926, KÄLIN 1938, DEVLERS 1954, BERTIN 1958 a und JARVIK 1980 b). Die in der vorliegenden Arbeit vertretene, biomechanisch begründete Theorie zur Flossenevolution wurde bereits an anderer Stelle publiziert (HERKNER 1993). In dieses Modell wird die Entstehung des Schädels und des Kiefer-Kiemen-Apparates auf der Basis des Chordatenevolutionsmodells (HERKNER 1991) integriert.

Die Geschichte der Schädeltheorien geht noch weiter zurück als die der Theorien zur Paarflossenentstehung. Sie beginnt in der Frühzeit des 19. Jahrhunderts mit der Wirbeltheorie OKENS 1807 und GOETHEs 1824 [1790] und reicht bis in die Gegenwart (Zusammenfassende Darstellungen zu den Schädeltheorien finden sich bei: GAUPP 1897, GOODRICH 1930, DE BEER 1937, WEDIN 1955, STARCK 1963, VEIT 1947, PEYER 1949, KÜHN 1950, KAISER & SCHILLING 1990). Die grundlegende Frage, die sich bis heute stellt, besteht darin, ob der Kopf primär segmental gegliedert ist, oder ob es sich bei ihm um eine Sonderbildung handelt. Über viele Jahrzehnte besteht der Konsensus, daß von dem segmental aufgebauten Vertebratenkörper einige Segmente in den Schädel integriert sind. Uneinigkeit besteht jedoch nach wie vor darin, welche Teile einen segmentalen Ursprung haben und in welcher Weise diese segmentiert sind. Von W.F. GUTMANN (1969) wurde erstmals ein auf lückenlose Transformations- schritte begründetes, biomechanisches Ablaufmodell zur evolutionären Schädelentstehung vorgelegt. Die in der hier vorliegenden Arbeit vertretene Theorie zur Kopfevolution lehnt sich an dieses Modell an, indem der Schädel ebenfalls als Teil der in die Verspannungsstrukturen der hydraulischen Hülle-Füllungs-Konstruktion integrierten Versteifungsstrukturen betrachtet wird. Aufgrund neuer Erkenntnisse müssen jedoch einige Punkte der GUTMANN- schen Theorie revidiert werden.

3.1 Entstehung von Chordaten-Konstruktionen

Als Vorläufer für die Entwicklung einer Chordaten-Konstruktion wird eine Gallertoid-Konstruktion mit folgendem Aufbau angenommen (Abb. 3.1, 3.2 a): Der Körper ist gestreckt und besitzt einen etwa runden Querschnitt. Die Körperform ergibt sich aus den Eigenschaften der Gallerte und des darin eingelagerten Muskel-Bindege- webs-Gitters. Der Antrieb erfolgt in flüssigem Medium mit an der Körperoberfläche befindlichen Cilien. Das Innere des Gallertoids ist mit zahlreichen von Cilienepithel ausgekleideten Kanälen durchzogen. Diese können verzweigt oder unverzweigt sein, sie sind nicht funktionell differenziert und können durch Muskelkontraktion verschlossen werden. Ein spezieller Verdauungskanal existiert auf diesem Konstruktionsniveau nicht.

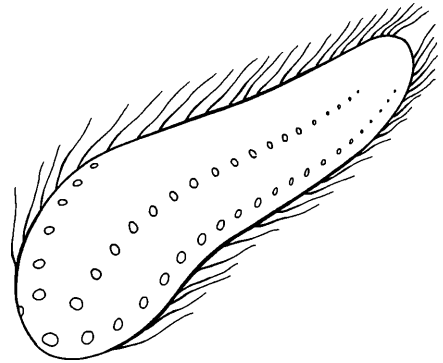


Abb. 3.1 Gallertoid-Konstruktion.

Die Körpergröße kann nur gering sein (geschätzte Größenordnung etwa 1-2 cm), da der Cilienantrieb durch die bei zunehmender Körpergröße ungünstiger werdende Oberflächen-Volumen-Relation nicht mehr ausreicht. Diesem Problem kann durch eine Oberflächenvergrößerung mit Hilfe von Formveränderungen entgegengewirkt werden. Aber auch hier hat jede Körperform ihre Größenlimits. Eine Größenzunahme kann dann nur noch unter Verzicht auf Lokomotion oder durch Etablierung eines neuen Antriebsmechanismus erfolgen. Bei einer, unter Beibehaltung des Körperquerschnitts, durch Körperstreckung hervorgerufenen Oberflächenvergrößerung ergeben sich neue lokomotorisch nutzbare Bedingungen. Aufgrund des langgestreckten Körpers können nun Körperbiegungen zur Vortriebserzeugung genutzt werden. Mit der Möglichkeit, diese Körperbiegungen in Form einer geordneten Kontraktionswelle (Schlängelantrieb) zu erzeugen, steht einer Größenzunahme ohne Antriebsverlust nichts mehr im Wege. Findet eine Zunahme der Körpergröße statt, werden die Cilien überflüssig, ja sogar nachteilig für den

Schlängeltrieb, da sie zu Reibung mit dem Medium führen.

Es muß davon ausgegangen werden, daß eine Schlängelbewegung, bei der sich die Körperbiegungswelle in nur einer Ebene ausbreitet, ökonomischer ist als eine sich räumlich ausbreitende (z.B. spiralig), da die innere Reibung geringer ist, eine direktere Kraftübertragung stattfindet und die Steuerbarkeit einfacher ist. Eine Ökonomisierung dieses Schlängeltriebs kann durch Ausweitung von flüssigkeitsgefüllten Kanalteilen, vor

allem in den in der Schlängelebene liegenden peripheren Körperbereichen, erreicht werden (Abb. 3.6). Mit dem damit verbundenen Zurückweichen der Gallerte verbessern sich durch die Herabsetzung der inneren Reibung die Biegeeigenschaften; gleichzeitig erhöhen sich aber auch die mechanischen Freiheitsgrade, die zu Formstabilitäten führen bzw. sich negativ auf die Kraftschlüssigkeit bei der Fortbewegung auswirken. Diese Effekte können nur durch sich neu etablierende formstabilisierende Strukturen verhindert werden.

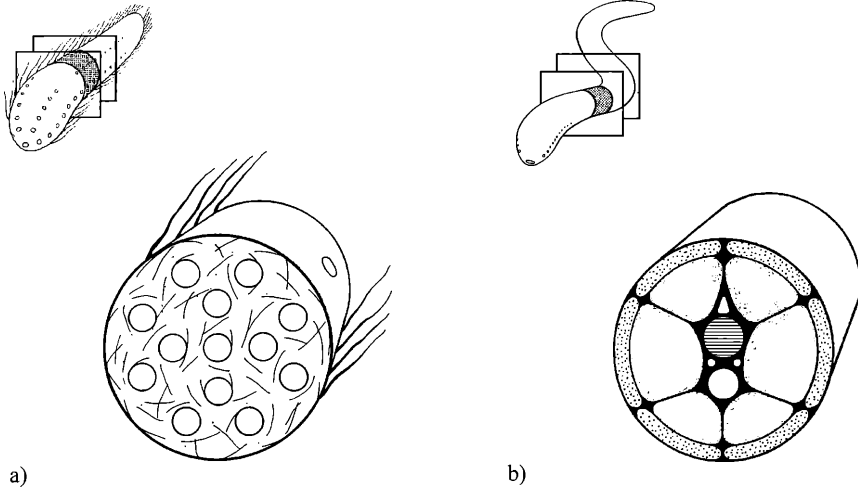


Abb. 3.2 Querschnitte durch eine Gallertoid-Konstruktion (a) und eine frühe Chordaten-Konstruktion (b).

Als Stabilisierung kann einer der den gesamten Körper in seiner Längsachse durchziehenden röhrenförmigen Kanäle genutzt werden, der, wenn er an seinen Enden verschlossen ist, mit der darin eingeschlossenen Flüssigkeit eine druckstabile, die Längsachse stabilisierende hydraulische Strebe bildet (Abb. 3.6, 3.7). Eine derartige Achsenstabilisierung kann, wenn sie nicht mit der Schlängelbewegung in Konflikt treten soll, nur im Bereich der Körpermitte entstehen (siehe auch W.F. GUTMANN 1983). Da die Erweiterung der Flüssigkeitsräume in den peripheren Körperbereichen in der Schlängelebene stattfindet, bleibt zwischen diesen beiden Regionen über die gesamte Längsachse eine senkrecht zur Schlängelebene stehende „Wand“ zurück, die als Verspannungsfläche genutzt werden kann. In diesem medianen Septum ist dann auch die hydraulische Achsenstabilisierung integriert. In gleicher Weise bleiben bei der Ausweitung der Flüssigkeitsräume seriale Querschnittsverspannungen zurück, die hier als Quersepten bezeichnet werden. So entstehen paarige, serial angeordnete, mechanisch geschlossene Flüssigkeitskammern, die als

hydraulische Einheiten fähig sind, Kräfte aufzunehmen. Diese können zunehmend für lokomotorische Aufgaben genutzt werden. Der Körper erhält also im Zusammenhang mit der Ökonomisierung des Schlängeltriebs eine segmental gegliederte Verspannungsstruktur mit spiegelsymmetrischem Aufbau.

Wieviele dieser Flüssigkeitskammern pro Segment entstehen ist bislang nicht rekonstruierbar. Im einfachsten Fall existieren nur zwei, was der Minimalbedingung entspricht. Es ist aber auch denkbar, daß eine Vielzahl von Flüssigkeitskammern in jedem Segment entsteht (Abb. 3.2 b, 3.6, 3.7). In diesem Fall bleibt zwischen jeweils zwei Kammern ein in der Körperlängsachse verlaufendes Längsseptum zurück, das als Verspannungsstruktur genutzt werden kann. Jede dieser Möglichkeiten wirkt sich in spezifischer Weise restringierend auf die Konstruktion und ihre Transformationsoptionen aus. Es ist daher denkbar, daß schon in der frühen Phase der Chordatenentstehung verschiedene Entwicklungswege beschritten wurden.

Mit der Ausweitung der Flüssigkeitsräume werden die Antriebsmuskelfasern in die Körperperipherie gedrängt und entsprechend den Antriebsbedingungen parallel in Längsrichtung ausgerichtet, so daß nun ein gallertfreier Muskelschlauch die gesamte Konstruktion umhüllt (Abb. 3.2 b, 3.7). Kontraktion dieser Muskulatur einer Körperhälfte setzt die Flüssigkeitskammern derselben Seite unter Druck, wodurch die zugfesten Bindegewebssepten unter Spannung geraten, so daß die gegenüberliegende Seite sowie das Medianseptum durch die Hebelwirkung der Flüssigkeitskammern in Längsrichtung gedehnt werden. Diese Aktion wirkt sich in einer seitlichen Körperbiegung aus (Abb. 3.3). Alternierende Kontraktionswellen beider Körperhälften führen dann zu einer geordneten Antriebswelle. Solange die Kraftübertragung über die Hebelwirkung der Flüssigkeitskammern läuft, sind Körperbiegungen nur unter Längsdehnung des Medianseptums möglich. Entsprechend darf die im selben Septum integrierte hydraulische Achsenstabilisierung die Dehnung nicht behindern. Dies scheint aber nur möglich zu sein, wenn die hydraulische Achsenstabilisierung aktiv längenvariabel ist. Eine Kontraktion von in oder um die Achsenstabilisierung befindlichen, quer zur Längsachse verlaufenden Muskelfasern führt zu einer Erhöhung des hydrostatischen Drucks im Innern der mit Flüssigkeit gefüllten Achsenstabilisierung, so daß diese zu einer Längenänderung gezwungen wird. Der bei einer Körperbiegung auf das mediane Septum wirkenden längsgerichteten Zugspannung kann damit aktiv nachgegeben werden. Beim Nachlassen der Spannung nimmt die Achsenstabilisierung durch die elastischen Eigenschaften des kohärenten Verbands wieder ihre Ausgangsform ein. Dieser Antagonismus kann durch die evolutive Transformation der aus einer oder mehreren flüssigkeitsgefüllten Kanälen bestehenden Achsenstabilisierung zu einem in seinem Innern muskularisierten Stab effektiviert werden, bei dem die Muskelfasern quer zur Längsachse und senkrecht zur Schlingenebene verlaufen (Begründung siehe HERKNER 1991).

Unter den beschriebenen Bedingungen wird die Kraftübertragung des Schlingelantriebs mit dem Grad der Zugstabilität der Verspannungsstrukturen direkter. Je weniger dehnungsfähig die Verspannungsstrukturen sind, um so unbeweglicher wird allerdings die Konstruktion. Die für die Schlingelbewegung notwendigen Freiheitsgrade müssen daher, solange die Kraftübertragung über die serialen Flüssigkeitskammern erfolgt, aktiv unter Muskelaufwand kontrolliert werden. Aus diesem Grund müssen wenigstens einige Verspannungsstrukturen muskularisiert sein. Dies ist durch die mit Muskulatur ausgestattete hydraulische Achsenstabilisierung und die den Körper in seiner gesamten Peripherie umhüllende Antriebsmuskulatur gegeben. Um die Flüssigkeitskammern unter Kontrolle zu halten, scheint aber auch eine wenigstens geringe Muskelfaserausstattung der serialen Querschnittsverspannungen notwendig zu

sein. Durch das aktive Zusammenwirken der drei verschiedenen Verspannungsstrukturen kann der Grad der Prallheit auf die jeweilige Biegesituation abgestimmt werden und damit eine kraftschlüssige Antriebswelle entstehen.

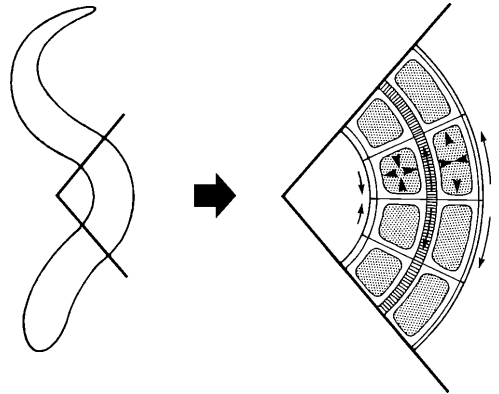


Abb. 3.3 Biomechanik bei lateraler Körperbiegung. Während die Flüssigkeitspolster der rechten Körperseite gestaucht werden, wirkt eine Zugkraft auf die Strukturen der gegenüberliegenden Körperhälfte und auf das Medianseptum sowie auf den Achsenstab.

Die beschriebene Differenzierung des Antriebsapparates geht einher mit einer Differenzierung von inneren Organen (Abb. 3.6). Die sich im Zusammenhang mit den neuen lokomotorischen Erfordernissen entwickelnden, aus nichtkontraktilen Muskelfasern hervorgehenden Reizleitungsbahnen werden von den sich ausbreitenden Flüssigkeitskammern zusammengedrängt. So kommt es im Medianseptum in unmittelbarer Nähe der Achsenstabilisierung zu einer Anhäufung von longitudinal verlaufenden Reizleitungsbahnen. Die Lage läßt sich dadurch erklären, daß in dieser Region keine Zugkräfte wirken, da sich das mediane Septum im Bereich des Achsenstabes aufspaltet und dabei durch dessen Ausdehnung beiderseits eine im Querschnitt dreieckige interseptale Lücke entsteht, um die die auf das Medianseptum wirkenden Zugkräfte umgeleitet werden. In einem der beiden zugkraftfreien Räume konzentrieren sich die Reizleitungsbahnen um einen ehemaligen Gallertoidkanal, der zur Entsorgung neuronaler Abfallprodukte genutzt werden kann. Auf diese Weise entsteht ein Neuralrohr. Die restlichen Reizleitungsbahnen ordnen sich ebenfalls der Verspannungsstruktur unter. In dem gegenüberliegenden zugkraftfreien Raum entwickelt sich ein auf Nahrungsverarbeitung spezialisierter Kanal. Ein solcher Nahrungsverarbeitungskanal kann ebenfalls nur unter Ausschluß von auf ihn wirkenden Zugkräften entstehen. Durch die beschriebenen Differenzierungen wird es möglich, von einer Dorsal- und einer Ventralseite zu sprechen.

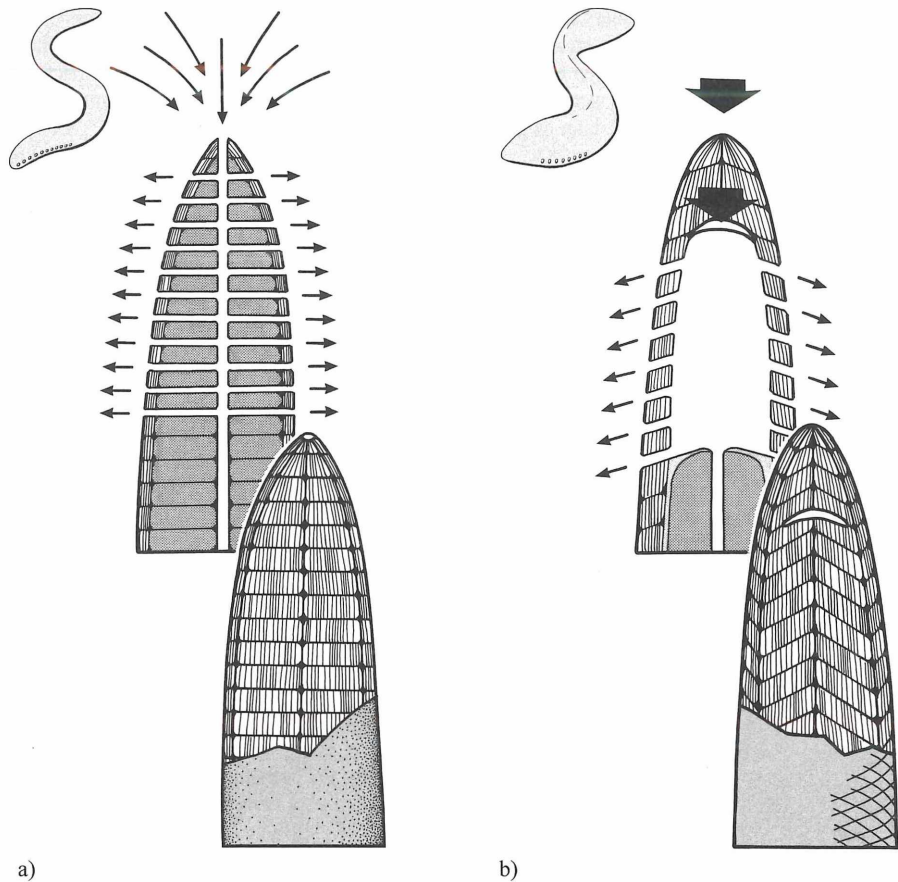


Abb. 3.4 Transversalschnitte durch den Vorderkörperbereich einer frühen Chordaten-Konstruktion (a) und einer Gnathostomen-Vorläuferkonstruktion (b). Erläuterungen siehe Text.

Es wird davon ausgegangen, daß das beschriebene Neuralrohr Lichtreize wahrnehmen kann. Wenn damit Licht als räumliches Bezugssystem genutzt wird, ist es sinnvoll, das reizaufnehmende Organ der Lichtquelle zuzukehren. Da das Licht im Wasser in der Regel von oben kommt, also aus der der Schwerkraft entgegengesetzten Richtung, muß das Neuralrohr entsprechend zur Wasseroberfläche weisen. Die bislang nicht in einem räumlichen Bezug stehende Schlängel Ebene wird damit auf die horizontale Raumebene festgelegt. Neben der Bedeutung für die Fortbewegung und die Formkontrolle können die serialen Flüssigkeitskammern auch als Auffangbecken für Stoffwechselendprodukte genutzt werden, die als Exkrete über erhaltengebliebene ehemalige Gallertoidkanäle abgeführt werden. Diese münden auf jeder Körperseite in je einen ventral des Achsenstabes liegenden Kanal, der seinerseits zusammen mit dem Nahrungsverarbeitungskanal am Körperende ins Außenmedium mündet. Auf diese Weise können Exkretionsorgane entstehen. Das Blutgefäßsystem entsteht dagegen

interstitiell. Die großen Blutgefäße verlaufen gleich den großen Reizleitungsbahnen in den interseptalen Lücken der Verspannungskonstruktion.

Im Vorderkörperbereich bleiben im Zusammenhang mit der Differenzierung des Nahrungsverarbeitungskanals in die Körperperipherie abzweigende und dort ins Außenmedium mündende Kanäle bestehen, die auf ehemalige Gallertoidkanäle zurückzuführen sind. Sowohl der Nahrungsverarbeitungskanal als auch die Abführkanäle besitzen Cilien, die einen Wasserstrom erzeugen können, der zum Einsaugen von Nahrungspartikeln durch die Mundöffnung genutzt werden kann (Abb. 3.4). Mit Hilfe der Abführkanäle kann überflüssiges Wasser und unbrauchbares Material von der Nahrung getrennt und abgeführt werden. Auf diese Weise kann im Vorderkörperbereich ein Filtrierapparat entstehen. Die Abführkanäle können mit dem Zurückweichen der Gallerte und der damit verbundenen Hydraulisierung der Verspannungskonstruktion nur an solchen Stellen funktio-

nieren, wo ihr Lumen offengehalten werden kann. Also dort, wo weder Zugkräfte den Kanalquerschnitt zu einem schmalen Schlitz zusammenziehen, noch an solchen Orten, an denen sie durch den hydraulischen Druck von Flüssigkeitspolstern zusammengepreßt werden (Abb. 3.5). Entsprechende Bedingungen sind dann gegeben, wenn beim Aufeinandertreffen von verspannenden Längssepten auf Quersepten durch die Zugspannung interseptale Lücken aufgezogen werden, so daß serial angeordnete zugkraftfreie Räume für die Abführkanäle entstehen. In einer Konstruktion, die pro Körpersegment nur zwei Flüssigkeitspolster besitzt, kann diese Situation nur im ventralen Teil des medianen Septums auftreten. In diesem Fall könnten die Abführkanäle nur unpaarig sein.

Paarige Abführkanäle können dagegen nur in einer Konstruktion mit mehreren Flüssigkeitskammern pro Segment entstehen, bei der neben dem medianen Septum weitere Längssepten den Körper durchziehen. Vier zusätzliche Längssepten, zwei ventrolaterale und zwei dorsolaterale, die somit sechs Flüssigkeitskammern pro Segment einschließen, sind dabei die Minimalbedingung (Abb. 3.2 a, 3.7). Wo die ventrolateralen Längssepten auf die Quersepten treffen, können serial paarige Ab-

führkanäle bestehen. Die beiden den ventrolateralen Längssepten spiegelbildlich gegenüberstehenden dorsolateralen Längssepten sind als Gegenzug für eine gleichmäßige Verspannung notwendig. Je nachdem wieviele Flüssigkeitskammern bei der Hydraulisierung der Konstruktion pro Segment entstehen, ergeben sich andere Möglichkeiten für Anzahl, Lage und Struktur der Abführkanäle. Entsprechend verschieden sind dann auch die Nutzungsmöglichkeiten und die evolutiven Transformationsoptionen. Es ergeben sich also auch in diesem Zusammenhang schon während der Entstehung der Chordaten mehrere Entwicklungswege, so daß eigentlich nicht mehr von einer, sondern gleich von mehreren Ausgangskonstruktionen gesprochen werden muß. Verfolgt werden sollen hier aber nur Wege, die zur Entwicklung von Gnathostomen-Konstruktionen führen, aus denen dann wiederum Tetrapoden-Konstruktionen abgeleitet werden können. In diesem Zusammenhang kommen als Ausgangskonstruktion nur solche Formen in Frage, die mindestens zwei weitere zum medianen Septum hinzutretende Längsseptenpaare besitzen. Als Ausgangspunkt für die weitere Rekonstruktion wird aus den verbleibenden Möglichkeiten ein Konstruktionstyp ausgewählt, der gerade die Minimalbedingungen erfüllt.

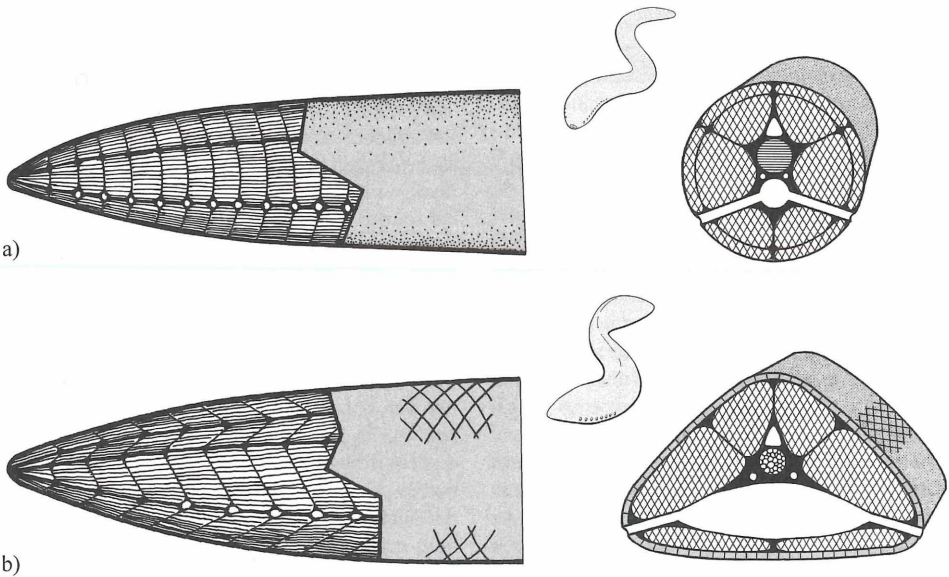


Abb. 3.5 Vorderkörperbereich einer frühen Chordaten-Konstruktion (a) und einer Gnathostomen-Vorläuferkonstruktion (b) (jeweils von lateral und im Querschnitt).

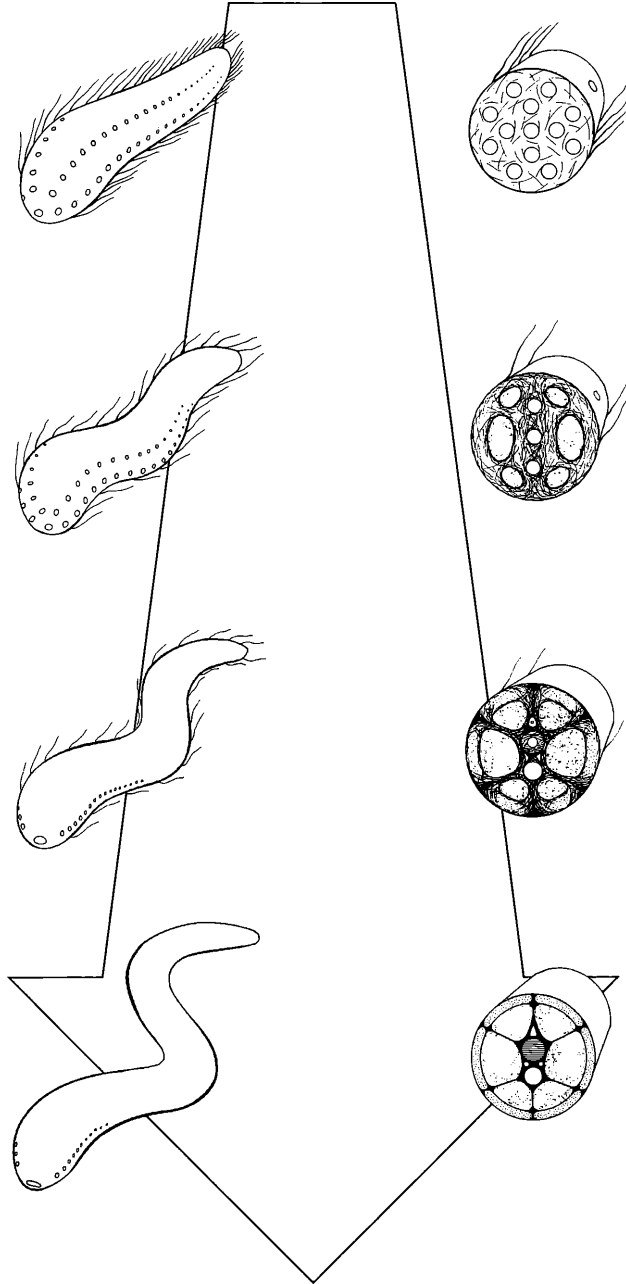


Abb. 3.6 Ablaufmodell zur evolutionären Entstehung der Chordaten (links verschiedene Entwicklungsstadien, rechts Querschnitte): a) Gallertoid-Konstruktion mit Cilien und longitudinal verlaufenden Kanälen. b) Ausweitung von in der Schlangelebene liegenden, flüssigkeitsgefüllten Kanälen bei gleichzeitigem Zurückweichen der Gallerte und beginnender Ausrichtung des Muskel-Bindgeweb-Gitters. c) Entstehung eines als Strebe genutzten Achsenstabes, eines Nahrungsverarbeitungskanals und eines Neuralrohrs aus ehemaligen Gallertoidkanälen. Die zunehmende Ausweitung der entstehenden Flüssigkeitskammern führt zur Verdrängung der Antriebsmuskulatur in die Körperperipherie und zur Entstehung der verspannenden Längs- und Quersepten. Die Verbesserung des Schlangelantriebs bewirkt eine Reduktion der an der Körperoberfläche befindlichen Cilien und eine zunehmende Beschränkung der Abführkanäle auf den Vorderkörperbereich. c) Septal gegliederte frühe Chordaten-Konstruktion mit sechs Flüssigkeitskammern pro Segment, peripherem Muskelschlauch und in die Verspannungsstrukturen integriertes Neuralrohr, Achsenstab, Nahrungsverarbeitungskanal, Blutgefäßen und Nervensträngen.

Das Verspannungsprinzip dieses Konstruktionstyps sei nun noch einmal kurz beschrieben (Abb. 3.7): Der durch seriale Querschnittsverspannungen segmental gegliederte Körper ist langgestreckt (Größenordnung um 5–10 cm) und besitzt einen mehr oder weniger runden Querschnitt. Er wird in seiner Peripherie von einer in gleicher Weise gegliederten dünnen Längsmuskelschicht umhüllt, die nach außen und innen von einer Bindegewebshülle umgeben ist. Die äußere entspricht der Körperhülle. Ein durchgehendes medianes Septum verspannt die Sagittalebene. Von diesem zweigen, von der Körpermitte ausgehend, zwei weitere Längsseptenpaare in die Peripherie ab, eines in ventrolateraler Richtung und eines in dorsolateraler Richtung. Zwischen den Septen befinden sich pro Segment sechs als hydraulische Füllung nutzbare Flüssigkeitskammern. In der Mittellinie, wo alle Längssepten sternförmig aufeinandertreffen und durch den Innendruck der Füllung eine zugkraftfreie

interseptale Lücke aufgezogen wird, befindet sich ein den Körper in seiner gesamten Länge durchziehende, intern muskularisierte hydraulische Achsenstabilisierung. Ebenfalls in einer interseptalen Lücke verläuft dorsal von dieser ein Neuralrohr und ventral ein Nahrungs-verarbeitungs kanal, der an der Körperspitze und am Körperende ins Außenmedium mündet. Von diesem zweigen im Vorderkörperbereich Abführkanäle in die Peripherie ab, die in den durch das Aufeinandertreffen von Quersepten und ventrolateralen Längssepten gebildeten interseptalen Lücken liegen. Große Blutgefäße und Reizleitungsbahnen verlaufen ebenfalls in den interseptalen Lücken der Verspannungsstrukturen. Alle Quer- und Längssepten durchbrechen die periphere Längsmuskellage und gehen nahtlos in die beiden Hüllstrukturen über. Zusammen mit den serialen Flüssigkeitskammern bilden sie einen kraftschlüssigen Verband und entsprechen damit einer Hydroskelettkonstruktion.

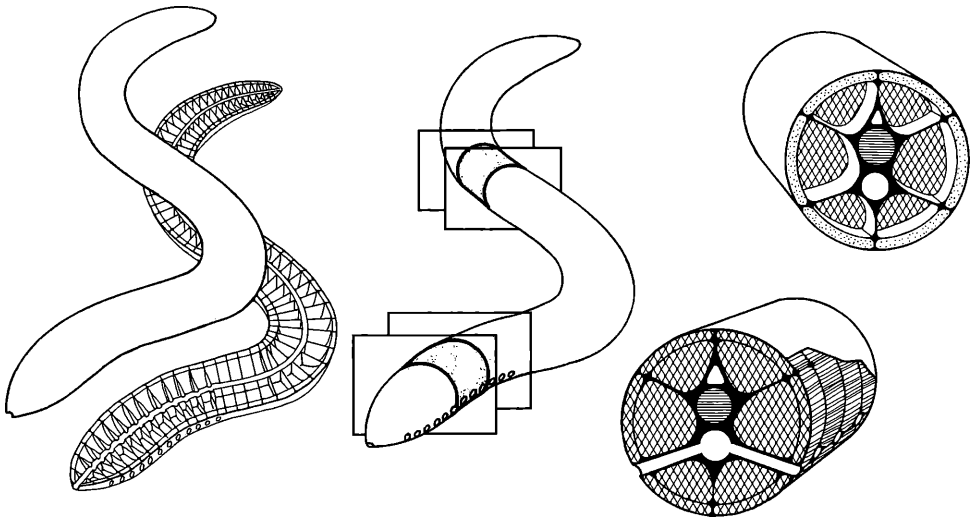


Abb. 3.7 Frühe Chordaten-Konstruktion (links Transversalschnitt, rechts Querschnitte durch den Vorder- und Hinterkörper).

3.2 Vorbedingungen für die Entstehung von Gnathostomen-Konstruktionen

Eine Verbesserung der Antriebsleistung kann auf der Basis der beschriebenen Ausgangskonstruktion sowohl durch Veränderung der auf das Lokomotionsmedium Kraft übertragenden Strukturen (Körperform) als auch über Abwandlungen der Kraft erzeugenden Strukturen (Antriebsmuskulatur) erfolgen. Letzteres kann schon durch eine Zunahme der Antriebsmuskulatur erreicht werden. Voraussetzung für diese Entwicklung ist eine

Schrägstellung der peripheren Querseptenanteile, an denen die einzelnen Muskelsegmente ansetzen, so daß die Muskelfasern in einem von der Senkrechten abweichenden Winkel auf das entsprechende Septum treffen (Abb. 3.8). Dies ist notwendig, da sich die Muskelfasern bei einer rechtwinkligen Anordnung durch die bei einer Kontraktion auftretende Querschnittszunahme gegenseitig behindern würden (zur Problematik schräggestellter Myosepten siehe PFUHL 1937 u. WILLEMSE 1965). Bei einer schrägen Anordnung richten sich die Septen bei Kontraktion der Muskelsegmente auf, so daß eine Querschnittszunahme problemlos erfolgen kann. Solange die periphere Antriebsmuskulatur dünn ist, besteht dieses Problem jedoch nicht. Während eine Schrägstellung der serialen Quersepten im Bereich der Flüssigkeitskam-

mern auf der Basis des vom Verspannungsprinzips nicht erzeugt werden kann, ohne daß gleichzeitig die Lokomotionsfähigkeit verlorengelht, ist dies im Bereich der Muskelsegmente, aufgrund der mechanischen Eigenschaften des Muskelgewebes, möglich.

Durch die sich nach medial ausbreitende Muskulatur kommt es zu einer sukzessiven Verdrängung der Flüssigkeitskammern, bei der deren lokomotionsmechanische Bedeutung entsprechend abnimmt. Die Muskelsegmente entwickeln sich auf diese Weise zu Myotomen und die querschnittsverspannenden Septen zu Myosepten. Durch die beschriebenen neuen biomechanischen Bedingungen können Muskelkontraktionen direkter in eine Biegebewegung umgesetzt werden. Gleichzeitig werden allein durch die Art der Myoseptenverfaltung für

die Schlängelbewegung unerwünschte Freiheitsgrade limitiert, die sonst aktiv unter Arbeitsaufwand unterdrückt werden müßten. So können die Myotome sowohl als Kraftaggregate als auch als Druckpolster, also als hydraulische Füllung, genutzt werden. Die Kraftübertragung erfolgt dementsprechend nach wie vor hydraulisch über die septalen Verspannungsstrukturen und über die als bindegewebiger Schlauch vorliegende Körperhülle. Da die Kraftübertragung bei der Fortbewegung nun nicht mehr über Flüssigkeitskammern erfolgt, sondern direkt von der Muskulatur eingeleitet wird, treten Längenänderungen des medianen Septums nicht mehr auf, so daß sich die Achsenstabmuskulatur zu Gunsten einer weniger aufwendigen Füllung turgeszenter Zellen auflösen kann.

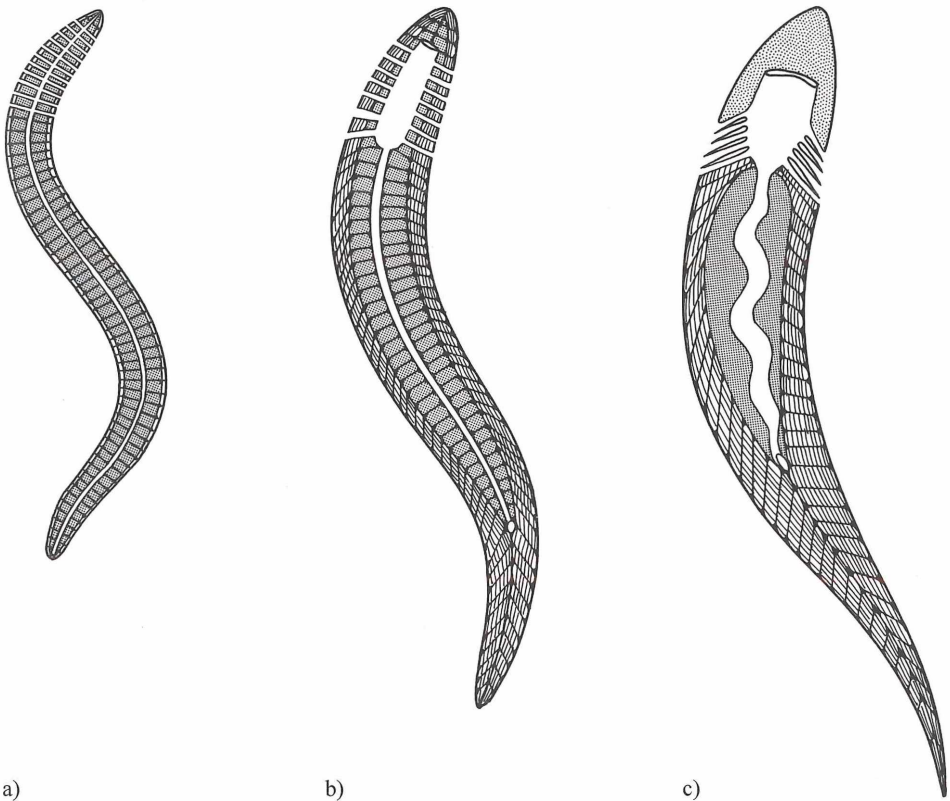


Abb. 3.8 Entstehung der Dreigliederung in Kopf, Rumpf und Schwanz: frühe Chordaten-Konstruktion (a), Übergangsstadium (b), Gnathostomen-Vorläuferkonstruktion (c) (Transversalschnitte von dorsal).

Die beschriebene Ausbreitung der Antriebsmuskulatur findet nicht in jedem Körperbereich gleichermaßen statt. Dies hängt nicht nur von lokomotionsmechanischen Faktoren sondern auch von physiologischen Zusammenhängen ab, denn eine Verbesserung der Antriebsleistung läßt sich nur bei gleichzeitiger Effizienzsteigerung der Stoffwechselleistung erreichen. Entspre-

chende Verbesserungen müssen schon auf der Ebene der Nahrungsaufnahme und der Nahrungsverarbeitung gewährleistet sein. So kann der im ventralen Teil des Vorderkörpers liegende, cilienbetriebene Filtrierapparat auf der Basis der vorhandenen Strukturen durch Ausweitung der dort befindlichen Kanäle in einen muskelbetriebenen Pumpapparat transformiert werden, durch den die Flüss-

sigkeitskammern bis zur Gänze verdrängt werden (Abb. 3.4, 3.8, 3.10). Eine weitere Verbesserung der physiologischen Leistung kann sich durch die Herauslösung des Nahrungsverarbeitungskanals aus der interseptalen Lage nahe des Achsenstabes ergeben (Abb. 3.8, 3.9, 3.11). Dies ist nur dann möglich, wenn der ventrale Teil des medianen Septums, in dem sich der Nahrungsaufbereitungskanal befindet, nicht mehr an der Sagittalverspannung der Konstruktion teilnimmt. Dazu muß eine andere Verspannungsstruktur diese Aufgabe übernehmen. Das ist dann möglich, wenn die beiden ventrolateralen Längssepten zusammen mit dem ventralen Teil der

Längsmuskulatur eine kohärente Einheit bilden, bei der die darin eingeschlossenen Flüssigkeitskammern als hydraulische Füllung genutzt werden. Auf diese Weise kommt es zu einer funktionellen Ausgliederung einer ventralen hydraulischen Untereinheit aus dem Antriebsapparat. Letzterer besteht dann nur noch aus den lateralen und dorsalen Muskelanteilen. Unter diesen Bedingungen wird nicht nur die Loslösung des Nahrungsverarbeitungskanals von den Verspannungsstrukturen möglich, sondern auch die bereits erwähnte Entwicklung eines nahrungsfiltrierenden Pumpapparates im ventralen Teil des Vorderkörpers.

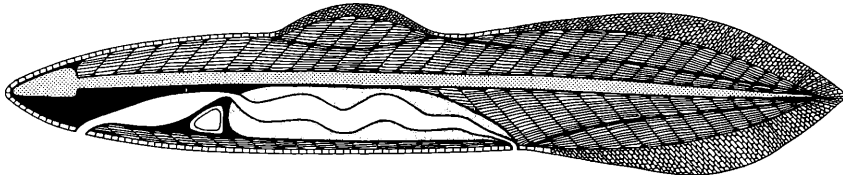


Abb. 3.9 Gnostostomen-Vorläuferkonstruktion (Sagittalschnitt). Erläuterungen siehe Text.

Die genannten Entwicklungen haben nachhaltigen Einfluß auf die Transformationsmöglichkeiten der Antriebsmuskulatur. Aufgrund der Ausgliederung des ventralen Körperanteils aus dem Antriebsapparat kann eine Zunahme der Längsmuskulatur bis zur völligen Reduktion der Flüssigkeitskammern nur dorsal der ventrolateralen Längssepten erfolgen. Da der Antriebsbeitrag aus hydrodynamischen Gründen von vorn nach hinten zunimmt, beginnt diese Entwicklung zunächst am Hinterkörper und schreitet dann sukzessive bis zur Körperspitze fort (Abb. 3.8, 3.9). Ebenfalls im Zusammenhang mit der Verbesserung des Antriebs im Hinterkörperbereich verlagert sich die Antriebsmuskulatur gleichzeitig mit den zuvor beschriebenen Entwicklungen nach ventral und verdrängt somit den von den Antriebsaufgaben befreiten ventralen Körperanteil, am Hinterende beginnend, allmählich nach vorne. Eine entsprechende Verschiebung erfährt dadurch auch der Austritt des Nahrungsverarbeitungskanals. Das gesamte Hinterende wird damit frei von Flüssigkeitskammern und den darin eingeschlossenen Organen. Im Gegensatz dazu können im mittleren Körperbereich die ventral der ventrolateralen Längssepten gelegenen Flüssigkeitskammern zu einem großen einheitlichen Raum, einer Bauchcoelomkammer, verschmelzen, in der sich der Nahrungsverarbeitungskanal unabhängig von den Verspannungsstrukturen des Antriebsapparates differenzieren kann (Vergrößerung des Durchmessers, Verlängerung, Bildung von Schlingen, Entwicklung von Peristaltik etc.). Der die Verdauungsorgane tragende Körperabschnitt wird also durch die Ausdehnung des Nahrungsaufnahmeapparates und

des Antriebsapparates von entgegengesetzten Seiten her begrenzt. Auf diese Weise entsteht eine Dreiteilung des Körpers (HERKNER 1993), deren Abschnitte allgemein als Kopf, Rumpf und Schwanz bezeichnet werden (Abb. 3.8). Auf dieser Konstruktionsebene wird es dann möglich, die räumlichen Begriffe cranial und caudal zu verwenden. Dorsal der ventrolateralen Längssepten ergibt sich die Dreiteilung des Körpers entweder gar nicht oder in einem weitaus geringerem Maße als im ventralen Bereich (Abb. 3.9). Die größeren Blutgefäße und Nervenstränge folgen in ihrem Verlauf dem neuen Verspannungssystem.

In einem von mechanischen Kräften des restlichen Körpers unbeeinflussten Bereich, der sich ventromedial zwischen Nahrungsaufnahmeapparat und Bauchcoelomkammer durch die veränderten Verspannungsverhältnisse ergibt, bleibt ein gesondertes Flüssigkeitskammernpaar erhalten, in das sich zunächst im medianen Septum verlaufende, kontraktile Blutgefäße ausdehnen können (Abb. 3.9). Durch diese hydraulische Untereinheit ist die Möglichkeit gegeben, eine effektive Blutkreislaufpumpe zu entwickeln, die die Flüssigkeitsfüllung als reibungsminimierenden Gleitraum für Gefäßmuskelkontraktionen nutzen kann. Mit zunehmender Pumpengröße wird es mechanisch sinnvoll, das die beiden Kammern trennende Septum abzubauen, so daß eine einheitliche Gleitkammer (Herzbeutel) entsteht. Weitere physiologische Verbesserungen, wie die Entwicklung eines Entgiftungsorgans, sollen hier nicht weiter verfolgt werden.

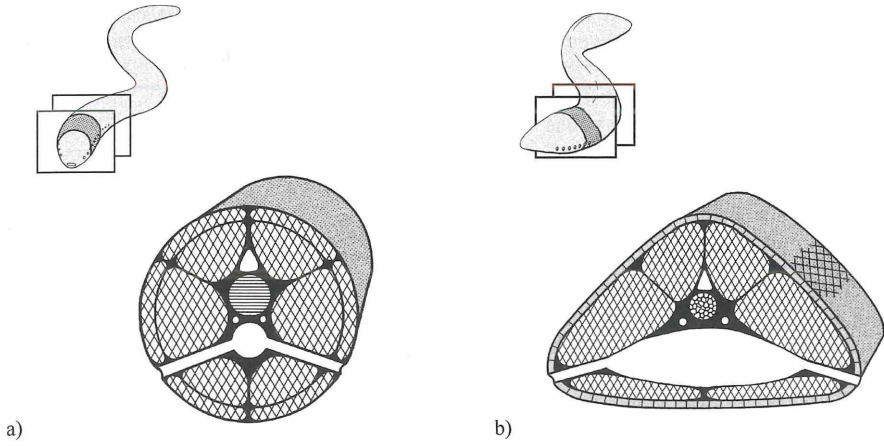


Abb. 3.10 Querschnitte durch den Vorderkörper im Bereich eines Querseptums bei einer frühen Chordaten-Konstruktion (a) und einer Gnathostomen-Vorläuferkonstruktion (b).

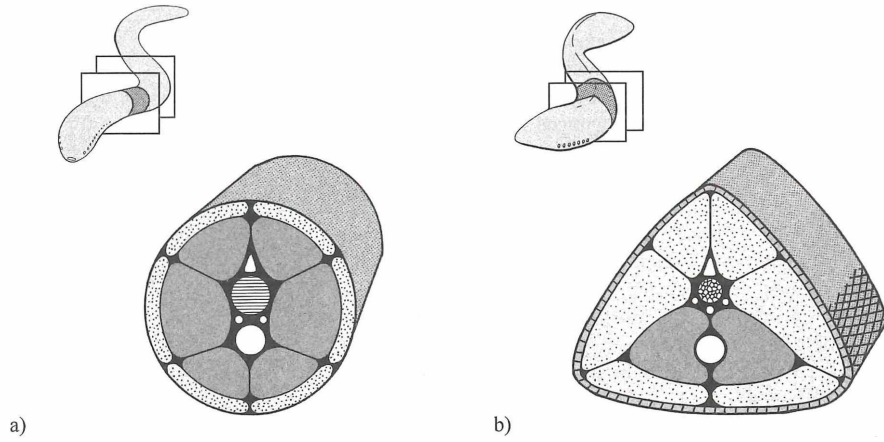


Abb. 3.11 Querschnitte durch den mittleren Körperbereich einer frühen Chordaten-Konstruktion (a) und einer Gnathostomen-Vorläuferkonstruktion (b).

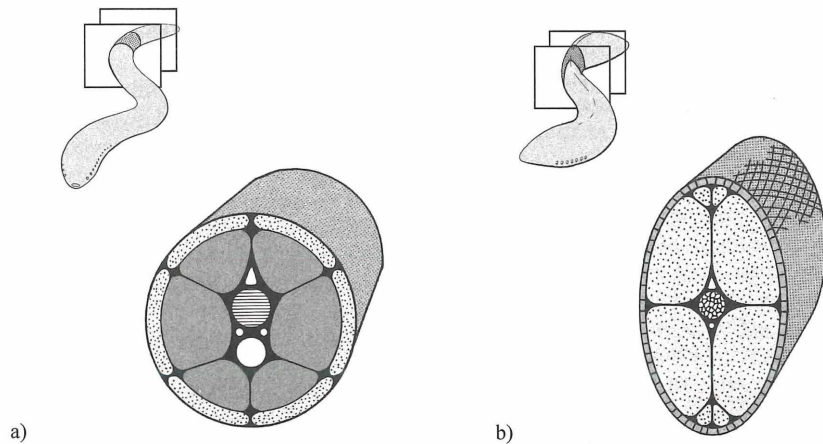


Abb. 3.12 Querschnitte durch den hinteren Körperbereich einer frühen Chordaten-Konstruktion (a) und einer Gnathostomen-Vorläuferkonstruktion (b).

Es wurde schon erwähnt, daß eine Verbesserung der Antriebsleistung auch durch die Veränderung der Körperform bewirkt werden kann. In diesem Zusammenhang erweist es sich als günstig, die antriebserzeugenden Körperoberflächen senkrecht zur Schlängellebene zu vergrößern. Dies geschieht vor allem im Hinterkörperbereich, da der Antriebseffekt nach caudal zunimmt (Abb. 3.12 b, 3.14). Eine gleichzeitige laterale Abflachung erhöht zusätzlich die seitliche Beweglichkeit des antriebserzeugenden Körperabschnitts. Da der Reibungswiderstand mit dem die Konstruktion umgebenden Lokomotionsmedium bei einer Vergrößerung der Körperoberfläche zunimmt, ist es sinnvoll, die Oberfläche des wenig oder gar nicht zum Antrieb beitragenden Vorderkörpers möglichst klein zu halten. Dies ist in einer Konstruktion, die nicht über ein hydrostatisches Organ verfügt, nur bedingt möglich, da der Vorderkörper, um das Absinken während der Fortbewegung zu verhindern, eine breite ventral abgeflachte Auftriebsfläche bilden muß (Abb. 3.10 b, 3.11 b, 3.14). Durch diese Verbreiterung verringert sich die laterale Beweglichkeit des Vorderkörpers, was der Forderung einer für den Schlängelantrieb günstigen, nach caudal zunehmenden Wellenamplitude nicht widerspricht. Eine Verbesserung der Fortbewegungsleistung kann unter den dargestellten Bedingungen durch eine Formveränderung des Körpers erfolgen, indem der Querschnitt des Hinterkörpers in eine hochovale und der des Vorderkörpers in eine dazu senkrecht stehende querovale bis trianguläre Form überführt wird. Der mittlere Körperabschnitt besitzt dann einen zwischen den beiden Körperenden vermittelnden, nahezu gleichseitig triangulären Querschnitt. Um diese Körperform erzeugen und aufrechterhalten zu können müssen sich zuvor entsprechende Veränderungen in der Verspannungskonstruktion ergeben.

Während in einer Hydroskelettkonstruktion mit gleichmäßig serial gegliederten Flüssigkeitskammern, ohne gleichzeitigen Verlust der Lokomotionsfähigkeit, nur mehr oder weniger runde Querschnitte auftreten können, sind in einer heterogen gekammerten und ebenso heterogen gefüllten Konstruktion (Myotome, Bauchcoelomkammer usw.) auch andere Querschnitte möglich. Im letztgenannten Fall liegt außerdem das konstruktive Körpergrößenlimit höher. In besonderem Maße ergeben sich Formveränderungsoptionen, wenn zu den Verspannungsstrukturen druckstabile, biegesteife Elemente hinzutreten (Verstrebungen, Schalungen). Solche, hier allgemein als Hartteile bezeichnete Strukturen, können in einer Hülle-Füllungs-Konstruktion nicht an beliebigen Stellen entstehen. Interseptale Hartteile können im Evolutionsprozeß erst dann auftreten, wenn Verspannungsstrukturen existieren, die keine Längenänderungen vollziehen. Dies ist aber erst dann der Fall, wenn der Antrieb nicht mehr unter Mitwirkung von Flüssigkeitskammern erzeugt wird, sondern durch Myotome, die ihre Kraftwirkung direkt über dehnungsstabile Myosepten entfalten. Mit der direkteren Kraftübertragung über deh-

nungsstabile Myosepten nimmt aber auch die Flexibilität der Konstruktion und damit auch die Biegefähigkeit des Körpers ab. Ein Ausweg aus diesem Dilemma bieten dermale Hartteilstrukturen, die, untergliedert in eine Vielzahl von Einzelementen, so in die Körperhülle integriert sein müssen, daß sie im Zusammenwirken mit den Verspannungsstrukturen gleichermaßen weiträumige Biegebewegungen, aber auch eine direkte Kraftübertragung zulassen (zur mechanischen Bedeutung dermalen Hartteile siehe auch W.F. GUTMANN 1967, 1975 u. W.F. GUTMANN & BONIK 1983). Es muß daraus geschlossen werden, daß schon während der Verdrängung der Flüssigkeitskammern durch die Ausbreitung der Myotome solche Dermalstrukturen (Schuppen) entstanden sind. Die Anordnung der Einzelemente ist keinesfalls beliebig, sondern muß sich sowohl dem Verspannungsprinzip als auch den Antriebserfordernissen unterordnen. Für die Entwicklung des Verteilungsmusters konnte allerdings bislang noch kein Evolutionsmodell erstellt werden. Es wird aber vermutet, daß es sehr stark von der Maschenstruktur der jeweiligen bindegewebigen Körperhülle bestimmt wird.

Mit den vorangegangenen Überlegungen wird deutlich, daß die genannten Bedingungen für die Entstehung interseptaler Hartteile erst dann gegeben sind, wenn dermale Hartteilstrukturen schon vorhanden sind. Bevor also interseptale Versteifungen auftreten, können im Zusammenhang mit der Verbesserung der Kraftübertragung und der Bewegungsführung entstandene dermale Elemente als formgebende Strukturen zur Erzeugung der oben beschriebenen, für eine Schlängelfortbewegung günstige Körperform genutzt werden. Ebenfalls verschiebt sich das konstruktionsgegebene Körpergrößenlimit durch die Nutzung dermalen Hartteile weiter nach oben.

3.3 Entstehung von Gnathostomen-Konstruktionen

Auf dem bis dahin erreichten Konstruktionsniveau sind wiederum mehrere Konstruktionstypen denkbar, von denen aber nur diejenigen für die weitere Rekonstruktion genutzt werden sollen, die sich evolutiv zu einer Gnathostomen-Konstruktion transformieren lassen. Die für den nächsten evolutionären Schritt zu konstituierende Ausgangskonstruktion soll auch hier nur die konstruktiven Minimalbedingungen erfüllen. Zu diesen Minimalbedingungen gehört auch das Vorhandensein von zusätzlichen Längssepten, die sich durch mechanische Ausgliederung von Muskelgruppen ergeben kann. Da die geforderte Ausgangskonstruktion, wie sich aus den vorangegangenen Entwicklungsschritten ableiten läßt, heterogen gegliedert ist und im Körperverlauf verschieden geformte Querschnitte aufweist, werden die drei

Körperabschnitte und deren Transformationsmöglichkeiten getrennt beschrieben.

3.3.1 Entwicklungen im hinteren Körperabschnitt

Entsprechend den Antriebsanforderungen besitzt der Hinterkörper einen lateral abgeflachten, hochovalen Querschnitt (Abb. 3.12 b, 3.13 a). Die Form wird durch das Zusammenwirken interner Verspannungsstrukturen, dermalen Hartteile und muskulärer Füllung erzeugt: Die Sagittalebene ist durch ein medianes Septum verspannt, das in der Körpermitte auf ein transversal verlaufendes Längsseptum trifft (transversales Septum). In der Schnittachse der beiden Septen, die fließend ineinander übergehen, befindet sich ein großer interseptaler Kanal,

in dem eine Achsenstabilisierung integriert ist. Dorsal von dieser verläuft ebenfalls interseptal das Neuralrohr, ventral liegen Blutgefäße. Zwei weitere Längsseptenpaare, ein dorsales und ein ventrales, verzweigen sich, vom medianen Septum ausgehend, in die Körperperipherie. Die Körperlängsachse wird von zahlreichen serial angeordneten, schräggestellten Myoseptenpaaren untergliedert, an denen die Muskelfasern der Myotome inserieren. Dabei entspringt jedes Myoseptenpaar an einer gemeinsamen Schnittlinie am medianen Septum. Alle genannten Verspannungsstrukturen gehen peripher in die bindegewebige Körperhülle über. Diese ist durch zahlreiche, regelmäßig angeordnete dermale Schalenelemente (Schuppen) verstärkt. Überall, wo die verspannenden Septen aufeinandertreffen, gehen sie nahtlos ineinander über, wobei an den Schnittstellen durch den Innendruck der Muskelfüllung interseptale Lücken aufgezogen werden.

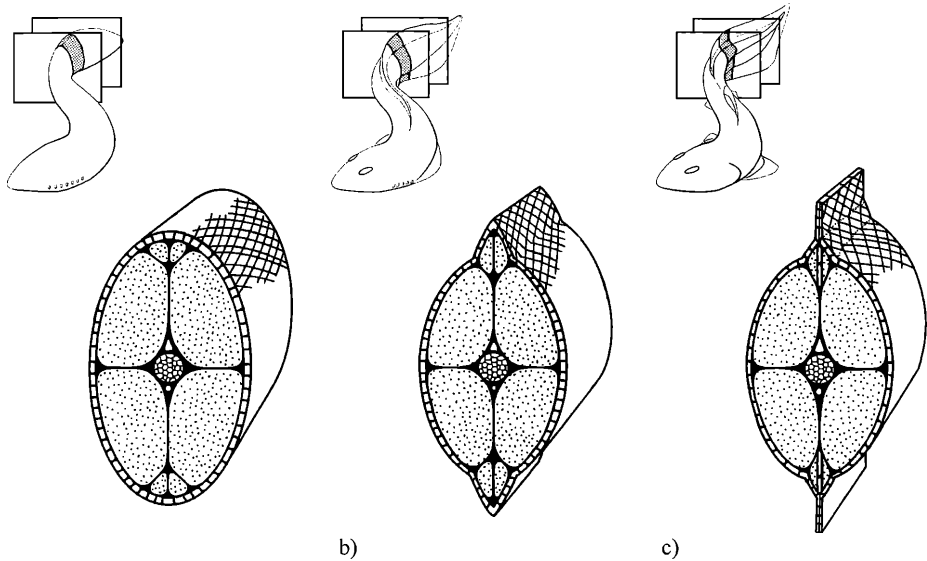


Abb. 3.13 Evolutionäre Entstehung der unpaaren Flossen (Querschnitte durch den Hinterkörper verschiedener Entwicklungsstadien caudal der Analöffnung): a) septal verspannte und dermal gestützte Ausgangskonstruktion, b) Kielbildung durch das Zusammenwirken von verspannenden Septen und dermalen Hartteilen, c) Entstehung interseptaler Hartteile (Radien) und Vergrößerung der Kiele durch distale Kammstruktur aus Doppelreihen dermalen Hartteile. Weitere Erläuterungen siehe Text.

Eine Verbesserung der Lokomotionsleistung kann im Hinterkörper durch die Bildung von die Antriebsflächen vergrößernden Kieeln erreicht werden (Abb. 3.13 b). Auf der Basis der dargelegten Verspannungskonstruktion besteht die Möglichkeit, diese sowohl im dorsalen als auch im ventralen Körperbereich zu erzeugen und auch aufrechtzuerhalten. Die Stabilisierung von Kieeln erfolgt durch das Zusammenwirken ventral bzw. dorsal liegender Längsseptenpaare mit dem daran anschließenden Teil, der durch dermale Hartteile gestützt-

ten Körperhülle und der darin eingeschlossenen Muskelfüllung. Verankert am medianen Septum hält das jeweilige distale Längsseptenpaar, unter Zugspannung stehend, die Knickfalte zwischen Kiel und Körper aufrecht. Die dermalen Hartteile verhindern ihrerseits das Zusammenstürzen der Kiele, indem sich die einzelnen Elemente gegeneinander abstützen. Auf diese Weise bleibt auch der sich innerhalb der Kiele befindliche Teil des medianen Septums unter Spannung.

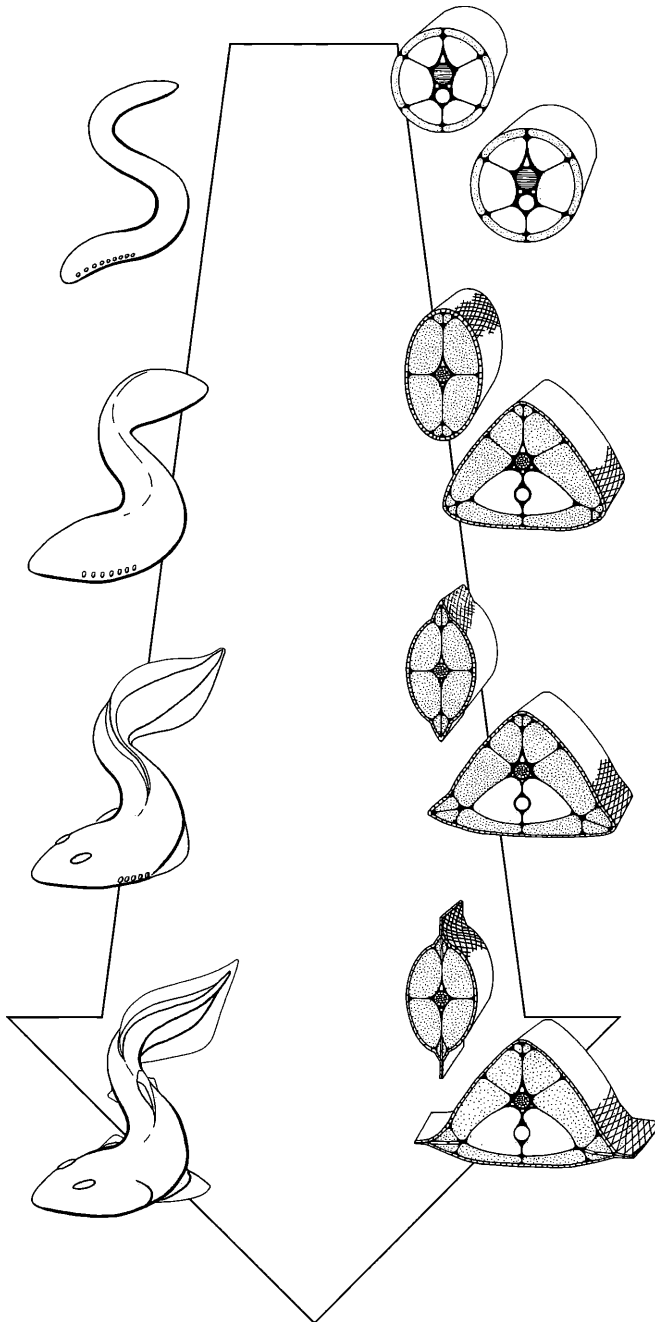


Abb. 3. 14 Ablaufmodell zur evolutionären Entstehung der Gnathostomen (links verschiedene Entwicklungsstadien, rechts Querschnitte durch den Vorder- und Hinterkörper): a) Frühe Chordaten-Konstruktion ohne dermale Hartteile mit kreisförmigem Querschnitt. b) Das Zusammenwirken von septalen Verspannungselementen und dermalen Hartteilen ermöglicht von der Kreisform abweichende Querschnitte. Der Vorderkörper flacht sich dorsoventral und der Hinterkörper lateral ab. Die Flüssigkeitskammern schließen sich zu einer einheitlichen Bauchcoelomkammer zusammen. Gleichzeitig verlagert sich der Nahrungsverarbeitungskanal. Untergliederung in die Körperabschnitte: Kopf, Rumpf und Schwanz. c) Entstehung von unpaaren Kielen im mittleren und hinteren Körperbereich und Abgliederung von ventrolateralen paarigen Kielen im Vorderkörperbereich (Brustflossen). d) In den Interseptalkanälen der Kielen entstehen serielle Skelettstäbe (Radien). Die dermalen Schalenelemente schieben sich distal über die Kielen hinaus, so daß Käämme aus doppelten Lagen dermalen Hartteile entstehen, die sich schließlich zu Doppelstäben (Flossenstrahlen) umgestalten. Vor der Analöffnung gliedern sich paarige Kielen ab (Bauchflossen).

Mit Hilfe der beschriebenen Verspannungsverhältnisse können sich zunächst wulstartige Kiele sukzessive als kohärente hydraulische Untereinheit aus der Antriebsmuskulatur ausgliedern und damit eine gewisse formative Autonomie gewinnen. Da die Muskulatur der Kiele in Myotome untergliedert ist, ergeben sich auch hier an den Schnittkanten der Myoseptenpaare mit dem medianen Septum interseptale Lücken. In diesen röhrenförmigen Kanälen besteht die Möglichkeit, blasige, tur-

gesente Zellen einzulagern, die, zusammen mit den Kollagenfasern der verspannenden Septen, eine hydraulische Hartschubstanz (Knorpel) bilden. Auf diese Weise können zwischen jedem Myoseptenpaar druckstabile Stäbe entstehen (Abb. 3.15). Interseptale Hartteile können sich jedoch nur dort etablieren, wo sie den für den Lebenserhalt notwendigen Bedingungen nicht im Wege stehen.

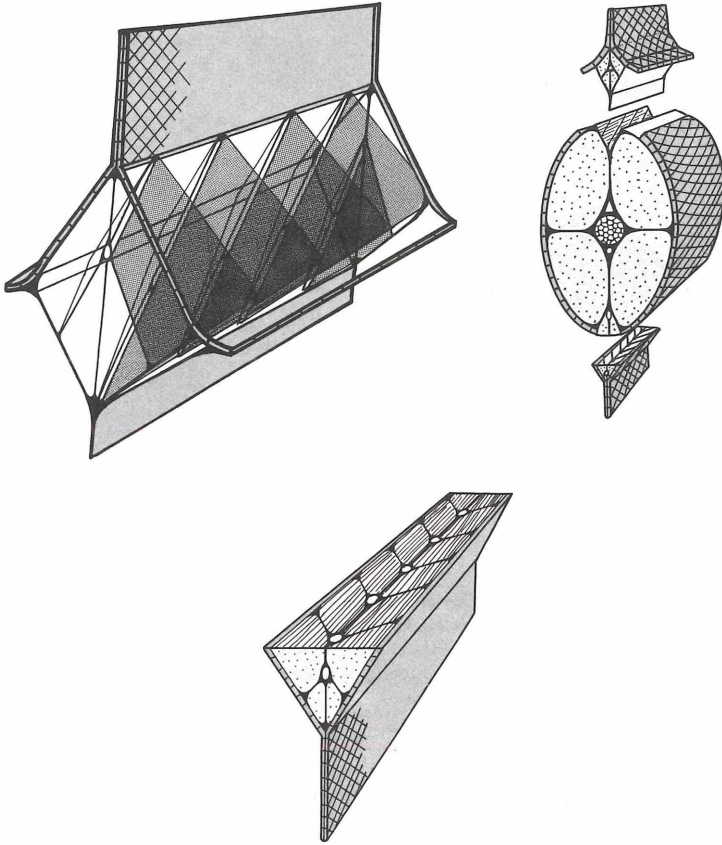


Abb. 3.15 Querschnitt durch den Hinterkörper einer Gnathostomen-Konstruktion caudal der Analöffnung. Skelettstäbe entstehen dort, wo durch das Aufeinandertreffen der unter Zugspannung stehenden Septen interseptale Kanäle aufgezogen werden.

Mit der Entwicklung stabförmiger interseptaler Hartteile in den Kielen ergeben sich neue konstruktive Möglichkeiten. So können die entstandenen Skelettelemente die abstützende Funktion der dermalen Hartteile übernehmen, wodurch letztere, aus diesem Zusammenhang weitgehend gelöst, vielfältigen Modifikationen unterliegen können. Daraus ergibt sich die Möglichkeit, daß sich das dermale Hartteilnetz von beiden Seiten distal über die Kiele hinauschiebt und damit einen dünnen Kamm bildet, der als Vergrößerung der Antriebsfläche genutzt werden kann (Abb. 3.13 c). Diese doppelte

Lage dermalen Hartteile kann sich auf der Basis ihrer regelmäßigen Gitterstruktur zu einer Reihe etwa senkrecht zur Längsachse orientierter dermalen Doppelstäbe (Flossenstrahlen) differenzieren, die aus einer Kette paarig angelegter Einzelelemente bestehen. Die erläuterten Entwicklungen führen zu einem kielartigen, mit einem Kamm versehenen Flossensaum, der die Grundelemente einer Fischflosse enthält: Radialen, Flossenstrahlen und Muskulatur. Dieser Flossensaum kann überall dort entstehen, wo die biomechanischen Verhältnisse den geforderten Minimalbedingungen entspre-

chen (Vorhandensein eines medianen Septums, serielle Myosepten, ein distales Längsseptenpaar und eine dermal gestützte Hülle).

Möglichkeiten zur Bildung interseptaler Hartteile sind auch außerhalb der Kiele gegeben, nämlich überall dort, wo Myoseptenpaare auf das mediane Septum treffen. Dementsprechend kann die Sagittalebene durch serial angeordnete, druckstabile Streben abgestützt werden, so daß das dermale Hartteilnetz der Körperhülle

von seiner formgebenden Funktion weitgehend befreit wird. Auch im Bereich des die Achsenstabilisierung umgebenden interseptalen Lückensystems können dort, wo Myosepten auftreten, in serialer Weise Hartteile entstehen, die als Vorstruktur für die Entwicklung einer Wirbelsäule angesehen werden können (Abb. 3.18 a). Diese können zur Bewegungsführung bei der Schlängelbewegung genutzt werden. Weitere Hartteilbildungen sind auch im transversalen Septum denkbar, sofern die Antriebsbewegung nicht gestört wird.

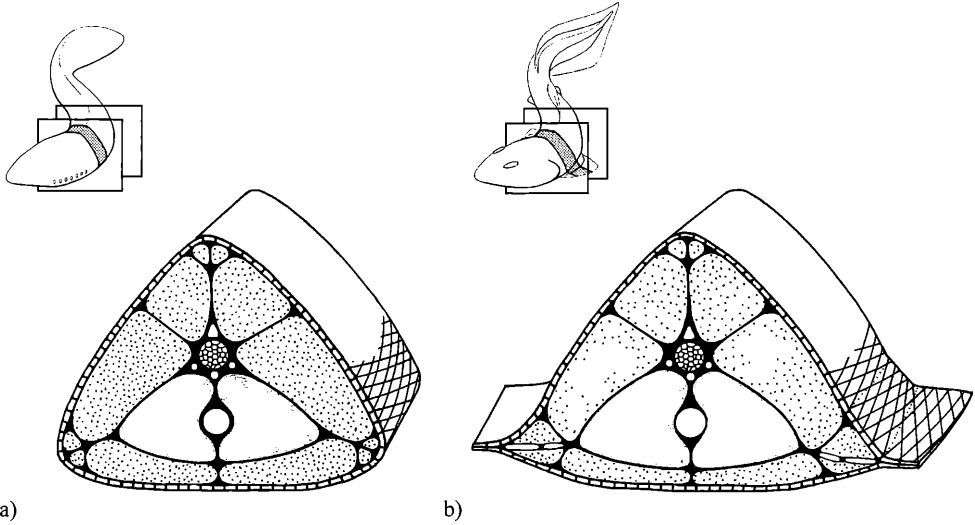


Abb. 3.16 Evolutionäre Entstehung der paarigen Flossen (Querschnitte durch den mittleren Körperbereich verschiedener Entwicklungsstadien): a) Septal gespannte und dermal gestützte Ausgangskonstruktion. b) Kielbildung durch das Zusammenwirken von verspannenden Septen und dermalen Hartteilen. Entstehung interseptaler Hartteile (Radien) und Vergrößerung der Kiele durch distale Kammbildung aus Doppelreihen dermalen Hartteile. Weitere Erläuterungen siehe Text.

3.3.2 Entwicklungen im mittleren Körperabschnitt

Anders als der Hinterkörper besitzt der mittlere Körperabschnitt einen nahezu gleichseitig triangulären Querschnitt. Auch hier wird die Form durch das Zusammenwirken interner Spannungsstrukturen, dermalen Hartteile und muskulärer Füllung erzeugt (Abb. 3.16 a). Die Muskulatur ist durch serielle Myosepten in Myotome untergliedert. Während der Hinterkörper durch die beiden senkrecht aufeinanderstehenden Längssepten (medianes u. transversales Septum) im Querschnitt in vier muskuläre Kammern geteilt wird, weist der mittlere Körperabschnitt acht Hauptkammern auf, von denen zwei auf die sich ventral des Achsenstabes befindliche paarige Bauchcoelomkammer entfallen. Die sechs verbleibenden, muskulären Kammern, die die Bauchcoelomkammer völlig umgeben, setzen sich aus

einem Paar dorsaler, einem Paar lateraler und einem Paar ventraler Kammern zusammen. Die dorsalen und lateralen Kammern entsprechen den dorsalen und ventralen Kammern des Hinterkörpers, mit denen sie jeweils eine longitudinal verlaufende Einheit bilden (epaxiale und hypaxiale Muskulatur). Die beiden Muskelgruppen werden auch hier durch das transversale Septum voneinander getrennt. Die beiden ventralen Kammern (Bauchmuskulatur) besitzen kein Äquivalent im Hinterkörperbereich, da sie erst cranial der Analöffnung auftreten. Sie werden von den lateralen Kammern durch die beiden ventrolateralen Längssepten getrennt, die jeweils in die basalen Körperecken ziehen.

Wie im Hinterkörper durchzieht die Sagittalebene ein medianes Septum, das den Rumpf in eine linke und rechte Hälfte teilt. In diesem Körperabschnitt wird jedoch nur dessen dorsaler Teil als Körperperspannung genutzt, während der ventrale Abschnitt, in dem sich der

Nahrungsverarbeitungskanal befindet, weitgehend von Zugkräften befreit ist²¹ Diese Entlastung wird dadurch erreicht, daß die in der Sagittalebene auftretenden Zugkräfte um die Bauchcoelomkammer über die Vermittlung der sie umhüllenden Septen (Bauchcoelomhülle) herumgeleitet werden. Der dorsale Teil der Bauchcoelomhülle, das transversale Septum sowie das mediane Septum konvergieren zentripetal auf den Achsenstab, wo sie ineinander übergehen, und durch die auf sie wirkende Zugkraft ein sternförmiger Kanal aufgezogen wird. Wo der dorsale Teil des medianen Septums auf den Achsenstab trifft und sich in das transversale Septum aufspaltet befindet sich eine trianguläre Lücke, in der das Neuralrohr liegt. In den Lücken, die durch die auf den Achsenstab auftreffende Bauchcoelomhülle und den ventralen Teil des medianen Septums entstehen, verlaufen größere Blutgefäße. Sämtliche Längssepten gehen peripher in die Körperhülle über.

Im mittleren Körperbereich besteht die Möglichkeit für eine Kielbildung, wie sie für den Hinterkörper beschrieben wurde, an allen drei Ecken des triangulären Querschnitts. Hier kann sich jeweils eine muskuläre Untereinheit zwischen den beiden dorsalen Hauptkammern sowie zwischen den lateralen und den ventralen Kammern einkleien. Bezogen auf die Fortbewegung ist die Bildung eines dorsalen Kiels als Vergrößerung der Antriebsfläche nur im Übergangsbereich zum Hinterkörper sinnvoll, wo der Querschnitt von der triangulären in eine hochovale Form übergeht. Im Gegensatz dazu ist die Entwicklung ventrolateraler Kieme als Vergrößerung der Auftriebsfläche nur im Übergangsbereich zum Vorderkörper effektiv, dort wo die Basis des Querschnittsdreiecks breit ist (Abb. 3.16 b). Eine Ausweitung der Kieme nach caudal würde außerdem die schlängelnde Antriebsbewegung behindern. Bezogen auf die strukturellen Bildungsbedingungen besteht jedoch entlang der lateralen Längsseptenpaare über die gesamte Länge der Ventralmuskulatur die Potenz zur Erzeugung ventrolateraler Kieme.

Gebildet und aufrechterhalten werden die ventrolateralen Kieme durch das Zusammenwirken der lateralen Längsseptenpaare, den daran anschließenden Teilen der durch dermale Hartteile gestützten Körperhülle und den darin eingeschlossenen muskulären Füllungen. Wie im Hinterkörper werden die Kieme an der Basis durch den Zug von Längsseptenpaaren zusammengehalten, wobei die dermalen Hartteilelemente, sich gegeneinander abstützend, ein Einstürzen der Kieme verhindern. Eine weitere Transformation zu flossenähnlichen Auftriebsstrukturen kann sich analog der für den Hinterkörper geschilderten Entwicklung von Flossensäumen vollziehen. Auch hier entstehen also zunächst durch dermale Hart-

teile stabilisierte Kieme, in denen sich in serialer Weise interseptale Stäbe entwickeln können (Abb. 3.16 b), durch die dann die biomechanische Vorbedingung geschaffen ist, dermale Doppelstäbe (Flossenstrahlen) zu entwickeln. Ab diesem Stadium soll von paarigen Flossen gesprochen werden. In den interseptalen Lücken, die sich entlang der jeweiligen Verzweigungsstellen der beiden lateralen Längsseptenpaare ergeben, können in serialer Weise an der Basis der einzelnen interseptalen Stäbe mehr oder weniger kugelförmige bis kuboide Hartteile gebildet werden (Abb. 3.17). Diese basalen Flosselemente können sich im Interseptalkanal des jeweiligen lateralen Längsseptenpaares longitudinal in beide Richtungen ausdehnen, so daß eine quer zu den interseptalen Stäben stehende segmentierte Basalstruktur entsteht, die von letzteren als Angelpunkt hebelmechanisch genutzt werden kann.

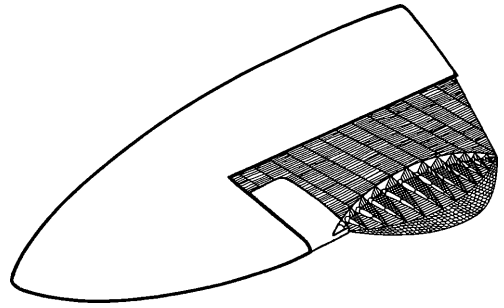


Abb. 3.17 Interseptale Hartteile in einem aus der Axialmuskulatur ausgegliederten ventrolateralen Kiel.

Die anfänglichen als Auftriebsstrukturen entstandenen paarigen Kieme können mit der Entwicklung der interseptalen Stäbe und der dermalen Doppelstäbe aufgrund der höheren Beweglichkeit zunehmend auch als Manövriehilfe genutzt werden. In diesem Zusammenhang wird die Bildung von paarigen Kiemen am caudalen Ende des Rumpfes sinnvoll. Im Zusammenwirken mit dem cranialen Kielpaar stabilisieren sie die Längsachse gegen Nickbewegungen (siehe Kapitel 2). Unter Verbesserung dieser Nutzungsmöglichkeit kann das caudale Kielpaar in gleicher Weise wie für die cranialen Kieme geschildert durch die beschriebenen strukturellen Veränderungen an Beweglichkeit gewinnen und sich damit zu paarigen Flossen, Brust- und Bauchflossen entwickeln. Indem die beiden Flossenpaare, gegeneinander hebelnd, sich wechselseitig als Angelpunkt (Raumanker, WAHLERT 1968) nutzen können, wird die Manövriehilfe weiter erhöht. Zur Erfüllung dieser Funktion sind nur zwei Flossenpaare notwendig. Weitere Flossenpaare entlang der lateralen Längsseptenpaare wären zwar denkbar, würden aber in diesem Zusammenhang keinen lokomotorischen Vorteil bringen, sogar aufgrund ihres Reibungswiderstandes mit dem Medium eher hinderlich sein.

²¹ Der in der Bauchcoelomkammer befindliche Teil des medianen Septums wird im weiteren Verlauf der Rekonstruktion auch als medianes Bauchcoelomseptum bezeichnet.

Interseptale Hartteile können im mittleren Körperabschnitt auch außerhalb der Kiele im dorsalen Teil des medianen Septums und in dem davon abzweigenden ventrolateralen Längsseptenpaar entlang der Schnittlinien mit den Myosepten entstehen (Abb. 3.18 b). Voraussetzung ist, daß die Fortbewegungsmechanik durch die Hartteile nicht behindert wird. Durch die paarige An-

ordnung der ventrolateralen Längssepten liegen die darin integrierten interseptalen Hartteile ebenfalls paarig vor. Wie im Hinterkörper bestehen auch in den Interseptalräumen um die Achsenstabilisierung Möglichkeiten zur Bildung serialer Hartteilelemente (Wirbelkörper).

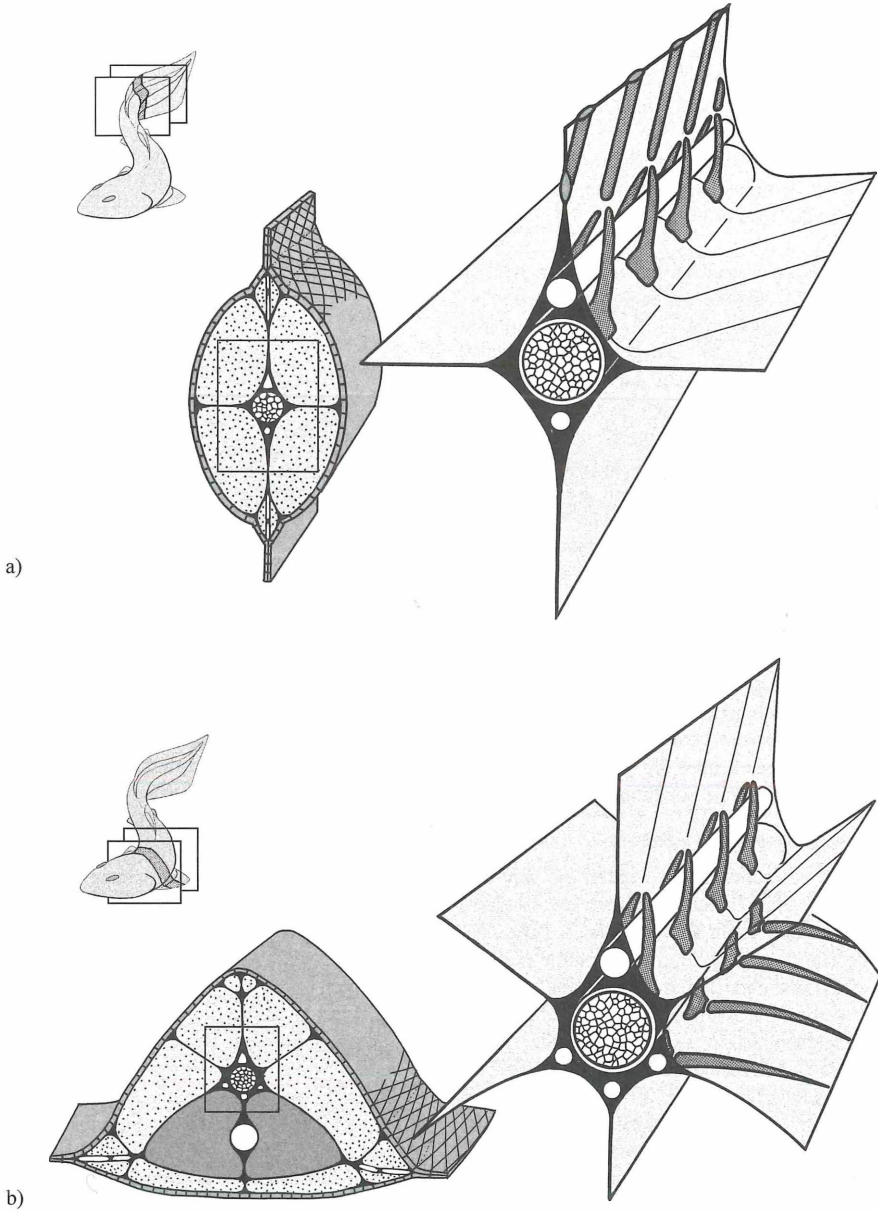


Abb. 3.18 Evolutionäre Entstehung des Axialskeletts: Querschnitte durch den Hinterkörper (a) und den Rumpf (b).

3.3.3 Entwicklungen im vorderen Körperabschnitt

Der Querschnitt des Vorderkörpers ist gleich dem Rumpf etwa triangulär, wobei die Querschnittsdreiecke, nach vorn immer kleiner werdend, bis zur vom Achsenstab gebildeten Körperspitze auslaufen. Die Querschnittsform wird prinzipiell über die gleichen Strukturen erzeugt, die auch den mittleren Körperabschnitt verspannen (Abb. 3.10 b). Im Gegensatz zum Rumpf befindet sich zwischen dorsalem und ventralem Muskelanteil anstelle der Bauchcoelomkammer der zu einer Nahrung aufnehmenden und sortierenden Mundhöhle umgestaltete, stark erweiterte, mit Ringmuskeln ausgestattete Nahrungsverarbeitungskanal mit seinen mit Ringmuskeln versehenen Abführkanälen. Diese liegen in serialer Weise in den interseptalen Lücken, die durch das Zusammentreffen der Myosepten und den jeweiligen ventrolateralen Längssepten gebildet werden. Die Ven-

tralmuskulatur endet cranial mit der schlitzförmigen Mundöffnung. Unweit der Körperspitze verläuft sie, von dermalen Hartteilelementen gestützt, quer zur Längsachse. Nach caudal verengt sich die Mundhöhle sehr stark, bevor sie im Übergangsbereich zum Rumpf auf die Bauchcoelomkammer trifft, wo sie dann in den Nahrungsverarbeitungskanal mündet. Direkt ventral von dieser Stelle befindet sich in einem im Längsschnitt dreieckigen Raum (Abb. 3.9) eine die Blutkreislaufpumpe einschließende Flüssigkeitskammer (Herzbeutel).

Die Mundhöhle ist als Flüssigkeitspumpe nutzbar, indem sie sich durch Kontraktion der sie umgebenden Ringmuskulatur verengen und durch den Zug der dorsalen und ventralen Körpermuskelanteile erweitern kann. Hierbei bildet das dermale Hartteilnetz ein Widerlager. Ein Wiedereinsaugen der ausgepreßten Flüssigkeit kann durch ein Ventil (z.B. Velum) am Eingang der Mundhöhle und je ein Ventil an den Ausgängen der Abführkanäle verhindert werden.

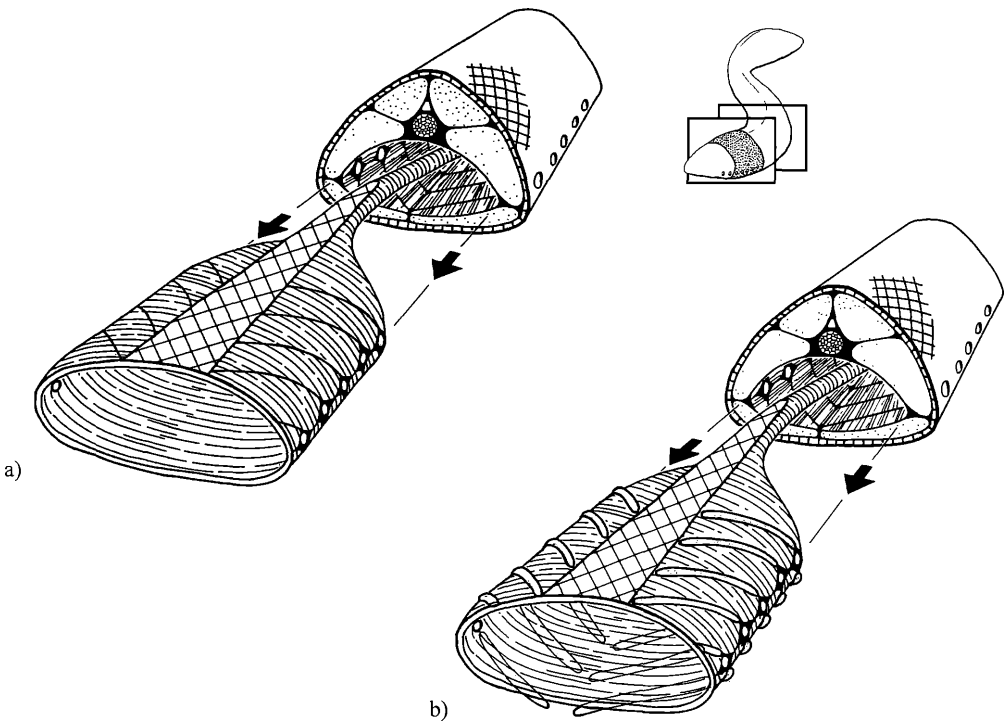


Abb. 3.19 Evolutionäre Entstehung der Kiemenspannen (Querschnitte durch den Vorderkörperbereich bei denen der zu einer Mundhöhle erweiterte Nahrungsverarbeitungskanal aus didaktischen Gründen nach vorn herausgezogen dargestellt ist): Konstruktion ohne (a) und mit Kiemenspannen (b).

Da die serialen Flüssigkeitskammern des Hydro-skelettstadiums mit der Entwicklung des Nahrungsaufnahmeapparates verdrängt wurden, liegen die Myotome in direktem Kontakt mit der Mundhöhle. In den einzelnen, in einer Zickzacklinie verlaufenden Interseptalkanälen, die durch das Aufeinandertreffen der serialen Myosepten und dem die Mundhöhle umhüllenden Septum gebildet werden, können gegeneinander gewinkelte druckstabile Stäbe entstehen (Abb. 3.19). Da diese dem Mundraum direkt aufliegen, stehen sie in Verbindung mit dessen Ringmuskulatur. Bei einer Kontraktion dieser Muskulatur werden die Stäbe jedes einzelnen Interseptalkanals stärker gegeneinander abgewinkelt, so daß sich der Mundraum verengt. Der so enggeführte Mundverschluß-Auspreß-Mechanismus kann durch Umgruppierung der Ringmuskulatur zu an den Stäben direkt ansetzenden Muskelsträngen und die damit verbundene Nutzung von Hebelkräften effektiviert werden (Abb. 3.20). Auch für den Mundöffnungs- bzw. Mundhöhlenerweiterungsmechanismus können die interseptalen Stäbe als Hebel genutzt werden, da sowohl der dorsale als auch der ventrale Körpermuskelanteil mit diesen in direkter Verbindung steht.

Spangen als Packapparat genutzt werden (Abb. 3.2, 3.21). Die am Mundrand befindlichen dermalen Hartteilelemente können sich in diesem Zusammenhang zu Festhalteinrichtungen (Zähnen) umwandeln.

Eine weitere Option, die sich aus dem Vorhandensein des interseptalen Spangenapparates ergibt, ist die Möglichkeit, die Abführkanäle als Respirationsräume zu Kiementaschen zu erweitern und deren Öffnungen zu Kiemenspalten auszudehnen. Dies steht im Zusammenhang mit einer Verlagerung der beiden Untereinheiten der Körpermuskulatur nach dorsal bzw. ventral. Bevor dies geschieht, kann eine lokale Verschmelzung von dermalen Hartteilen zur Bildung eines Kiemendeckels (Operculums) führen, der die Austrittsspalten unter sich birgt. Sind jedoch die dermalen Hartteile zu diesem Zeitpunkt schon in ihrer Größe reduziert, treten die Austrittsspalten offen zu Tage (realisiert bei den Chondrichthyes). Auf der Basis der genannten Veränderungen entsteht also eine Differenzierung in einen überwiegend respiratorischen Teil und einen überwiegend nahrungsaufnehmenden Teil. Letzterer kann sich durch die beschriebene funktionelle Trennung problemlos zu einem Kieferapparat entwickeln.

Die strukturellen Transformationsmöglichkeiten des Vorderkörpers werden außer von den Bedingungen, die der Nahrungsaufnahmeapparat an ihn stellt, von den Lokomotionsanforderungen bestimmt. Die Effektivierung des Schlingelantriebs sowie die Entwicklung einer breiten Auftriebsfläche führen, bezogen auf Biegebewegungen, zu einer Immobilisierung des Vorderkörpers, die evolutiv zunächst an der Körperspitze beginnt und dann sukzessive nach caudal fortschreitet. Auf dieser Basis kann es in bestimmten Bereichen zu großflächigen Verschmelzungen dermalen Hartteile kommen. Diese dürfen jedoch nicht den Mechanismus der Nahrungsaufnahme behindern. Solange also die dermalen Hartteilelemente für die Mundraummechanik gebraucht werden, können großflächige Verschmelzungen nur im dorsalen Teil des Vorderkörpers erfolgen. Dort besteht also die Möglichkeit der Bildung einer dermalen Schädelkapsel.

Da durch die Ruhigstellung des Vorderkörpers keine oder nur sehr geringe Biegekräfte auf die darin befindlichen Organe wirken, kann sich das Neuralrohr in diesem Bereich geradezu „aufblasen“. Durch diese massive Vergrößerung wird es als zentrales Reizverarbeitungssystem (Gehirn) nutzbar. Ebenfalls durch die Ruhigstellung können sich in den zahlreichen Interseptalräumen des verspannenden Bindegewebsnetzes turgeszente Zellen bilden, die zu einer inneren Verfestigung führen (Knorpel). Da sich diese Strukturen aufgrund ihres hydraulischen Aufbaus unabhängig von den Verspannungsstrukturen vergrößern, also wachsen können, ergeben sich neue konstruktive Optionen. Während vor dieser Entwicklung die Spitze des Achsenstabes zwangsläufig den Körperanfang markierte, besteht nun die

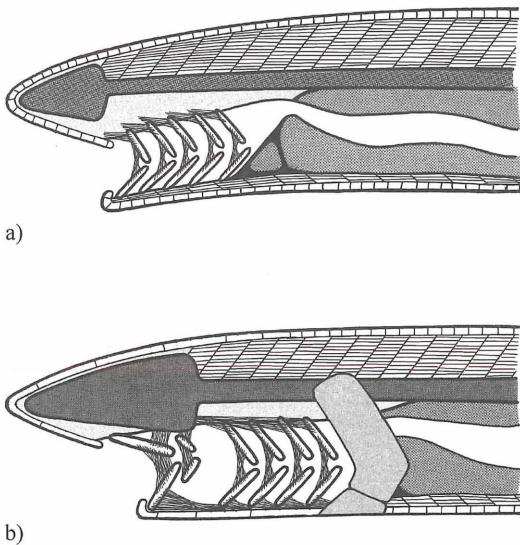


Abb. 3.20 Evolutionäre Entstehung des Kiefer-Kiemen-Apparates: Konstruktion mit einheitlichem Spangenapparat (a) und mit in Kiefer- und Kiementeil gegliedertem Spangenapparat (b). Erläuterungen siehe Text.

Durch das Auftreten des interseptal entstandenen, gegeneinander hebelnden Spangenapparates wird das dermale Hartteilnetz von seiner Funktion als Widerlager für die Muskulatur der Mundhöhlenmechanik befreit. Dermalen Hartteile können in diesem Bereich, nun davon unabhängig, umgebaut, unter Umständen sogar abgebaut werden. Außerdem können die vordersten interseptalen

Möglichkeit, Strukturen zu bilden, die über diese hinausragen. Auf diese Weise kann sich eine Knorpelkapsel (Neurocranium) bilden, die das entstandene zentrale Reizverarbeitungssystem umhüllt. Ist das der Fall, erhalten die dermalen Elemente neue Freiheitsgrade. Im Extremfall, der bei Haien realisiert ist, können diese bis auf kleine Reste (Hautzähne) abgebaut werden.

Durch die beschriebene Ruhigstellung und den neu gewonnenen Wachstumsmechanismus erhält der Vorderkörper, bezogen auf seine Transformationsfähigkeit, einen hohen Grad an Autonomie gegenüber den Spannungsstrukturen des Gesamtkörpers. Die ursprünglich seriale Gliederung wird daher zunehmend verwischt. Die zunächst in den Längssepten liegenden Reizleitungen, die Chemorezeptoren der Körperspitze mit dem vorderen Neuralrohr verbinden, können, nach der Verfestigung des Vorderkörpers, an Größe zunehmen und sich zu einem leistungsfähigen olfaktorischen Sinnesorgan differenzieren (Bulbi olfactorii). Ähnliches gilt für die Verbindungen zwischen den Lichtrezeptoren und dem entstehenden zentralen Reizverarbeitungssystem. Erst durch die Ruhigstellung ergibt sich die Möglichkeit, einen optischen Apparat zu entwickeln, der im Ergebnis durch das typische Wirbeltierauge repräsentiert wird.

3.3.4 Entwicklung der Gürtel

Mit dem Auftreten des interseptalen Spangenapparates und der damit verbundenen Entstehung einer Kiefer-Kiemens-Mechanik, die nicht mehr von der Beweglichkeit des dermalen Hartteilnetzes abhängig ist, ergeben sich nun auch im ventralen Körperbereich Möglichkeiten dermalen Verfestigungen. Die Verschmelzung dermalen Elemente zu Kiemendeckeln wurde schon erwähnt. Aber auch direkt caudal von diesen, im Übergangsbereich zum Rumpf, können solche Verschmelzungen stattfinden, die dann einen nach oben offenen U-förmigen dermalen Gürtel bilden (dermaler Schultergürtel, Abb. 3.20, 3.21). Dieser sollte dorsal nicht geschlossen sein, da sonst die Funktionstüchtigkeit der dort befindlichen dorsalen Muskulatur behindert würde, die, nach caudal bis in das Schwanzende reichend, Antriebsaufgaben erfüllt.

Die Entwicklung eines solchen Gürtels steht im Zusammenhang mit der Differenzierung der cranialen Ventralmuskulatur zu spezialisierten Kieferöffnern bzw. Mundraumerweiterern, so daß eine funktionelle Abgliederung von der restlichen Ventralmuskulatur erfolgt. Diese Abgliederung kann sich aber nur dann ergeben, wenn das Verspannungsprinzip der Ventralmuskulatur einen Bruch seiner homogenen Segmentierung im Übergangsbereich zum Vorderkörper mechanisch zuläßt.

Dies kann im genannten Übergangsbereich durch eine sich quer zur Längsachse entwickelnden Hartteilstruktur erfolgen, indem sie, medial mit der Verschmelzung von dermalen Elementen beginnend, sich sukzessive in lateraler Richtung ausbreitend, eine mechanische Trennung der beiden ventralen Körperabschnitte herbeiführt (3.21).

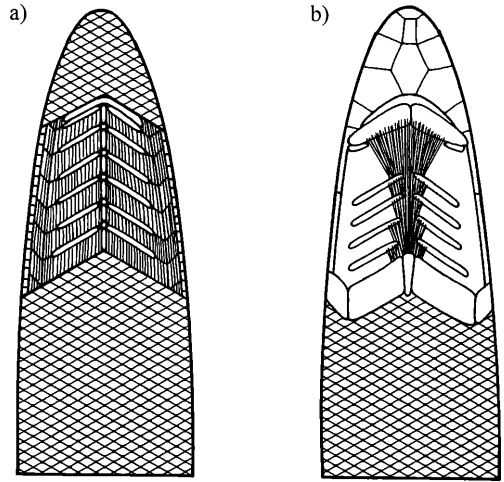


Abb. 3.21 Evolutionäre Entstehung des dermalen Schultergürtels und des Kiefer-Kiemens-Apparates (Vorderkörper von ventral): a) Gnathostomen-Vorläuferkonstruktion mit in die Ventralmuskulatur integrierten Kiemensspangen und gleichmäßiger Beschuppung b) Gnathostomen-Konstruktion mit in einen Packapparat und einen Kiemensapparat differenzierten Spangen und mit heterogenen dermalen Hartteilen (Schuppen, Schultergürtel-elemente und Schädelemente).

Die fortschreitende Entwicklung dieses ventralen Querbalkens bietet zunehmend eine Ansatzstelle sowohl für die Muskulatur der Kiefer und Kiemen, als auch für die Ventralmuskulatur des Rumpfes. Durch die Ausweitung der Kiementaschen und dem damit verbundenen Auseinanderweichen des dorsalen und des ventralen Teils der Körpermuskulatur, erweitert sich der vom Rumpf funktionell abgegliederte Bereich nach dorsal. Möglich wird diese Entwicklung durch eine nach dorsal fortschreitende Verschmelzung von dermalen Hartteil-elementen, die, von dem genannten ventralen Querbalken ausgehend, die mechanische Vorbedingung für eine solche Abgliederung schafft. Vom Rumpf erzeugte Zugkräfte können über die so entstandene dermale Gürtelstruktur aufgenommen und damit vom Kiefer-Kiemens-Apparat ferngehalten werden. Der entstandene dermale Gürtel überbrückt demnach die mechanische Schwachstelle zwischen Kopf und Rumpf. So erhält der viscerele Teil des Vorderkörpers einen hohen Grad an funktioneller sowie transformativer Autonomie.

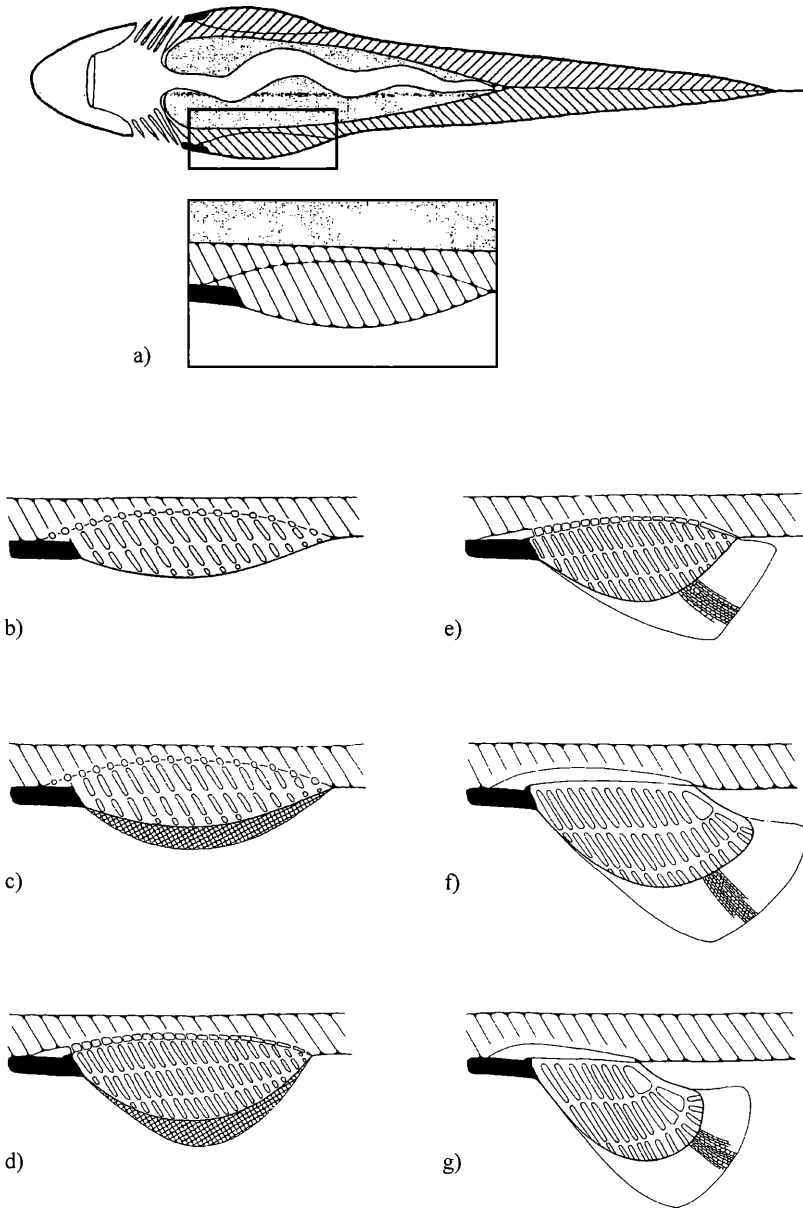


Abb. 3.22 Evolutionäre Differenzierung der Brustflossen unter Zunahme der Flossenbeweglichkeit (linke Brustflosse von dorsal): a) Segmental gegliederte Ausgangsflosse ohne Skelettelemente. b) Bildung gegliederter Skelettstäbe in den intersegmentalen Interseptalkanälen der Ausgangsflosse. c) Entstehung eines dermalen Kamms durch das Hinausschieben von Schuppenreihen über den distalen Flossenrand. d) Verengung der Flossenbasis durch Zusammenrücken der Skelettstäbe und Aufgabe der intersegmentalen Positionierung. Ausdehnung der Basalelemente in caudocranialer Richtung. e) Umbildung der den distalen Flossen- kamm bildenden Schuppen zu dermalen Doppelstäben (Flossenstrahlen, Lepidotrichia). f) Flexibilisierung der Flossen- hinterkante durch proximale Verschmelzung und distale Verzweigung von Skelettstäben. Verschmelzung der Basalelemente zu einem einzigen, auf der Innenseite des dermalen Schultergürtels ansetzenden Elements (endoskelettales Schultergürtелеlement). g) Weitere von caudal nach cranial fortschreitende Verengung der Flossenbasen und Flexibilisierung der Flossen- hinterkante durch proximale Verschmelzung und distale Verzweigung von Skelettstäben.

Es wurde schon erwähnt, daß die lateralen Längssepten des Rumpfes nach cranial direkt vor der letzten Kiemenöffnung in die Körperhülle übergehen. Da sich an dieser Stelle der dermale Gürtel befindet, besteht also eine direkte Verbindung zwischen lateralen Längssepten und Gürtel (Abb. 3.17, 3.22). Die im Interseptalkanal des jeweiligen lateralen Längsseptenpaares liegenden basalen Hartteilelemente der Brustflossen kommen damit in Kontakt mit der Innenfläche des dermalen Gürtels. An der Kontaktstelle können Teile der Basalstruktur aufgrund ihrer Wachstumsautonomie (Knorpelwachstum) entlang der Grenze zwischen Kopf und Rumpf sowohl nach dorsal als auch nach ventral auswachsen, so daß im Extremfall ein interseptaler Gürtel (endoskelettaler Schultergürtel) entsteht. Dieser kann den dermalen Gürtel unter bestimmten Bedingungen völlig ersetzen.

3.3.5 Differenzierung der paarigen und unpaaren Flossen

Bei der Ausgangsbrustflosse stehen die interseptalen Stäbe in segmentaler Anordnung quer zur Körperlängsachse (Abb. 3.17, 3.22 a), wobei sich die Flossenbewegungsmuskulatur, der Körpermuskulatur direkt aufliegend, dorsal und ventral von diesen befindet (Abb. 3.23 a). Sobald das dermale Hartteilnetz durch die Nutzung der interseptalen Stäbe als Flossenstützen von seiner abstützenden Funktion befreit wird, kann sich die Flosse als kraftschlüssige Untereinheit unabhängig von der Körpersegmentierung umgestalten. Daraus ergibt sich die Möglichkeit, die Kraftübertragung durch ein palladenartiges Zusammenrücken der Flossenstützen zu verbessern, so daß sie als Widerlager für den dermalen Flossenkamm genutzt werden können (Abb. 3.22 c-d). Die Segmentzugehörigkeit der Flossenstützen wird damit aufgehoben. Als Verbesserung der Kraftübertragung ist auch die schon erwähnte Verschmelzung der Basalelemente zu einer mit dem Schultergürtel kommunizierenden, quer zu den Flossenstützen stehenden Basalstruktur zu verstehen. Durch die genannten Veränderungen erhält die Brustflosse eine höhere Beweglichkeit, die bei der Fortbewegung zur Steuerung genutzt werden kann. Dabei geht der größte Lenkeffekt aus hydrodynamischen Gründen von den Flossenhinterkanten aus.

Eine Verbesserung der Manövrierfähigkeit läßt sich daher vor allem durch eine Flexibilisierung der Hinterkanten erreichen. Strukturell kann diese Flexibilisierung durch eine caudal beginnende und nach cranial fortschreitende Verschmelzung basaler Teile der Flossenstützen (Abb. 3.22 f, g), bei gleichzeitiger Cranialverlagerung der Flossenbewegungsmuskulatur, vollzogen werden (Abb. 3.23 b). Die Flossenstützen liegen damit nicht mehr als parallel zueinander angeordnete, senkrecht zur Körperlängsachse stehende Stäbe vor, sondern

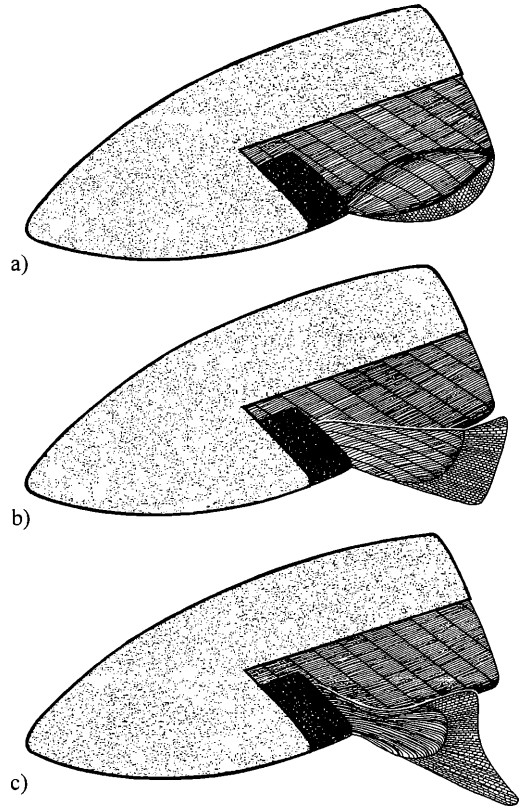


Abb. 3.23 Verengung der Brustflossenbasis und Umgestaltung der Flossenmuskulatur: a) Ausgangs-flosse mit segmental gegliederter und parallel zur Körperlängsachse verlaufender Flossenmuskulatur, b) Aufgabe der regelmäßigen Zuordnung zu den Körpersegmenten, c) Änderung des Faserverlaufs von einer caudocranialen in eine proximodistale Ausrichtung.

weisen vor allem im hinteren Flossenbereich in distaler Richtung Verzweigungen auf, so daß die distalen Enden nun nach caudolateral zeigen (Abb. 3.22 f, g). Die Flosse läßt sich daraufhin in caudaler Richtung auf- und abbiegen sowie in sich verwinden, was den Lenkeffekt drastisch verbessert. In diesem Zusammenhang verlagert sich die Flossenbewegungsmuskulatur, ihre Zugrichtung den veränderten Bedingungen angleichend, weiter nach cranial auf den Hinterrand und die Innenseite des dermalen Schultergürtels (Abb. 3.23 c). Dabei nutzt die Flossenbewegungsmuskulatur die durch das Auseinanderweichen der dorsalen und ventralen Körpermuskulatur entstandene keilförmige Lücke, die sich durch die Ausweitung der Kiementaschen des Vorderkörpers bis in den Bereich der Brustflossen ausdehnt.

Im Zuge der sukzessiven Verengung der proximalen Flossenstützen verkürzt sich auch die dazu quer stehende Basalstruktur (Abb. 3.22 f, g). Dies kann so weit gehen, daß sie nur noch als kleiner Vorsprung der Innenseite des Schultergürtels aufsitzt und über eine kleine

Gelenkfläche (Schultergelenk) den Kontakt zu den Flossenstützen herstellt. Solange die Brustflossen als Auftriebsorgane gebraucht werden, können sich zwar die Flossenstützen proximal verengen, die Flossen selbst müssen aber, ihrer Auftrieb erzeugenden Aufgabe entsprechend, zum Körper hin breit bleiben. Dadurch sind der Flexibilisierung der Brustflossen Grenzen gesetzt. Dazu kommt noch, daß eine Zunahme der Flossenbeweglichkeit zwangsläufig mit einer Erhöhung der mechanischen Freiheitsgrade verbunden ist, so daß der Aufwand, die Flossen unter Kontrolle zu halten, entsprechend ansteigt. Gerade für Flossen, die während der Fortbewegung ununterbrochen Auftrieb erzeugen müssen, scheint dieser zusätzliche Aufwand jedoch nicht gerechtfertigt, so daß sich ein struktureller Kompromiß zwischen nutzbringender Beweglichkeit und notwendiger Stabilität einstellt.

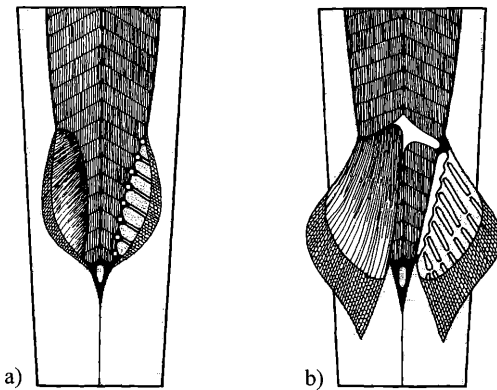


Abb. 3.24 Evolutionäre Entstehung des Beckens und Differenzierung der Bauchflossen (Analregion von ventral): a) Ausgangskonstruktion mit intersegmental angeordneten Skelettstäben und Basalelementen. b) Caudocraniale Verlängerung der Basalelemente und Verschmelzung zu einem einzigen Element. Entstehung einer endoskelettalen Querbrücke in einem Interseptalkanal der Ventralmuskulatur. Verlagerung der Flossenmuskulatur und Veränderung der Flossenform.

Da die Bauchflossen nur in Zusammenarbeit mit den Brustflossen als Steuer nutzbar sind, entwickeln sie sich strukturell nur so weit, wie es durch die Differenzierung der Brustflossen vorgegeben wird. Im Gegensatz zum Vorderkörper kann sich im Bereich der Bauchflossen kein Gürtel entwickeln, da dieser den Antriebsanforderungen im Wege stehen würde²². Die Flossenbewegungsmuskulatur kann zwar auch hier nach cranial wandern und entsprechend ihre Zugrichtung verändern, sie bleibt aber zu einem großen Teil der Körpermuskulatur aufliegen. Als skelettale Muskelansatzstellen können nur die beiden quer zu den Flossenstützen stehenden inter-

septalen Basalstrukturen genutzt werden. Weitere als Muskelansatzstellen nutzbare interseptale Hartteile können, da sie in der dorsalen Antriebsmuskulatur stören würden, ausschließlich im Bereich der Ventralmuskulatur entstehen (Abb. 3.24). Dort besteht die Möglichkeit, entlang der jeweils zwischen zwei benachbarten Myosepten liegenden Interseptalkanäle, einen senkrecht zur Körperlängsachse stehenden interseptalen Querbalken zu entwickeln, der die Ventralmuskulatur in Höhe der vorderen Flossenkante in ihrer ganzen Breite unterbricht. Auf dieser Struktur findet der dorsale Teil der nach cranial gewanderten Flossenbewegungsmuskulatur eine skelettale Ansatzstelle.

Gleichzeitig mit den beschriebenen Differenzierungen der paarigen Flossen, des Schultergürtels und des Vorderkörpers ergibt sich eine Umgestaltung des vertikalen Flossensaumes (Abb. 3.25). Möglich wird diese Entwicklung mit dem Auftreten interseptaler Stäbe und ihrer Nutzung als Flossenstützen. Aufgrund der durch die Entlastung des dermalen Hartteilnetzes erreichten Unabhängigkeit von den Körperverspannungsstrukturen können die Flossenstützen, wie im Fall der paarigen Flossen gezeigt, ihre segmentale Lage aufgebend zusammerrücken und damit die Kraftübertragung verbessern. Damit verbunden ist eine Verlagerung und Umstrukturierung der Flossenbewegungsmuskulatur. Aus diesem Zusammenhang ergibt sich die Möglichkeit, den vertikalen Flossensaum in einzelne, voneinander unabhängige unpaare Flossen zu untergliedern, die damit auch in unterschiedlicher Weise genutzt werden können. Da der Antriebsbeitrag des Flossensaums nach caudal zunimmt, ergibt sich durch die Untergliederung eine funktionelle Aufteilung in einen überwiegend Vortrieb erzeugenden hinteren Flossenbereich (Caudalflosse) und einen vorwiegend zur Steuerung bzw. Stabilisierung genutzten vorderen Abschnitt, der seinerseits wieder in einzelne Flossen mit verschiedenen Nutzungsaspekten unterteilt sein kann. Es ist anzunehmen, daß, solange kein hydrostatisches Organ existiert, zur Erfüllung dieser Funktionen mindestens drei solcher Einzelflossen vorhanden sein müssen, zwei dorsale (1. u. 2. Dorsalflosse) und eine ventrale (Analflosse). Die vordere dorsale Flosse befindet sich dann über dem Rumpf und dient vermutlich überwiegend der Stabilisierung von Rollbewegungen um die Längsachse, während die hintere dorsale Flosse und die ventrale Flosse, die sich beide caudal des Afters am Hinterkörper befinden, miteinander zusammenwirkend eher die Antriebsbewegung stabilisieren bzw. unterstützen. Entsprechend ihrer jeweiligen Nutzung können die genannten Flossen in unterschiedlichem Grad flexibilisiert werden, indem sich, wie bei den paarigen Flossen gezeigt, die Flossenstützen, caudal beginnend, an ihrer Basis verengen, während sie sich in distaler Richtung verzweigen (Abb. 3.22).

²² Bei Aufgabe des Schlangelantriebs kann es eventuell dazu kommen, wenn die Bauchflossen direkt zum Antrieb beitragen. Bei Fischen ist mir allerdings kein solcher Fall bekannt.

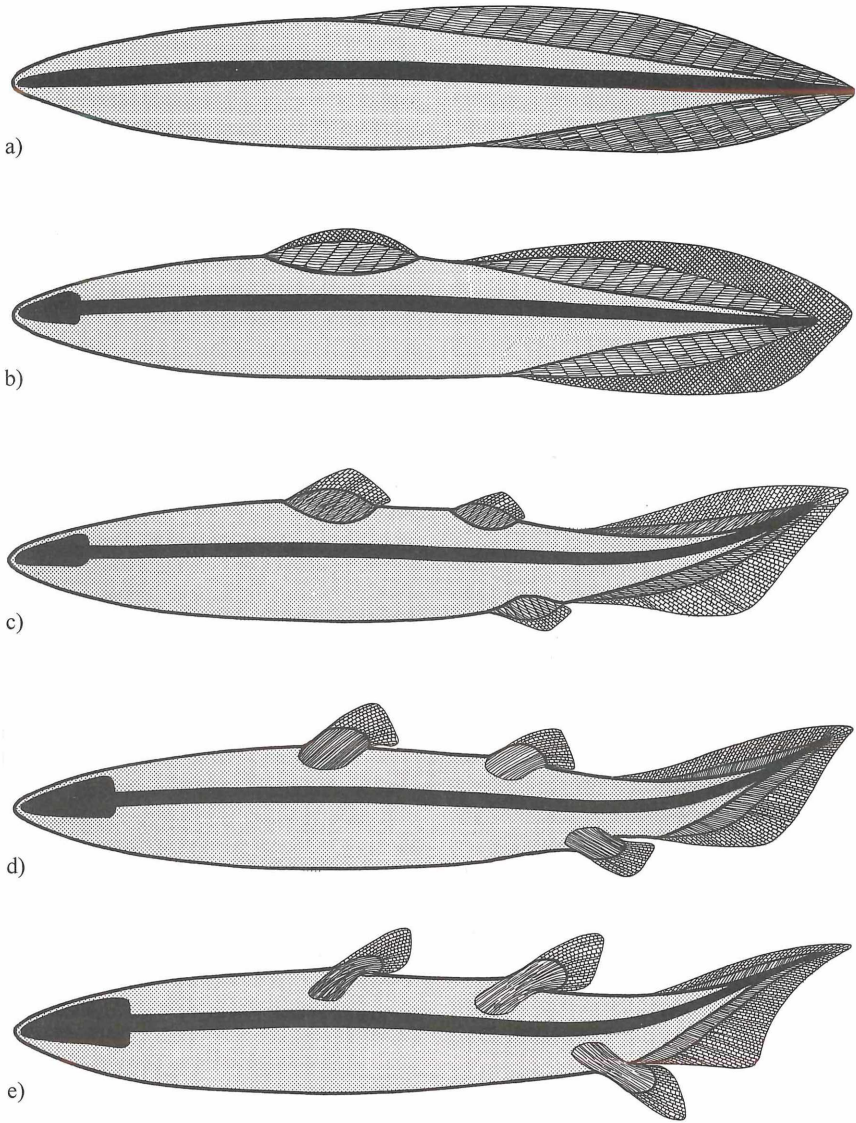


Abb. 3.25 Evolutionäre Entstehung und Differenzierung der unpaaren Flossen (von lateral): a) Ausgangskonstruktion mit dorsalem und ventralem Flossenkiel, dessen Muskulatur eine segmentale Gliederung aufweist. b) Untergliederung des dorsalen Flossenkiels in zwei einzelne Kiele (Dorsalis u. epichordaler Schwanzflossenteil). Entstehung dermaler Käämme durch das distale Hinausschieben von Schuppenreihen über die Kiele. c) Weitere Untergliederung der Kiele in zwei Dorsalia, eine Analis und eine Caudalis. Beginnende Epizerkie der Caudalis und Vergrößerung des hypochordalen Teils. Auflösung der segmentalen Gliederung der Flossenmuskulatur. Beginnende Verengung der Flossenbasen der Dorsalia und der Analis. Umbildung der Schuppen der distalen Flossenkäämme zu dermalen Doppelreihen (Flossenstrahlen, Lepidotrichia). d u. e) Weitere Verengung der Flossenbasen und zunehmende Epizerkie. Verlagerung des Verlaufs der Flossenmuskulatur von einer caudocranialen in eine proximodistale Ausrichtung.

Die sich am caudalen Ende des Flossensaumes differenzierende Antriebsflosse (Caudalflosse) besteht zu Anfang aus zwei Teilen, einem dorsalen und einem ventralen (Abb. 3.25 a). Bevor sich durch die Entstehung der Flossenstützen die Möglichkeit ergibt, das dermale Hartteilnetz nach distal über den Flossenkiel

hinauszuschieben, bildet der Achsenstab das caudale Körperende, so daß die beiden Flossensaumteile völlig voneinander getrennt bleiben. Tritt jedoch die genannte Entwicklung ein, kann das dermale Hartteilnetz über das caudale Ende des Achsenstabes hinausragen (Abb. 3.25 b), so daß die Antriebsfläche nach caudal und distal an

Flexibilität zunimmt, was sich wiederum positiv auf die Kraftübertragung auswirkt. Breitet sich der dermale Saum im Zuge einer Vergrößerung der Antriebsfläche nach dorsal und ventral aus, erhöht sich auch in diese beiden Richtungen die Flexibilität. Die Kraftvektoren zeigen damit nicht nur nach caudal sondern auch nach dorsal und ventral. Das bedeutet, daß, wenn einer der beiden Flossenteile sich weiter als der andere nach distal ausdehnt, ein Kräfteungleichgewicht entsteht, welches zu einer Antriebsbewegung in Richtung des weniger flexiblen Teils führt. Dieser Zusammenhang läßt sich für eine Auftriebszeugung im Hinterkörper nutzen, wenn der ventrale Antriebsflossenteil größer und flexibler ist als der dorsale (Abb. 3.25 b, c).

Mit den durch das Auftreten interseptaler Hartteile veränderten Verspannungsverhältnissen ergibt sich die Möglichkeit, den hinteren Körperabschnitt nach dorsal abzuwinkeln, so daß der größere und flexiblere ventrale Flossenteil in eine günstigere Position gerät (Abb. 3.25 c). Auf diese Weise untergliedert sich der ventrale Flossenteil in einen oberen, durch den Achsenstab stabilisierten Abschnitt und einen unteren, flexiblen Bereich (epizerke Schwanzflosse). Der dorsale Flossenteil liegt damit craniodorsal des nach oben gebogenen Achsenstabendes und kann damit, da er nur noch wenig zur Fortbewegung beiträgt, reduziert werden (Abb. 3.25 d, e). Sobald die Segmentzugehörigkeit der Flossenstützen aufgegeben werden kann, besteht die Möglichkeit, deren Position und Richtung den Antriebs- und Auftriebsanforderungen entsprechend zu verändern. So können diese Zusammenrücken und ein Widerlager für den sich zu Doppelstäben differenzierenden dermalen Saum bilden. Durch die dorsale Abknickung des Körperendes verlagern die Flossenstützen ihre ehemals senkrecht zur Körperlängsachse zeigende Ausrichtung in eine nach caudal weisende Position, wodurch sie nun über das Achsenstabende hinausragen können.

3.4 Vorbedingungen für die Entstehung von Sarcopterygier-Konstruktionen

Der bis hierhin evoluierte Gnathostomen-Konstruktionstyp besitzt vielfältige konstruktive Realisierungsmöglichkeiten, die schon während seiner Entstehung genutzt werden können. Der Körper ist jedoch zunächst generell gestreckt, wobei das Vorderteil breit und flach ist und zusammen mit den Brustflossen eine breite Auftriebsfläche bildet. Das Hinterteil ist dagegen lateral abgeflacht und bildet zusammen mit der epizerken Schwanzflosse eine große Antriebsfläche. Die Fortbewegung kann zunächst nur durch horizontale Körperbiegungen, also durch die Aktion der Körperachse, erfolgen (axiale Fortbewegung). Neben der epizerken Schwanzflosse existie-

ren generell drei weitere unpaare Flossen: zwei dorsale, eine im Bereich des Rumpfes (1. Dorsale) und eine caudal des Rumpfes (2. Dorsale), sowie eine ventrale, die sich caudal des Afters (Anale) befindet. Diese Flossen können zur Stabilisierung und zum Manövrieren genutzt werden. Dasselbe gilt für die paarigen Flossen, die auf maximaler Distanz zueinander stehen, die Brustflossen direkt hinter dem Kopf und die Bauchflossen am Ende des Rumpfes dicht vor der Analöffnung. Alle Flossen besitzen ein interseptales, vielgliedriges Flossenskelett, das an der Basis, also proximal, verengt ist und sich nach distal verzweigt, so daß die Flossenhinterkante gegenüber der Vorderkante beweglicher ist und Lenkbewegungen ausführen kann. Sowohl die Vielgliedrigkeit der Skelettelemente als auch deren Verzweigungsmuster können, je nach Gesamtkonstruktionstyp, in vielfältiger Weise strukturell verwirklicht sein. An den distalen Enden des Flossenskeletts setzen die als dicht nebeneinanderstehende Doppelstäbe vorliegenden Flossenstrahlen an, die sich nach distal verzweigen und über ihre gesamte Länge in einzelne Elemente untergliedert sind. Die an beiden Seiten des Flossenskeletts ansetzende Flossenmuskulatur ragt aus der Körperkontur heraus. Die Flossen sind, wie der Körper, zunächst generell von dermalen Hartteilen (Schuppen) bedeckt, die bis an die proximalen Enden der Flossenstrahlen reichen.

3.4.1 Transformationsmöglichkeiten mit hohem spezifischem Körpergewicht

Das dermale Hartteilnetz bildet zusammen mit den septalen Verspannungsstrukturen und der Körpermuskulatur eine hydraulische Antriebseinheit. Durch das vergleichsweise hohe Gewicht der für die Fortbewegung notwendigen Körperbeschuppung neigt die Konstruktion stark zum Absinken. Da die auf dem beschriebenen Konstruktionsniveau vorhandenen Auftriebsstrukturen von der Lokomotionsgeschwindigkeit abhängig sind, weil deren Wirkung mit sich verringernder Geschwindigkeit abnimmt, ist es ein Problem, langsam zu schwimmen, ohne gleichzeitig abzusinken. Bis zu einem gewissen Grad kann dem Absinken bei sich verringernder Lokomotionsgeschwindigkeit entgegengewirkt werden, indem der Anstellwinkel der Brustflossen durch die aktive Verstellung der durch die Verengung der Flossenbasis beweglichen Flossenhinterkanten erhöht wird. Dies geht aber nur bis zu dem Punkt, an dem die laminaire Umströmung der Brustflossen abreißt, und sich Turbulenzen bilden.

Eine Vergrößerung der als Tragfläche wirkenden Auftriebsstrukturen durch eine Verbreiterung und Abflachung des Vorderkörpers, bei gleichzeitiger Zunahme der Brustflossengröße, kann langsamere Lokomotionsgeschwindigkeiten bei Aufrechterhaltung des Auftriebs

ermöglichen. Diese strukturellen Veränderungen haben jedoch zur Konsequenz, daß die durch die Zunahme der Auftriebsfläche größer gewordene Körperoberfläche für erheblich mehr Reibung mit dem Medium sorgt. Dieser Umstand wirkt sich negativ auf die Lokomotionsökonomie bei hohen Fortbewegungsgeschwindigkeiten aus, da der Reibungswiderstand im Quadrat zur Geschwindigkeit wächst. Der Fortbewegungsaufwand kann demnach erheblich reduziert werden, wenn die Körperoberfläche inklusive der Flossenoberfläche klein gehalten wird, und die Körperform eine möglichst laminare Umströmung erlaubt. Dies ist bei der im Querschnitt kreisrunden Laminarspindel- oder Torpedoform mit kleinen Flossen der Fall. Bei dieser Körperform führt eine Verringerung der Lokomotionsgeschwindigkeit schon bei noch vergleichsweise hohen Geschwindigkeiten zu Auftriebsverlust. Auf dem beschriebenen Konstruktionsniveau mit hohem spezifischem Körpergewicht stehen also strukturelle Veränderungen, die eine ökonomische schnelle Fortbewegung erlauben, in direktem Gegensatz zu denen, die eine ökonomische langsame Fortbewegung ermöglichen. Sie schließen sich daher gegenseitig konstruktiv aus.

Um besonders langsam schwimmen zu können, müssen die Tragflächen entsprechende Ausmaße annehmen. Da eine weitere Verbreiterung des Vorderkörpers einschließlich der Brustflossen nicht ohne eine gleichzeitige Ausdehnung der genannten Strukturen nach caudal verwirklicht werden kann, geht diese Entwicklung auf Kosten der lateralen Beweglichkeit, was sich negativ auf den Antrieb auswirkt. Ein Ausweg aus diesem Dilemma ist, die Tragflächenvergrößerung anstelle einer Verbreiterung des Vorderkörpers durch eine Verlängerung der Schnauzenspitze zu bewirken. Durch die Entwicklung eines solchen den Auftrieb sichernden sowie stabilisierenden Rostrums bleibt der axiale Antrieb unbeeinflusst. Eine andere Möglichkeit, dem Dilemma zu entgehen, besteht in einem Wechsel des Antriebssystems, denn bei einer zunehmenden Brustflossenverbreiterung werden diese mehr und mehr als Antrieb nutzbar, indem sie undulierende Bewegungen ausführen. Der durch die Brustflossenverbreiterung zunehmend behinderte Axialantrieb kann schließlich zu Gunsten eines paraxialen Antriebs aufgegeben werden. Die Rückentwicklung zu einem Axialantrieb ist dann jedoch ausgeschlossen. Umgekehrt besteht aber auf der Basis einer Konstruktion mit einem Rostrum als Auftriebsstruktur die Möglichkeit, dieses sukzessive zu Gunsten eines undulierenden Brustflossenpaares wieder zu reduzieren und damit zu einem Paraxialantrieb überzugehen. Alternativ ist der Übergang zu einem paraxialen Antrieb auf der Basis einer mit Rostrum ausgestatteten Konstruktion auch durch eine Umwandlung der Brustflosse zu Unterwasserflügeln denkbar.

3.4.2 Verringerung des spezifischen Körpergewichts durch Abbau bestimmter Strukturen

Bei allen bisher dargestellten Transformationsmöglichkeiten wurde aufgrund des schweren dermalen Hartteilnetzes von einem im Vergleich zum Lokomotionsmedium hohen spezifischen Körpergewicht ausgegangen, auf dessen Basis sich die beschriebenen Transformationsmöglichkeiten ergeben können. Ein gänzlich anderer Weg, der Problematik des Absinkens zu entgehen, besteht in der Verringerung des spezifischen Körpergewichts. Da der Körper aus Strukturen unterschiedlicher Dichte besteht, kann dies grundsätzlich auf zwei verschiedene Weisen realisiert werden. Zum einen können solche Körperstrukturen, die eine hohe Dichte aufweisen, abgebaut werden, zum anderen können Strukturen mit geringer Dichte eingebaut werden. Im technischen Sinne entspricht das erste einem Abwerfen von Ballast, während das zweite einem Zuführen von Auftriebsmittel gleichkommt. Beides kann jedoch auch gleichzeitig stattfinden.

Eine Möglichkeit, Ballast abzuwerfen, besteht in der Reduktion des schweren dermalen Hartteilnetzes. Dies kann jedoch nur dann erfolgen, wenn zuvor konstruktive Veränderungen im myoseptalen Verspannungsprinzip stattgefunden haben, die das dermale Hartteilnetz von seiner mechanischen Aufgabe als bis dahin notwendiges Teil der Antriebseinheit befreien. Da über diese Zusammenhänge nach wie vor zu wenig bekannt ist, können die genauen Bedingungen für eine derartige Transformation nicht angegeben werden. Vermutlich ist es aber notwendig, daß die Myosepten in einem sehr flachen Winkel auf das den Körper umhüllende periphere Septum treffen, so daß die bei der Lokomotion auftretenden myoseptalen Zugkräfte kontinuierlich tangential in die Körperhülle übergeleitet werden. Die mechanische Bedeutung der dermalen Hartteile wird damit wirkungslos. Wenn die Antriebskräfte auf diese Weise übertragen werden, steht die Körperhülle immer als Ganzes unter Zugspannung, wodurch der gesamte Körper bei der Fortbewegung unter Druck gerät. Damit aber ein derartig pralles Antriebssystem entstehen kann, muß das myoseptale Verspannungsprinzip einen entsprechend komplexen Aufbau aufweisen, der die bei der Fortbewegung auftretenden Formveränderungen der Myotome so zuläßt, daß sie sich bei der Kontraktion nicht gegenseitig behindern. Die genauen Zusammenhänge sind dabei, wie gesagt, bislang unverstanden. Klar ist, daß ein derartig verspanntes Antriebssystem die transformativen Variationsmöglichkeiten der Körperform stark begrenzt.

Als Maßnahme der Gewichtsreduzierung kann neben dem Abbau des dermalen Hartteilnetzes auch eine Reduktion interseptaler Knochenelemente erfolgen. Die-

se können aber auch durch Hartteile geringerer Dichte, z.B. Knorpel, ersetzt werden. Auch hierbei sind die konstruktiven Zusammenhänge noch zu unverständlich, um Aussagen über die Bedingungen einer solchen Transformation formulieren zu können.

3.4.3 Verringerung des spezifischen Körpergewichts durch Auftriebskörper

Ein völlig anderer Weg, das spezifische Körpergewicht zu verringern, besteht, wie erwähnt, in der Entwicklung von Auftriebsmitteln. In Frage kommen vor allem Fette,

Öle und Gase. Diese können, je nach Konstruktion, vom Körper selbst produziert oder von außen aufgenommen werden. In beiden Fällen gibt es verschiedene strukturelle Realisierungsmöglichkeiten. In jedem Fall aber muß gewährleistet sein, daß der Vektor der Auftriebskraft möglichst durch den Körperschwerpunkt verläuft, da sonst ein Drehmoment auftreten würde, das den Körper aus seiner waagerechten Position bringen würde. Die Lage eines oder mehrerer Auftriebskörper ist daher keinesfalls beliebig. Unter Beachtung dessen lassen sich die verschiedenen Entwicklungsmöglichkeiten auf der Basis der jeweiligen Ausgangskonstruktion rekonstruieren. Hier soll jedoch nur der Weg verfolgt werden, der zur Entstehung von luftgefüllten Auftriebskörpern führt.

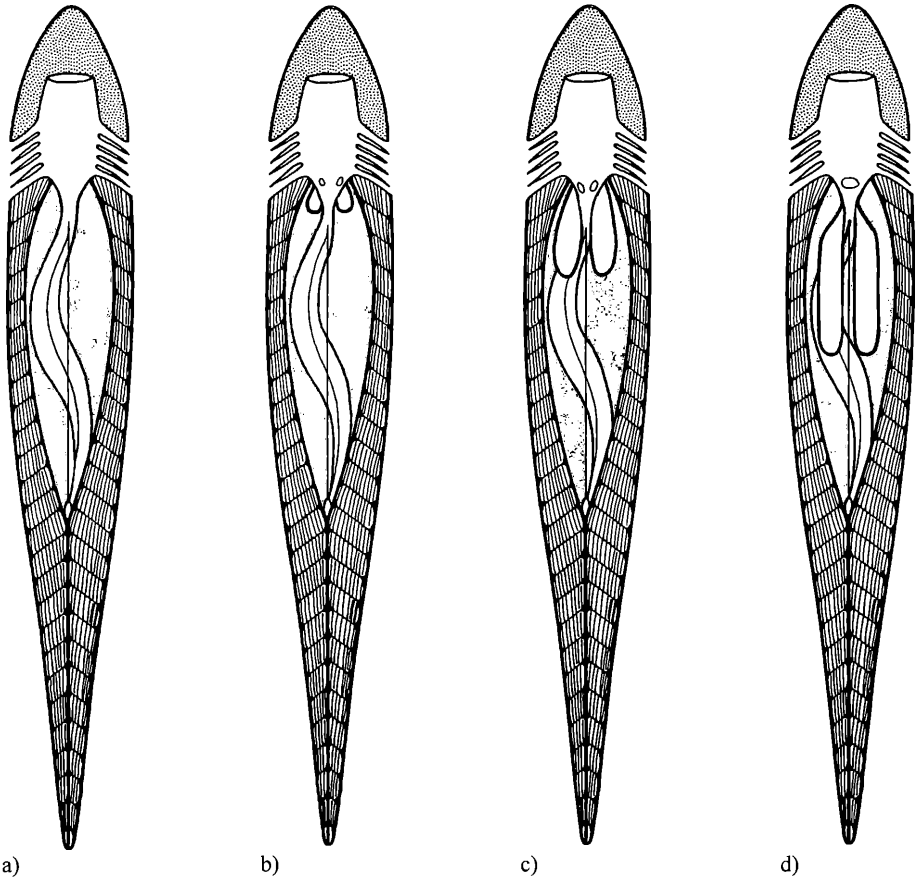


Abb. 3.26 Evolutionäre Entstehung von als Auftriebskörper nutzbaren, paarigen Luftsäcken (von dorsal): a) Ausgangskonstruktion bei der Luft im Schlundraum eingelagert wird. b) Caudoventrale Ausstülpung von paarigen Aussackungen in die Bauchcoelomkammer. c) Vergrößerung der Ausstülpungen zu Luftsäcken. d) Verschmelzung der beiden Öffnungen zu einem gemeinsamen Luftkanal. Weitere Erläuterungen siehe Text.

Luft kann von einer Gnathostomen-Konstruktion an der Wasseroberfläche durch die Mundöffnung aufgenommen und dann verschieden genutzt werden. Eine Nutzungsmöglichkeit besteht in der schon erwähnten Verwendung als Auftriebsmittel, eine andere in der Aufnahme von für den Stoffwechsel notwendigem Sauerstoff, der im Wasser in weitaus geringeren Mengen vorkommt als in der Luft. Wozu auch immer Luft von der Konstruktion genutzt wird, einmal aufgenommen erzeugt sie unausweichlich Auftrieb. Es ist also auch bei der Rekonstruktion einer respiratorischen Nutzung zu beachten, daß nur in bestimmten Körperbereichen Luft eingelagert werden kann, ohne ein unerwünschtes Drehmoment zu erzeugen. Umgekehrt darf eine Nutzung als Auftriebsmittel nicht den physiologischen Notwendigkeiten im Wege stehen. Grundsätzlich besteht die Möglichkeit der Einlagerung von Luft im gesamten Nahrungsverarbeitungskanal sowie in dessen Abführkanälen, also im Mundraum, in den Kiementaschen und im Darm. Die räumliche Begrenzung erstreckt sich demnach von der Mundöffnung bis zum caudalen Ende der Bauchcoelomkammer. Alle Strukturen sind gut durchblutet, was einer respiratorischen Nutzung nicht entgegensteht. In welchem Bereich und in welcher Menge Luft innerhalb der genannten Organe ohne negative Folgen eingelagert werden kann, hängt von den Eigenschaften der jeweiligen Konstruktion ab, also vom Körperschwerpunkt, der Struktur der betreffenden Organe und von der physiologischen Integrierbarkeit.

Auf dem beschriebenen Konstruktionsniveau ist die Luftmenge, die aufgenommen werden kann, ohne daß negative Folgen für die Fortbewegung und/oder die Nahrungsverarbeitung auftreten, sicherlich begrenzt. Überschüssige Luft kann jedoch bis zum Verschwinden der negativen Auswirkungen wieder ausgeführt werden. Die verbleibende Luft kann dann genutzt werden. Wird eine geeignete Luftmenge aufgenommen, gerät sie zunächst in den Mundraum, wo sie an die höchste Stelle des Munddaches steigt, die sich direkt vor dem Schlundverschluß befindet. Dort kann sie verbleiben oder verschluckt werden, wodurch sie dann in den Darm gelangt. Eine andere Möglichkeit besteht in der Umleitung in die beiden Kiementaschen, wo die Luft an die höchste Stelle des jeweiligen Kiementaschendaches steigt und dort gehalten werden kann. Bei dieser Möglichkeit müssen sich, um ein Drehmoment um die Körperlängsachse zu vermeiden, in beiden Kiementaschen etwa gleich große Luftmengen befinden. Dies ist leicht zu verwirklichen, indem soviel Luft durch die Kiemen geleitet wird, bis der obere Teil der Kiementaschen "überläuft" und der Überschuß durch die Kiemenöffnungen nach außen perlt. Da sich der Körperschwerpunkt auf dem bisherigen Konstruktionsniveau durch den schweren Schädel etwa im Schultergürtelbereich befindet, sind sowohl die Kiementaschen als auch das

Munddach günstige Bereiche für eine Luftenlagerung. Dasselbe gilt für verschluckte Luft, sofern sie im vordersten Darmabschnitt gehalten werden kann. Dies ist gewährleistet, da der Darm vom Schlundverschluß zunächst absteigt, und die Luft an der höchsten Stelle verbleibt. Die craniale Position der Luftenlagerung ist auch deswegen günstig, weil sich der Darm hier in der Medianebene befindet, und somit auch kein Drehmoment um die Längsachse erzeugt wird. In allen drei Fällen besteht die Option einer respiratorischen Nutzung.

Eine Ausweitung der luftgefüllten Bereiche führt bei den verschiedenen Einlagerungsorten zu jeweils einem anderen Ergebnis. Im Fall der Kiementaschen ist eine Erweiterung nur in die Bauchcoelomkammer hinein denkbar, vorausgesetzt das Verspannungsprinzip läßt einen entsprechenden Durchbruch zu. Die Aussackungen würden dann dorsal des Darmes beiderseits des medianen Septums liegen und mit getrennten Ausführgängen in die jeweilige Kiementasche münden. Bei einer Luftenlagerung in der Mundhöhle kann eine Aussackung ebenfalls nur in die Bauchcoelomkammer erfolgen (Abb. 3.26). Da sich in der Medianebene der Schlund befindet, kann ein Durchtritt in die Bauchcoelomkammer nur beiderseits ventrolateral von diesem erfolgen. Auf diese Weise entstehen paarige Aussackungen, die zunächst ventral des Darmes beiderseits des medianen Septums liegen. Die beiden Ausführgänge münden in diesem Stadium einzeln in den Schlundbereich. Durch die unmittelbare Nähe der beiden Mündungen zueinander kann es sekundär zu einer Verschmelzung zu einer gemeinsamen Mündung kommen. Die ventrale Lage der sich entwickelnden Luftkammern kann bei einer weiteren Ausweitung nach caudal nicht beibehalten werden, da hierzu Verankerungsstrukturen am Boden der Bauchcoelomkammer vorhanden sein müßten, die ein Abheben der luftgefüllten Kammern verhindern könnten. Wäre dies aber der Fall, würde die Konstruktion durch die zu weit ventral vom Schwerpunkt liegenden, als Auftriebskörper wirkenden Kammern bäuchlings gedreht werden. Beides kommt auf dem gegebenen Konstruktionsniveau nicht in Frage. Der caudale Teil der Luftkammern kann damit nur dorsal des Darmes beiderseits des medianen Septums liegen. Im dritten Fall, einer Luftenlagerung direkt caudal des Schlundverschlusses, würde eine unpaare Aussackung entstehen (Abb. 3.27). Da eine in dem betreffenden Darmabschnitt festgehaltene Luftblase zwangsläufig nach oben drückt, würde eine lokale Ausbeulung nur nach dorsal, also im Darmdach, Sinn machen. Durch die interseptale (retroperitoneale) Lage des Darmes kann eine Aussackung zwangsläufig nur zwischen die beiden Lagen des medianen Septums erfolgen. Die so entstandene unpaare Luftkammer liegt somit dorsal des Darmes und ventral der dorsalen Aorta innerhalb des medianen Septums.

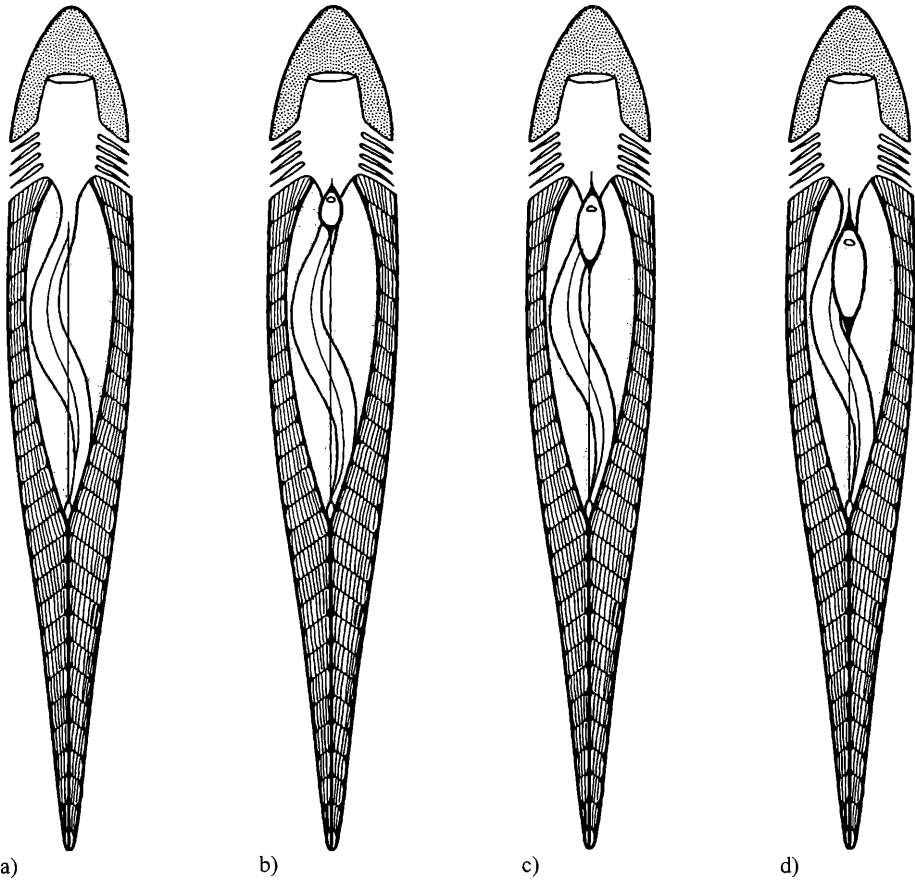


Abb. 3.27 Evolutionäre Entstehung eines als Auftriebskörper nutzbaren, unpaaren Luftsackes (von dorsal): a) Ausgangskonstruktion bei der Luft im Vorderdarm eingelagert wird. b) Dorsale Ausstülpung einer Aussackung in das mediane Bauchcoelomseptum. c u. d) Vergrößerung der Ausstülpung zu einem dorsal des Darmes im medianen Bauchcoelomseptum befindlichen Luftsack. Weitere Erläuterungen siehe Text.

Die auf die drei verschiedenen Weisen entstandenen Luftkammern können sowohl respiratorisch als auch als Auftriebskörper genutzt werden. Da in jedem Fall eine Verbindung zur Außenwelt besteht, kann die Füllmenge und damit auch die Auftriebswirkung variiert und auf die jeweils gegebenen Erfordernisse abgestimmt werden. Zur Füllung ist es allerdings notwendig, an die Wasseroberfläche zu gelangen.

3.4.4 Transformationsmöglichkeiten mit Auftriebskörpern

Mit der Entwicklung von Auftriebskörpern ergeben sich zahlreiche neue strukturelle Transformationsmöglichkeiten, die zwar als konstruktive Potenz vorlagen, bislang aber nicht realisierbar waren. Ohne Auftriebskörper kann die Konstruktion nur dann ohne abzusinken lang-

sam schwimmen, wenn der Körper so gestaltet ist, daß er bei der Fortbewegung Auftrieb erzeugt. Damit ist, aufgrund der geschilderten Zusammenhänge zwischen Körperform und Lokomotion, die Zahl der nutzbaren Körperformen beschränkt. Mit dem Auftreten von das Absinken verhindernden Auftriebskörpern ändert sich die Situation drastisch. Die Fähigkeit zur langsamen Fortbewegung, ohne dabei abzusinken, hängt nun nicht mehr von der Körperform ab, wodurch sich diese in vielfältiger Weise verändern kann. Davon ist auch der Kopf betroffen, dem durch seine nun geringere Einbindung in das Lokomotionssystem neue strukturelle Transformationsmöglichkeiten offenstehen. Die Epizerkie der Schwanzflosse kann prinzipiell aufgegeben werden, wodurch neue Flossenformen möglich werden. Ebenfalls ist eine Verbesserung der schnellen Dauerlokomotionsleistung, z.B. über eine Entwicklung zur Laminarspindel-form, nicht mehr mit einer Verschlechterung der Fähigkeit zur langsamen Fortbewegung verbunden.

Allgemein ergibt sich mit dem Vorhandensein eines hydrostatischen Organs die Möglichkeit, im Wasser schwebend zu stehen, ja sogar rückwärts zu schwimmen. Wendemanöver werden auf engstem Raum möglich. Damit ergibt sich die evolutive Option, die Manövrierfähigkeit in einer vorher nicht realisierbaren Weise zu optimieren. In diesem Zusammenhang können die paarigen Flossen, von ihrer Auftriebsfunktion befreit, größere Beweglichkeit erlangen. So wird die Fähigkeit der beiden Flossenpaare, sich gegenseitig als Hebelanker zu nutzen, verbessert. Die Bauchflossen können sogar, diesen Hebelarm verkürzend, entlang der Grenze zwischen Ventral- und Dorsalmuskulatur nach cranial bis in unmittelbare Nähe der Bauchflossen wandern. Ebenfalls können nun auch die vertikalen Flossen in weitaus größerem Maße Manövrieraufgaben übernehmen, indem sie nun die Möglichkeit haben, hohe Beweglichkeit zu erlangen und/oder ihre Position zu verlagern.

Mit zunehmender Beweglichkeit der Flossen können diese auch als Antriebsorgane genutzt werden. Damit entstehen neue Möglichkeiten paraxialer Antriebsformen. Die Realisierungsmöglichkeiten sind hierbei vielfältig. Während vor dem Auftreten von Auftriebskörpern nur die Brustflossen als paraxiale Antriebsorgane entstehen konnten, besteht nun die Möglichkeit, auch vertikale Flossen entsprechend zu transformieren. Eine solche Umstrukturierung kann je nach konstruktiver Vorbedingung an einer, mehreren oder an allen vertikalen Flossen gleichzeitig erfolgen, davon ist auch die Schwanzflosse nicht ausgenommen. Beim paraxialen Unterwasserflug müssen im Gegensatz zur Undulation grundsätzlich mindestens zwei Flossen als Paar zusammenwirken. Für die paarigen Flossen ist diese Bedingung immer erfüllt, für die vertikalen Flossen nur dann, wenn mindestens eine dorsale Flosse senkrecht über einer ventralen steht, und sie damit ein vertikales Flossenpaar bilden (zum Begriff des vertikalen Flossenpaares siehe WAHLERT 1968). Wieviele Flossenpaare sich in welcher Form zu einem Unterwasserflügel transformieren können, hängt von der jeweiligen Vorkonstruktion ab. Dementsprechend sind verschiedene strukturelle Realisierungsmöglichkeiten eines Unterwasserflügels denkbar.

Generell sind paraxiale Antriebssysteme sehr ökonomisch, da bei ihnen nur geringe Massen bewegt werden müssen, wenig innere Reibung auftritt und skeletale Hebelmechanismen genutzt werden können. Sie eignen sich damit besonders für Dauerfortbewegung bei vergleichsweise niedrigen Lokomotionsgeschwindigkeiten. Axiale Antriebe sind dagegen aufgrund ihrer hohen inneren Reibung und der großen bewegten Massen wesentlich aufwendiger, jedoch durch die mächtige Körpermuskulatur, bezogen auf Schnelligkeit, effektiver. Da sich die beiden Antriebssysteme für unterschiedliche, ja sogar gegensätzliche Fortbewegungszwecke eignen, können sie, ihre Aufgaben teilend, in verschiedene evolutionäre Richtungen ökonomisiert werden. Diese Aufgabentrennung erweitert in hohem Maße die Fortbewegungsmöglichkeiten. Wie zuvor schon erläutert, kann, solange ausschließlich der axiale Antrieb nutzbar ist, Beschleunigungsleistung und langsame Dauerlokomotion nicht gleichzeitig verbessert werden, da strukturelle Veränderungen, die sich positiv auf die eine Fortbewegungsform auswirken, für die andere von Nachteil sind und vice versa. Dieser konstruktive Widerspruch wird durch die Entwicklung eines paraxialen Antriebssystems wesentlich verringert.

Mit dem Auftreten paraxialer Antriebsorgane erhöht sich die Zahl der realisierbaren Körperformen drastisch. So werden extrem kurze, aber auch hochrückige Formen möglich, der Rumpf kann sogar völlig versteift werden und damit seine Antriebsfunktion verlieren, Körperanhänge können gebildet werden. Außerdem besteht die Möglichkeit, Fortbewegungsformen zu entwickeln, bei denen sich die Körperachse nicht mehr in der horizontalen Ebene befindet, sondern im Extremfall senkrecht zu dieser steht (z.B. Seepferdchen). Durch die Immobilisierung des Rumpfes ergeben sich auch für den Kopf Transformationsoptionen, die, bezogen auf den Nahrungsaufnahmeapparat, neue evolutionäre Wege eröffnen. Die genannten konstruktiven Möglichkeiten, die letztlich durch die Entwicklung von Auftriebskörpern ausgelöst werden können, sind außerordentlich vielfältig. Unermeßlich ist daher die Zahl der rekonstruierbaren Konstruktionstypen und deren evolutionären Entwicklungswege. Verfolgt werden soll hier nur der Weg, der zu Sarcopterygier-Konstruktionen führt.

Kapitel 4

Die Sarcopterygier-Konstruktionen und ihre Entstehung

Der Begriff „Sarcopterygii“ geht auf ROMER (1955) zurück. Er umfaßt die Gruppe der Crossopterygii HUXLEY, 1861 und der Dipnoi MÜLLER, 1844. ROMER schlug diese Bezeichnung vor, um damit den alten Begriff „Choanichthyes“ (ROMER 1937) bzw. „Choanata“ (SÄVE-SÖDERBERGH 1933, 1934) abzulösen, der seiner Meinung nach nicht adäquat sein kann, da zu dieser Kategorie auch choanenlose Formen gezählt werden. Die Bezeichnung „Sarcopterygii“ bezieht sich auf die weit auf das Flossenendoskelett reichende Muskulatur der paarigen Flossen. Damit stellt ROMER die „fleischflossigen“ Sarcopterygier (fleshy-finned fishes) den „strahlenflossigen“ Actinopterygiern (ray-finned fishes) begrifflich gegenüber. Dabei wird jedoch übergangen, daß die Flossenmuskulatur auch bei den Polypteriformes (Brachiopterygii) und bei den Chondrichthyes weit auf das Endoskelett der paarigen Flossen reicht. Dies wird auch von STARCK (1978, S. 103) kritisiert, der die Zusammenfassung von Crossopterygiern und Dipnoern nicht akzeptiert. Tatsächlich ist die ROMERSche Definition sehr schwammig. Man muß schon von der Einzigartigkeit der Sarcopterygier als natürliche Gruppe überzeugt sein, um die Definition akzeptieren zu können. Dennoch hat sich der Begriff der Sarcopterygii in zahlreichen Lehrbüchern und Standardwerken durchgesetzt (z.B. VOROBYEVA & OBRUCHEV 1964, MILES 1977, GRZIMEK 1980, CZIHAK et al. 1981, YOUNG 1981, WALKER 1987, HILDEBRAND 1988, CARROLL 1988, 1993, POUGH et al. 1989, CHALINE 1990, STORCH & WELSCH 1991, BENTON 1993 a, MOYLE & CECI 1996). Hierbei werden die Sarcopterygii im allgemeinen als Unterklasse der Osteichthyes aufgefaßt.

SCHULTZE (1986, S. 39) definiert die Kategorie der Sarcopterygii über folgende Merkmale: „Dipnoans are osteichthyans, and are the sister group of crossopterygians (actinistians, onychodontiforms, porolepiforms,

osteolepiforms, and including tetrapods). They share with crossopterygians the following derived features: anocleithrum, connection between the preopercular and infraorbital sensory lines, true enamel on teeth, cosmine, sclerotic ring with more than four plates, submandibular series, archipterygium, and process of endochondral bone formation. These features characterize the sarcopterygians (crossopterygians and dipnoans), whereas the intracranial joint, double headed hyomandibula, and three extrascapulae are synapomorphies of crossopterygians“ Auch wenn bei dieser Definition die Tetrapoden taxonomisch in die Kategorie der Sarcopterygii fallen, werden selbst von SCHULTZE (1993) in „The Fossil Record 2“ unter dem Begriff nur die von ihm als „piscine Sarcopterygier“ bezeichneten Formen im Rahmen der Osteichthyes, unter Ausschluß der Tetrapoden, aufgeführt.

Über die Zusammenfassung der Crossopterygii und Dipnoi in eine gemeinsame systematische Einheit besteht keineswegs Einigkeit. So gab und gibt es immer wieder Gegner dieser Kategorie. So schreibt BERG (1958, S. 81): „ROMER und andere Autoren sind geneigt, die Crossopterygii und Dipnoi als Choanichthyes zusammenzufassen und den Actinopterygii gegenüberzustellen. Die Ähnlichkeiten zwischen den Crossopterygii und Dipnoi beruhen jedoch auf einer Konvergenz“ Dazu auch LEHMAN (1966, S. 244): „On peut évidemment réunir les Dipneustes et les Crossoptérygiens *sensu stricto* sous l'appellation de *Sarcopterygii* (Poissons à nageoires charnues par opposition aux *Actinopterygii*; Romer, 1955) mais ce terme masque le fait que, d'après nos connaissances actuelles, les Dipneustes et les Crossoptérygiens même les plus archaïques sont déjà très différents“ Oder auch JARVIK (1980 a, S. 428): „The term Sarcopterygii is just as inadequate as the term Choanichthyes and because it, moreover, is both unnecessary and misleading it is to be rejected“ Aufgrund

der genannten Kritikpunkte findet der Begriff in zahlreichen Lehrbüchern keine Verwendung (z.B. GRASSÉ 1958, MOY-THOMAS & MILES 1971, STARCK 1978, MÜLLER 1985, FIEDLER 1991).

Genauso unterschiedlich gehandhabt wie die Zusammenfassung der Crossopterygii und Dipnoi ist auch die Frage, ob letztere beiden Kategorien, vor allem die der Crossopterygii, sinnvoll sind. Verschieden sind auch die Meinungen, welche Formengruppen zu den Crossopterygii bzw. Dipnoi gezählt werden und welchen taxonomischen Rang diese besitzen. Unsicher ist hier vor allem die Stellung der Onychodontidae (Onychodontiformes, Struniiformes). Die unter diesem Begriff zusammengefaßten Formen besitzen nach JESSEN (1966 a, b) keine „Fleischflossen“, und ihre Zuordnung zu den Crossopterygiern beruht letztlich auf dem Besitz eines Intracranialgelenkes, einem Merkmal, das auch bei Nicht-Crossopterygiern auftritt. Dazu schreibt JARVIK (1980 a, S. 203): „The reason why these three groups [Porolepiformes, Osteolepiformes, Coelacanthiformes], and a fourth, the Struniiformes (including the family Onychodontidae), which has been added after 1942 (Jessen, 1966, 1967), hitherto have generally been classified as crossopterygians is that they have an intracranial

joint. However, during the last few years it has become increasingly clear that this joint is a primitive character and because classification is to be based on shared specialisations the term Crossopterygii has been rejected as have also the terms Rhipidistia and Actinistia (Jarvik, 1972).“ Es stellt sich hier also die Frage, ob es sinnvoll ist, die Onychodontiden (Struniiformes) in die Kategorie der Sarcopterygii respektive Crossopterygii zu stellen bzw. an der Kategorie der Crossopterygii festzuhalten. Zu ähnlichen Konsequenzen wie JARVIK gelangen auf jeweils unterschiedlicher Grundlage auch ROSEN et al. (1981), CHANG (1991) und AHLBERG (1991 a), die ebenfalls nicht nur die Kategorie der Crossopterygii, sondern auch die der Rhipidistii auflösen. Da sich die uneinheitliche taxonomische Zuordnung bis auf das Familienniveau fortsetzt, ist oft schwer nachvollziehbar, welche Organismen unter der jeweiligen Kategorie verstanden werden. Als extremes Beispiel kann hier die Familie der Rhizodontidae angesehen werden, in der bei JARVIK (1980 a) völlig andere Fossilien als bei ANDREWS & WESTOLL (1970 b) zusammengefaßt werden. Insgesamt haben sich die Bezeichnungen und Kategorisierungen für die als „Sarcopterygier“ bezeichneten Formen seit dem 19. Jahrhundert immer wieder geändert, so daß es zahlreiche Synonyme bis in die höchsten taxono-

Liste 4.1*

Dipnoiiformes CLOUTIER, 1993 (in SCHULTZE):

Diabolepididae SCHULTZE, 1993: *Diabolepis* CHANG & YU, 1984 (1987)

Uranolophidae MILES, 1977: *Uranolophus* DENISON, 1968

Dipnorhynchidae BERG, 1940: *Dipnorhynchus* JAEKEL, 1927, *Speonesydrium* CAMPBELL & BARWICK, 1983

Dipteridae OWEN, 1846: *Dipterus* SEDGWICK & MURCHISON, 1829, *Pentlandia* WATSON & DAY, 1916, *Rhinodipterus* GROSS, 1956, *Chirodipterus* GROSS, 1933

Rhynchodipteridae BERG, 1940: *Rhynchodipterus* SÄVE-SÖDERBERGH, 1937, *Soederberghia* LEHMAN, 1955, *Griphognathus* GROSS, 1956

Gnathorhizidae MILES, 1977: *Gnathorhiza* COPE, 1883, *Monongahela* LUND, 1970

Ctenodontidae WOODWARD, 1891: *Ctenodus* AGASSIZ, 1838, *Tranodis* THOMSON, 1965

Sagenodontidae ROMER, 1966: *Sagenodus* OWEN, 1867, *Straitonia* THOMSON, 1965, *Megapleuron* GAUDRY, 1881, *Proceratodus* ROMER & SMITH, 1934

Phaneropleuridae HUXLEY, 1861: *Phaneropleuron* HUXLEY, 1859, *Scaumenacia* TRAQUAIR, 1893

Fleurantiidae BERG, 1940: *Fleurantia* GRAHAM-SMITH & WESTOLL, 1937, *Jarvikia* LEHMAN, 1955, *Oervigia* LEHMAN, 1955, *Andreyevichthys* KRUPINA, 1987

Uronemidae TRAQUAIR, 1890: *Ganopristodus* TRAQUAIR, 1881

Conchopomidae BERG, 1940: *Conchopoma* KNER, 1868

Ceratodontidae GILL, 1872: *Ceratodus* AGASSIZ, 1838, *Gosfordia* WOODWARD, 1890, *Neoceratodus* CASTELNAU, 1876, *Asiatoceratodus* VOROBYEVA, 1967, *Paraceratodus* LEHMAN et al., 1959

Lepidosirenidae BONAPARTE, 1841: *Lepidosiren* FITZINGER, 1837, *Protopterus* OWEN, 1839

Porolepiformes JARVIK, 1942:

Porolepididae BERG, 1940: *Porolepis* WOODWARD, 1891, *Heimania* ØRVIG, 1969

Holoptychiidae OWEN 1860: *Glyptolepis* AGASSIZ, 1841, *Holoptychius* AGASSIZ, 1839, *Quebecius* SCHULTZE, 1973, *Laccognathus* GROSS, 1941

Powichthyidae JESSEN, 1980: *Powichthys* JESSEN, 1975

Youngolepididae GARDINER, 1984: *Youngolepis* CHANG & YU, 1981

Fortsetzung Liste 4.1

Osteolepiformes JARVIK, 1942:

- Canowindridae** YOUNG et al., 1992: *Canowindra* THOMSON, 1973, *Beelarongia* LONG, 1987, *Koharalepis* YOUNG et al., 1992
Megalichthyidae VOROBYEVA, 1977: *Megalichthys* AGASSIZ in HIBBERT, 1835, *Ectosteorhachis* COPE, 1880, *Mahalalepis* YOUNG et al., 1992, *Megistolepis* OBRUCHEV, 1955, *Lohsania* THOMSON & VAUGHN, 1968
Tristichopteridae COPE, 1889: *Eusthenopteron* WHITEAVES, 1881, *Tristichopterus* EGERTON, 1861, *Eusthenodon* JARVIK, 1952, *Platycephalichthys* VOROBYEVA-LOCHINA, 1959, *Hyeria* THOMSON, 1968, *Jarvikinia* VOROBYEVA, 1977, *Spondichthys* JARVIK 1985, *Marsdenichthys* LONG, 1985, *Madageria* JOHANSON & AHLBERG, 1997, *Cabonnichthys* AHLBERG & JOHANSON 1997
Osteolepididae COPE, 1889: *Osteolepis* AGASSIZ, 1835, *Thursius* TRAQUAIR, 1888, *Latvius* JARVIK, 1948, *Callistiopterus* THOMSON & HAHN, 1968, *Gogonasmus* LONG, 1985, *Gyroptychius* McCOY, 1848, *Glyptopomus* AGASSIZ, 1844, *Kenichthys* CHANG & ZHU, 1993, *Chrysolepis* LEBEDEV, 1983
Rhizodopsidae BERG, 1940: *Rhizodopsis* YOUNG, 1866
Rhizodontidae TRAQUAIR, 1881: *Strepsodus* YOUNG, 1866, *Rhizodus* OWEN, 1840, *Screbinodus* ANDREWS, 1985, *Sauripterus* HALL, 1843, *Barameda* LONG, 1989, *Notorhizodon* YOUNG et al., 1992
Elpistostegidae ROMER, 1947: *Panderichthys* GROSS, 1941, *Elpistostege* WESTOLL, 1938, *Obruchevichthys* VOROBYEVA, 1977

Coelacanthiformes JARVIK, 1942:

- Miguashaiaidae** SCHULTZE, 1993: *Miguashaia* SCHULTZE, 1973
Diplocercidae STENSIÖ, 1922: *Diplocercides* STENSIÖ, 1922, *Synaptotylus* ECHOLS, 1963
Hadronectoridae LUND & LUND, 1984: *Hadronector* LUND & LUND, 1984, *Polyosteorhynchus* LUND & LUND, 1984
Rhabdodermatidae BERG, 1955: *Rhabdoderma* REIS, 1888, *Coelacanthopsis* TRAQUAIR, 1901, *Caridosuctor* LUND & LUND, 1984
Laugiidae BERG, 1940: *Laugia* STENSIÖ, 1932, *Coccoderma* QUENSTEDT, 1858, *Piveteaui* LEHMAN, 1952
Whiteiidae SCHULTZE, 1993: *Whiteia* MOY-THOMAS, 1935
Coelacanthidae AGASSIZ, 1844: *Coelacanthus* AGASSIZ, 1839, *Heptanema* BELLOTTI, 1857, *Diplurus* NEWBERRY, 1878, *Undina* MÜNSTER, 1834, *Libys* MÜNSTER, 1842, *Mawsonia* WOODWARD, 1907 (in MAWSON & WOODWARD), *Macropomoides* WOODWARD, 1942, *Axelrodichthys* MAISEY, 1986, *Latimeria* SMITH, 1939, *Holophagus* EGERTON, 1861, *Macropoma* AGASSIZ, 1835, *Heptanema* BELLOTTI, 1857, *Ticinepomus* RIEPPEL, 1980
incertae sedis: *Hainbergia* SCHWEIZER, 1966, *Lochmocerus* LUND & LUND, 1984, *Allenypterus* MELTON, 1969

Strunniiformes JESSEN, 1966:

- Onychodontidae** WOODWARD, 1891: *Onychodus* NEWBERRY, 1857, *Strunius* JESSEN, 1966, *Grossius* SCHULTZE, 1973

* Die Zusammenstellung der Familien und die Zuordnung der Gattungen orientiert sich überwiegend an SCHULTZE (1993). Nicht übernommen wurden die Familien Neoceratodontidae SCHULTZE, 1993, Mawsonidae SCHULTZE, 1993 und Latimeriidae BERG, 1940, während die Familien Fleurantiidae BERG, 1940, Powichthyidae JESSEN, 1980 und Megalichthyidae VOROBYEVA, 1977 sensu YOUNG et al. (1991) hinzugefügt wurden. *Uronemus* AGASSIZ, 1844 ist nach SCHULTZE (1992) präokkupiert und wurde durch *Ganopristodus* TRAQUAIR, 1881 ersetzt.

nomischen Ebenen gibt. Bis heute existiert keine einheitliche Handhabung (siehe dazu z.B. HUXLEY 1861, WOODWARD 1891, GOODRICH 1909, 1930, ABEL 1919, ROMER 1937, 1945, 1955, 1966, MOY-THOMAS 1939, BERG 1940, 1955, JARVIK 1942, 1972, 1980 a, TREWAVAS et al. 1955, ARAMBOURG 1958, VOROBYEVA & OBRUCHEV 1964, THOMSON 1962, 1967 b, 1969, LEHMAN 1966, JESSEN 1966 a, b, ANDREWS & WESTOLL 1970 b, MOY-THOMAS & MILES 1971, ANDREWS 1973, WOROBJEWA 1975 b, MILES 1977, ROSEN et al. 1981, GARDINER 1984, SCHULTZE 1986, 1993, CHANG 1991, AHLBERG 1991 a, CLOUTIER & FOREY 1991, MOYLE & CECH 1996).

Trotz dieser unterschiedlichen Kategorisierungen wird heute unter dem Begriff der Sarcopterygii allgemein eine einheitliche Auswahl von Fischformen verstanden, bei der die Onychodontidae unabhängig ihrer

unsicheren taxonomischen Stellung eingeschlossen werden. Aufgrund dieser allgemeinen Übereinkunft im gegenwärtigen Wissenschaftsbetrieb wird in dieser Arbeit an dem Sarcopterygier-Begriff als Sammelbegriff für eine ganz bestimmte Auswahl von Fischformen, im Sinne der „piscinen Sarcopterygier“ SCHULTZES, festgehalten. Auf diese Weise soll die Kommunikation, ungeachtet der taxonomischen Berechtigung des Begriffes, erleichtert werden, Aussagen über verwandtschaftliche Beziehungen oder eine etwaige Monophylie sind damit nicht verbunden. Der Begriff findet hier Verwendung, weil er einheitlich und daher unmißverständlich gebraucht wird, unabhängig von der Zuordnung der einzelnen Formen innerhalb dieser Gruppe und unabhängig von deren taxonomischen Rang. Damit ist die Zuordnung der hier in Betracht gezogenen Formenauswahl besser gewährleistet. Das gleiche gilt für die Begriffe Dipnoi (Lungenfische) und Crossopterygii (Quastenflosser). Auch sie

sollen hier nur nominal verwendet werden. Zur Sortierung der Sarcopterygii nach Formtypen wird hier in Anlehnung an die unten erstellten Konstruktionstypen folgende Terminologie verwendet (Liste 4.1): Dipnoi-formes CLOUTIER, 1993 (in SCHULTZE), Porolepiformes JARVIK, 1942, Coelacanthiformes JARVIK, 1942, Strunii-formes JESSEN, 1966 und Osteolepiformes JARVIK, 1942.

4.1 Bestandsaufnahme

Zur Durchführung einer Konstruktionsanalyse der verschiedenen Sarcopterygierformen wurden sowohl alle rezenten Arten berücksichtigt, als auch solche fossile Formen, deren Erhaltungszustand eine Konstruktionsanalyse des Lokomotionsapparates zulässt. Formen, bei denen bislang kein Reste des Postcranialskeletts bekannt sind oder über die mir keine Informationen zugänglich waren, wurden nicht berücksichtigt. Zur leichteren Orientierung für die Leser wurden die verwendeten Gattungen in Liste 4.1 den entsprechenden Familien taxonomisch zugeordnet. Diese Zuordnung ist jedoch nicht Grundlage für die Konstruktionsanalyse, sie dient einzig der Erleichterung der Kommunikation. Es wurde versucht, möglichst viele Formen, von denen zumindest Teile des Postcranialskeletts bekannt sind, in die Untersuchung mit einzubeziehen. Eine tabellarische Zusammenfassung der bis 1986 bekannten fossilen Lungen-

Fischarten und eine stichwortartige Dokumentation ihres Erhaltungszustands findet sich bei MARSHALL (1986). Über die fossilen Coelacanthiformes existiert von CLOUTIER & FOREY (1991) eine ebenfalls tabellarische Zusammenfassung. Umfangreiche zusammenfassende Darstellungen zum Postcranialskelett der Osteolepiformes und Porolepiformes finden sich vor allem bei ANDREWS & WESTOLL (1970 a, b) und JARVIK (1948). Nutzbare Farbfotos gut erhaltener Stücke finden sich bei FRICKHINGER (1991) und LONG (1995).

Um einen Überblick von der Formenvielfalt der Sarcopterygier zu geben, wurden schematische Habitus-Zeichnungen von charakteristischen Formen erstellt (Abb. 4.3, 4.8). Die Grundlage hierfür bildeten im Fall der rezenten Arten Lebendbeobachtungen in Aquarien und/oder Filmaufnahmen, während im Fall der fossilen Formen möglichst komplett erhaltene Exemplare (Originalmaterial, Fotos und Zeichnungen) sowie glaubhafte Rekonstruktionen verwendet wurden. Zur Darstellung der zu Grunde liegenden Datenbasis werden alle in Betracht gezogenen fossilen Arten in Liste 4.2 aufgelistet. Dabei stehen Literaturzitate von Arbeiten, in denen sich nutzbare Abbildungen finden, in Klammern hinter dem Namen des Beschreibers. Wenn kein Literaturzitat folgt, beziehen sich die beigegefügte Angaben auf die Abbildungen der Originalbeschreibung. Die Arten, bei denen auch Originalmaterial zugrunde lag, sind mit einem Stern (*) gekennzeichnet.

Liste 4.2 Berücksichtigte fossile Arten

*Dipterus valenciennesi** SEDGWICK & MURCHISON, 1829 (FORSTER-COOPER 1937, Fig. 1, AHLBERG & TREWIN 1995 Fig. 8, 9), *Rhinodipterus spec.* (FRICKHINGER 1991, S. 984), *Rhinodipterus ulrichi* ØRVIG, 1961 (Pl. 1), *Pentlandia macropterus* (TRAQUAIR, 1888) (FRICKHINGER 1991, S. 983), *Uranolophus wyomingensis* DENISON, 1968 (FRICKHINGER 1991²³, S. 977, LONG 1993, Fig. 7 a), *Griphognathus sculpta* SCHULTZE, 1969 (Abb. 31, PRIDMORE & BARWICK 1993, Fig. 18), *Rhynchodipterus elginiensis* SÄVE-SÖDERBERGH, 1937 (Fig. 1-3), *Phaneropteron andersoni* HUXLEY, 1861 (FRICKHINGER 1991, S. 986), *Fleurantia denticulata* GRAHAM-SMITH & WESTOLL, 1937 (Fig. 1, Pl. 1, CLOUTIER 1996 a, Fig. 7 B), *Scaumenacia curta** (WHITEAVES, 1881) (JARVIK 1980 a, Fig. 336 B, CLOUTIER 1996 a, Fig. 7 A), Barwickia downunda LONG, 1992 (LONG 1993, Fig. 7 c), *Ganopristodus lobatus* (AGASSIZ, 1844) (FRICKHINGER 1991, S. 990²⁴), *Conchopoma edesi* DENISON, 1969 (Fig. 103, 107, SCHULTZE 1975 a, Abb. 11), *Conchopoma gadiforme** KNER, 1868 (Pl. 1, WEITZEL 1926, Fig. 3, 29, SCHULTZE 1975 a, Pl. 3, 4), *Ctenodus tardus* FRITSCH, 1888 (FRICKHINGER 1991, S. 988), *Sagenodus copeanus* WILLISTON, 1899 (CHORN & SCHULTZE 1988, Fig. 2), *Megapleuron zangerli*, SCHULTZE, 1977 (Fig. 3, 7, 9), *Asiatoceratodus sharovi* VOROBYEVA, 1967 (S. 105), *Paraceratodus germaini** LEHMAN et al., 1959 (FRICKHINGER 1991, S. 993), *Gosfordia truncata* WOODWARD, 1890 (RITCHIE 1981, Fig. 1, 2 B), *Osteolepis macrolepidodus** AGASSIZ, 1835 (WOODWARD 1891, Pl. 13/1, JARVIK 1948, Fig. 26, Pl. 7-11), *Osteolepis panderi** JARVIK, 1948 (Fig. 56, Pl. 15, 16, ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Fig. 5), *Thursius moy-thomasi* JARVIK, 1948 (Fig. 64, Pl. 21), *Thursius pholidotus* (AGASSIZ, 1888) (WOODWARD 1891, Pl. 13/2, 13/3, JARVIK 1948, Fig. 70, Pl. 24, 25), *Thursius macrolepidodus** (SEDGWICK & MURCHISON, 1829) (JARVIK 1948, Fig. 61, Pl. 18), *Latvius niger* JESSEN, 1973 (Abb. 2 A, Pl. 19-23), *Callistopterygion clappi* (ROMER, 1942) (THOMSON & HAHN 1968, Fig. 12, 13, Pl. 4 SCHULTZE 1973, Abb. 5, Pl. 34/3), *Sterropterygion brandei* THOMSON, 1972 (Fig. 1, 2), *Megalichthys hibberti** AGASSIZ in HIBBERT, 1835 (WOODWARD 1891, Pl. 13/4, WELLBURN 1900), *Ectosteorhachis nitidus* COPE, 1880 (THOMSON 1975, Fig. 35, 36), *Rhizodopsis sauroides** (WILLIAMSON, 1837) (ANDREWS & WESTOLL 1970 b, THOMSON & HAHN 1968, Fig. 15), *Gyropterychius agassizi** (TRAILL, 1841) (JARVIK 1948, Fig. 76,

²³ Die in FRICKHINGER (1991) abgebildete Rekonstruktion von *Uranolophus* stammt nicht wie dort angegeben von WATSON & GILL 1923. Das Fossil war zu dieser Zeit nicht einmal geborgen. Woher die Rekonstruktion ursprünglich stammt, konnte bislang nicht ermittelt werden.

²⁴ Bei FRICKHINGER (1991) *Uronemus lobatus* AGASSIZ, 1844.

Fortsetzung Liste 4.2

Pl. 27, 28, 33), *Gyroptychius dolichotatus* JARVIK 1985 (Fig. 20), *Glyptopomus kinnairdi* (HUXLEY, 1859) (JARVIK 1950 c, Fig. 7, Pl. 8, 9/1), *Eusthenopteron foordi** WHITEAVES, 1881 (GREGORY & RAVEN 1941, Fig. 9, 10, JARVIK 1980 a, Fig. 71, 72), *Tristichopterus alatus** EGERTON, 1861 (FRICKHINGER 1991, S. 972), *Mandageria fairfaxi* JOHANSON & AHLBERG, 1997 (Fig. 22, 23 b), *Cabonnichthys burnsi* AHLBERG & JOHANSON, 1997 (Fig. 3, 15), *Panderichthys rhombolepis* (GROSS, 1930) (VOROBYEVA & SCHULTZE 1991, Fig. 19), *Strepsodus ancylonamensis** ANDREWS, 1985 (Fig. 1, 2.), *Canowindra grossi* THOMSON, 1973 (Fig. 1, Pl. 35), *Koharalepis jarviki* YOUNG et al., 1992 (Fig. 13, 14), *Holoptychius jarviki*. CLOUTIER & SCHULTZE 1996 (Fig. 1, ØRVIG 1957, Fig. 1 K²⁵, JARVIK 1972, Fig. 4, 6 B, 59, JARVIK 1980 a, Fig. 176), *Glyptolepis paucidensis** (AGASSIZ, 1841) (ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Fig. 23, AHLBERG 1989, Fig. 1), *Glyptolepis groenlandica* JARVIK, 1972 (Pl. 1), *Glyptolepis leptopterus** AGASSIZ, 1844 (WOODWARD 1891, Pl. 11/2), *Quebecius quebecensis* (WHITEAVES, 1889) (SCHULTZE 1973, Abb. 1 b, Pl. 31/1, SCHULTZE & ARSENAULT 1987, Fig. 1, 9²⁶), *Porolepis brevis* JARVIK, 1942 (FRICKHINGER 1991, S. 964), *Laccognathus panderi* GROSS, 1941 (VOROBYEVA 1980, Fig. 4-6), *Strunius walteri* JESSEN, 1966 (Abb. 7, Pl. 13), *Rhabdoderma elegans** NEWBERRY, 1856 (WOODWARD 1891, Pl. 2²⁷, FOREY 1981, Fig. 9), *Rhabdoderma ardrrossense** MOY-THOMAS, 1937 (Pl. 1), *Rhabdoderma huxleyi* (TRAQUAIR, 1881) (WOODWARD 1891, Pl. 1²⁸), *Coelacanthus granulatus* AGASSIZ, 1839 (MOY-THOMAS & WESTOLL 1935, Fig. 1), *Ticnecomis peyeri* RIEPPEL, 1980, *Diplurus newarki* (BRYANT, 1934) (Pl. 5, SCHAEFFER 1941 a, Fig. 1, 2²⁹, SCHAEFFER 1952, Fig. 9, Pl. 5), *Diplurus longicaudatus* NEWBERRY, 1878 (SCHAEFFER 1948, Fig. 1), *Laugia groenlandica* STENSIÖ, 1932 (Fig. 21, Pl. 1-8), *Piveteaia madagascariensis* LEHMAN, 1952 (Fig. 16, Pl. 3/3), *Miguashaia bureaui* SCHULTZE, 1973 (Abb. 1 a, Pl. 31/2, CLOUTIER 1996 b, Fig. 1, 2), *Alenypterus montanus** MELTON, 1969 (Fig. 7, 8, Pl. 1, 2, LUND & LUND 1984, Fig. 4, LONG 1995, Fig. 183/184), *Lochmocerurus aciculiodontus* LUND & LUND, 1984 (Fig. 5), *Hadronector donbairdi** LUND & LUND, 1984 (Fig. 2), *Polyosteorhynchus simplex* LUND & LUND, 1984 (Fig. 3), *Caridosuctor populosum** LUND & LUND, 1984 (Fig. 1), *Axelrodichthys araripensis** MAISEY, 1986 (Fig. 12-16, MAISEY, 1991 a, S. 303-305, 308), *Mawsonia gigas* WOODWARD, 1907 (in MAWSON & WOODWARD 1907, CARVALHO 1982, Pl. 8, MARTILL 1993, Pl. 17/1), *Coccoderma suevicum** QUENSTEDT, 1858 (FRICKHINGER 1994, Abb. 499³⁰), *Libys superbus* ZITTEL, 1887 (FRICKHINGER 1994, Abb. 501), *Heptanema willemoesi* VETTER, 1881 (MÜLLER 1985, Abb. 502, FRICKHINGER 1994, Abb. 501 A³¹), *Macropomoides orientalis* WOODWARD, 1942 (FOREY 1991, Fig. 4 b), *Macropoma lewesiensis* (MANTELL, 1822) (WOODWARD 1909, Fig. 49, Pl. 36/1³²), *Whiteia woodwardi** MOY-THOMAS, 1935 (LEHMAN 1952, Fig. 13, Pl. 5), *Undina penicillata** MÜNSTER, 1834 (FRICKHINGER 1991, S. 961, FRICKHINGER 1994, Abb. 500³³), *Undina purbeckensis* WOODWARD, 1916 (Pl. 4), *Holophagus gulo* EGERTON, 1861 (WOODWARD 1891, Fig. 53³⁴), *Holophagus sp.* (MAISEY 1991 a, S. 312), *Hainbergia granulata* SCHWEIZER, 1966 (Fig. 1, Pl. 1/1).

²⁵ Bei ØRVIG (1957) *Holoptychius* sp. indet., aff.? *quebecensis* (WHITEAVES, 1889), bei JARVIK 1972, 1980 a *Holoptychius* sp..

²⁶ Bei SCHULTZE, (1973) *Quebecius williamsi* SCHULTZE, 1973.

²⁷ Bei WOODWARD (1891) *Coelacanthus elegans* NEWBERRY, 1856.

²⁸ Bei WOODWARD (1891) *Coelacanthus huxleyi* TRAQUAIR, 1881.

²⁹ Bei BRYANT (1934) *Coelacanthus newarki*, bei SCHAEFFER (1941 b) *Osteopleurus newarki* (BRYANT 1934).

³⁰ Bei FRICKHINGER (1994) *Coccoderma nudum* REIS, 1888.

³¹ Bei MÜLLER (1985) *Holophagus willemoesi*, bei FRICKHINGER (1994) *Macropoma willemoesi* (VETTER, 1881).

³² Bei WOODWARD (1909) *Macropoma mantelli* AGASSIZ, 1835.

³³ Bei FRICKHINGER (1991) *Holophagus penicillatus* EGERTON, 1861.

³⁴ Bei WOODWARD (1891) *Undina gulo* (EGERTON, 1861).

4.2 Konstruktionsanalyse

Auf der Basis der mir zur Verfügung stehenden Informationen (Originalmaterial + Literatur) wurden fünf Konstruktionstypen festgelegt, die sich meistens in weitere Formtypen untergliedern lassen: dipnoider Konstruktionstyp, rhipidistiider Konstruktionstyp, porolepidider Konstruktionstyp, actinistiider Konstruktionstyp, onychodontider Konstruktionstyp.

4.2.1 Dipnoider Konstruktionstyp

Der dipnoiforme Konstruktionstyp (Abb. 4.3 a-l, 4.1) unterscheiden sich von den anderen Sarcopterygiern vor allem durch die Schädelkonstruktion. Das Schädeldach ist nicht wie bei den anderen Konstruktionstypen in einen anterioren und einen posterioren Abschnitt untergliedert. Es zeigt ein einzigartiges, nur in dieser Gruppe auftretendes Verknöcherungsmuster. Ein Pinealforamen liegt, abgesehen von *Diabolepis*, nicht vor. Nach innen geöffnete Nasengänge (Choanen) sind vorhanden. Mit Ausnahme von *Diabolepis* (CARROLL 1988, 1993) ist der Schädel bei allen Dipnoern akinetisch³⁵ und die Kieferkonfiguration ist vom autosynstylen Typ (STARCK 1979, THOMSON 1969). Kennzeichnend für das Gebiß ist die aus massiven Zahnplatten bestehende Gaumen- und Mundbodenbeziehung sowie die gegenüber den anderen Sarcopterygiern fehlende Kiefferrandbeziehung. Wahrscheinlich war die Kiefferschließmuskulatur der fossilen Formen wie bei den rezenten Formen extrem massiv ausgebildet, da sie aufgrund der generell dorsal offenen Adduktorenkammern weiträumig am Schädel angreifen konnte (MILES 1977, CAMPBELL & BARWICK 1986, SCHULTZE 1992). Durch die akinetische und daher feste Verbindung des Palatoquadratum mit dem Neurocranium, besteht ein unnachgiebiges Widerlager für die kräftige Adduktorenmuskulatur. So können im Zusammenwirken mit den im Gaumen und Mundboden befindlichen Zahnplatten entsprechend hohe Kaudrücke aufgebracht werden, die sich zum Zerquetschen, Zerschneiden bzw. Zerraspeln hartschaliger Nahrung eignen. Die Ernährung kann damit entsprechend den rezenten Formen generell als überwiegend durophag angenommen werden.

Innerhalb der Dipnoiformes lassen sich nach CAMPBELL & BARWICK (1983, 1986, 1990) zwei grundsätzlich verschiedene Formen der Kieffermechanik unterscheiden, der dentikuläre (denticulated type) und der nicht-dentikuläre Typ (tooth-plated type). Beim denti-

kulären Typ, der bei langschnauzigen Formen wie *Griphognathus*, *Rhynchodipterus* und *Soederberghia* vorliegt und rezent nicht mehr realisiert ist, bestehen die Zahnplatten aus vielen kleinen Zähnen, die beim lebenden Tier regelmäßig abgestoßen und wieder ersetzt wurden. Durch Vor- und Zurückbewegungen des Unterkiefers konnte die Nahrung zwischen den rauen Zahnplatten unter hohem Kaudruck zerraspelt werden. Im Gegensatz dazu ist das Kieffergelenk des nicht-dentikulären Typs mechanisch so eingeführt, daß nur Quetsch- bzw. Scherbewegungen ausgeführt werden können. Hier bestehen die Zahnplatten aus wenigen großen Zähnen, die an ihrer Basis permanent wachsen und nicht gewechselt werden. Diese, für kurzschnauzige Formen wie *Speonesydrion*, *Chirodipterus*, *Scaumenacia* u.v.a. charakteristische Kieffermechanik, kommt bei allen rezenten Arten vor (BEMIS & LAUDER 1986, BEMIS 1986, CAMPBELL & BARWICK 1986).

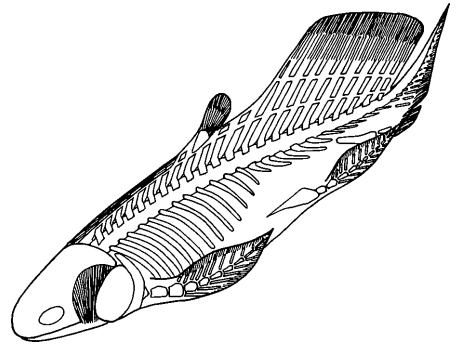


Abb. 4.1 Dipnoider Konstruktionstyp.

Von den rezenten Lungenfischformen (*Lepidosiren*, *Protopterus* u. *Neoceratodus*) ist auch die Weichteilanatomie bekannt (BISCHOFF 1840, KLEIN 1864, GÜNTHER 1871, HUMPHRY 1872 a, b, AYERS 1885). Die paarigen Flossen befinden sich bei allen Formen generell auf maximaler Distanz zueinander, das heißt, die Bauchflossen befinden sich am Ende der Bauchhöhle kurz vor dem After. Brust- und Bauchflossen sind bei den einzelnen Formen generell gleich gestaltet. Das komplette Paarflossen-Endoskelett ist nur von den rezenten Lungenfischformen bekannt. Endoskelettreste von Brust- und Bauchflossen sind meines Wissens nur bei *Conchopoma gadiforme* (Abb. 4.15 c, 4.16 c) und in neuerer Zeit auch von *Dipterus valenciennesi* (Abb. 4.15 d) bekannt. Außerdem verweist AHLBERG (1989) auf eine Erhaltung von Endoskelettresten einer Bauchflosse von *Fleuranitia*³⁶ (siehe unten: fleurantiider Formtyp). Die Flossenstrahlen und die Flossenschuppen sind sehr häufig erhalten, so daß die äußere Form oft gut erkennbar ist. Die Paarflossenform ist mit Ausnahme des lepidosireniden Formtyps generell lanzettlich. Die äußere Gestalt deutet

³⁵ Nach LEHMANN & WESTOLL (1952) ist der Schädel von *Dipnorhynchus* in eine *divisio cranialis anterior* und eine *divisio cranialis posterior* untergliedert, die ein Intracranialgelenk vermuten lassen. Die beiden Schädelteile seien jedoch nicht gegeneinander beweglich.

³⁶ Bei AHLBERG (1989) *Scaumenacia*.

darauf hin, daß das Flossenendoskelett ähnlich aufgebaut war wie das von dem rezenten *Neoceratodus forsteri* KREFFT, 1870. Der dermale Schultergürtel ist bei den frühen fossilen Formen massiv und nur teilweise oder gar nicht in den Körper versenkt, während er im Fall der späten fossilen Formen und bei den rezenten Arten völlig versenkt ist.

Das Endoskelett der unpaaren Flossen ist unter den fossilen Formen von vielen Repräsentanten des neoceratodiden Formtyps sowie von *Fleurantia* (Abb. 4.4 a, 4.5 a, 4.6 a), *Scaumenacia* (GOODRICH 1904, Pl. 35/4, CLOUTIER 1996 a, Fig. 7 A) und *Dipterus* (Abb. 4.4 b, 4.5 c, 4.6 c) bekannt. Die unpaare Beflossung liegt entweder als ununterbrochener Flossensaum vor, der dorsal etwa in der Rumpfmittle beginnt und ventral bis in den Bereich des Afters reicht, oder sie besteht aus getrennten Flossen, zwei Dorsalia, einer Analis und einer asymmetrisch epizerken Caudalis. Die Flossenstrahlen sind bei der überwiegenden Mehrheit der fossilen Formen knöchern und entsprechen Lepidotrichae, wogegen sie bei allen rezenten Formen einen fädigen Aufbau aufweisen (Ctenotrichae). Basale Scuta an den Flossenbasen sind nicht vorhanden. Die Beschuppung besteht bei nahezu allen Formen aus Cycloidschuppen ohne Cosmin. Rhomboidschuppen mit Cosmin sind bislang nur von *Uranolophus* bekannt. Die Chorda dorsalis ist bei den rezenten Arten und auch bei vielen fossilen Formen nicht eingeschnürt. Ihr sitzen dorsal und ventral zahlreiche Wirbelelemente auf. Häufig liegt das Axialskelett aber auch als verknöcherte Wirbelsäule aus amphicoelen Vollwirbeln vor. Rippenkörbe, wie sie sich bei den rezenten und vielen fossilen Formen finden, waren wahrscheinlich generell vorhanden. Lungen sind von allen rezenten Dipnoi bekannt (BURGGREN & JOHANSEN 1986). Die Körpergestalt variiert bei den verschiedenen Formen deutlich (Abb. 4.3 a-1). Es lassen sich folgende Formtypen beschreiben: neoceratodider Formtyp, lepidosirenider Formtyp, fleurantiider Formtyp, griphognathider Formtyp, dipterider Formtyp und uranolophider Formtyp. Möglicherweise kann noch ein weiterer, der howidipteride Formtyp, unterschieden werden (siehe dipterider Formtyp). Es wird an dieser Stelle noch einmal betont, daß es sich bei den Formtypen nicht um taxonomische Kategorien handelt.

Neoceratodider Formtyp:

Diesem Formtyp lassen sich folgende Gattungen zuordnen: *Neoceratodus* (Abb. 4.3 c), *Paraceratodus*, *Asiatoceratodus*, *Gosfordia*, *Conchopoma*, (Abb. 4.3 d), *Ganopristodus*, *Ctenodus*, *Sagenodus*, *Megapleuron* und *Phaneropleuron*. Von dem rezenten *Neoceratodus forsteri* ist die Anatomie sowie die Lokomotionsweise bekannt (GÜNTHER 1871, HUMPHRY 1872 a, RAMSAY 1876, SEMON 1893, 1899, ILLIDGE 1893, DEAN 1906, 1912, GALVIS-VERGARA 1977, ROSEN et al. 1981,

KEMP 1986). Die Konstruktionsanalyse basiert daher überwiegend auf dieser Form.

Der Körper besitzt eine fusiform gestreckte Gestalt. Die Körperlänge variiert von kleinen etwa 10 cm messenden Formen wie *Conchopoma* und *Ganopristodus* (WEITZEL 1926, SCHULTZE 1975 a, FRICKHINGER 1991) bis zu über einen Meter langen Formen wie *Paraceratodus* und *Neoceratodus* (FRICKHINGER 1991, LÜLING 1979, STERBA 1990, FIEDLER 1991). Nach LONG (1995) soll *Neoceratodus gregoryi*, (WHITE 1925) aus dem Miozän Australiens sogar eine Länge von drei Metern erreicht haben. Der Rumpfquerschnitt ist beim neoceratodiden Formtyp etwa rund, während der Hinterkörper einen hochovalen Querschnitt aufweist. Anstelle von unpaaren Flossen umläuft ein einheitlicher Flossensaum den Körper, der dorsal etwa in der Rumpfmittle beginnend bis zum Schwanzende verläuft und von dort ventral bis zum After zieht. Der symmetrische, spitz zulaufende Schwanzabschnitt ist verglichen mit anderen Sarcopterygiern relativ lang und großflächig, er macht nahezu die Hälfte der Gesamtlänge aus (Abb. 4.3 c, d).

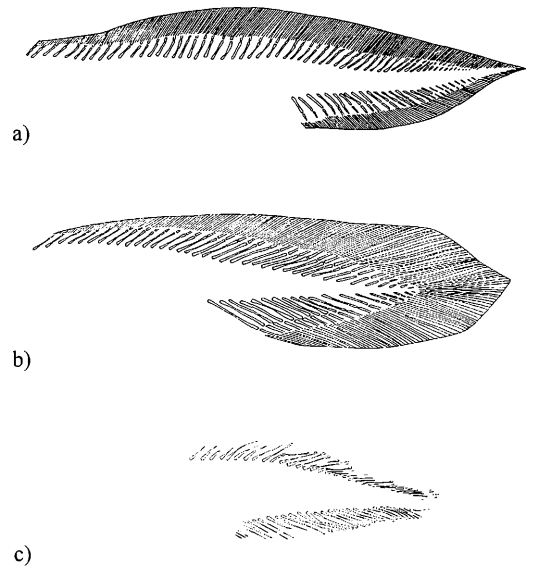


Abb. 4.2 Flossensäume (linke Seite von lateral): a) *Protopterus*, b) *Neoceratodus*, c) *Conchopoma*. (Umgezeichnet nach GALVIS-VERGARA 1977, Fig. 1, 2, DEAN 1895, Fig. 122, SCHULTZE 1975 a, Abb. 7).

Die Flossenstrahlen sind bei *Neoceratodus* hornartig fädig (Ctenotrichia), während sie bei den meisten fossilen Formen (z.B. *Conchopoma*) Lepidotrichia entsprechen, also als fein gegliederte Doppelstäbe von knöcherner Substanz vorliegen. Die Flossenstrahlen sitzen bei allen Formen auf zahlreichen, parallelstehenden, unverzweigten Skelettstäben (GÜNTHER 1871, Pl. 30/2, 38/3-9, DEAN 1895, Fig. 122, GOODRICH 1904, Fig. 5,

Pl. 35/3, WEITZEL 1926, Fig. 3, 29, SWINNERTON 1931, Fig. 1, VOROBYEVA 1967, Fig. 2, 3, SCHULTZE 1975 a, Fig. 7, GALVIS-VERGARA 1977, Fig. 1, 3, 5, JARVIK 1980 a, Fig. 339 A, RITCHIE 1981, Fig. 2 B, HEIDTKE 1986, Fig. 1, FRICKHINGER 1991, S. 989, 993), die zumindest bei *Neoceratodus* in zwei miteinander artikulierende Elemente untergliedert sind (Abb. 4.2 b). Die Artikulationsstellen liegen auf einer gemeinsamen Achse, so daß die jeweilige Flossensaumhälfte entlang dieser Linie abgelenkt werden kann. Der Körper ist beim neoceratodiden Formtyp von cosminlosen Cycloid-schuppen bedeckt, die bei den meisten Formen im Vergleich zum Rumpf groß sind. Zum Rand des Flossensaumes nehmen die Schuppen sehr schnell an Größe ab, so daß die Beweglichkeit in diesem Bereich weniger mechanisch restringiert ist. Die Beschuppung reicht bei *Neoceratodus* bis weit auf die Flossenstrahlen (GOODRICH 1904, Fig. 5, Pl. 35/3, JARVIK 1959). Das gleiche kann auch für die fossilen Formen angenommen werden.

Die Chorda dorsalis ist bei *Neoceratodus* weder eingeschnürt noch abgeknickt. Ihr sitzen dorsal und ventral zahlreiche Wirbelelemente auf. Von den fossilen Formen sind Neural- bzw. Hämälbögen sowie Rippen bekannt. An die distalen Enden der Bogenelemente schließt sich jeweils ein Skelettstab (Supraneurium bzw. Infraneurium) an, auf den dann im Bereich des Flossensaums jeweils ein 2 Elemente untergliederter Skelettstab des Flossensaums folgt. Außerhalb des Flossensaumbereichs setzt häufig noch jeweils ein kleines Skelettelement distal an die supraneuralen Skelettstäbe an. Bei *Neoceratodus* sind die Schenkel der generell intersegmental angeordneten Bogenelemente (Abb. 4.10 b) nicht direkt, sondern über ligamentöse Knorpelbrücken miteinander verbunden (ROSEN et al. 1981, Fig. 57). Der Kontakt zur Chorda dorsalis wird jeweils über basale Knorpel-elemente (Basidorsalia bzw. Basiventralia) hergestellt (GÜNTHER 1871, Pl. 38/3-7, GALVIS-VERGARA 1977, Fig. 5-7). Das gleiche gilt für die Rippen. Sie befinden sich in den interseptalen Lücken des die Bauchhöhle umhüllenden Septums und bilden einen regelrechten Rippenkorb. Dieser ist auch bei den fossilen Formen häufig erhalten. Bei *Neoceratodus* sind die sich direkt an den Schädel anschließenden basalen Knorpel-elemente zu einer ringförmigen Einheit verschmolzen, durch die die Chorda dorsalis ganz umschlossen, jedoch nicht eingeschnürt wird (GÜNTHER 1871, Pl. 30/2, GALVIS-VERGARA 1977, Fig. 1, ROSEN et al. 1981, Fig. 57). Zwischen den der Chorda dorsalis dorsal und ventral aufliegenden, intersegmental angeordneten, basalen Knorpel-elementen befinden sich an einigen wenigen Stellen weitere Knorpel-elemente (Interdorsalia bzw. Interventralia) in segmentaler Lage (GOODRICH 1930, Fig. 33, GALVIS-VERGARA 1977, Fig. 1, ROSEN et al. 1981, Fig. 58 d, e). Nach caudal nimmt der Durchmesser der Chorda dorsalis stark ab, so daß die ventralen und dorsalen Knorpel-elemente immer näher zusammenrücken, bis sie im Schwanzbereich zu ei-

ner segmentierten Einheit verschmelzen, in der die Chorda dorsalis zum Teil völlig verdrängt ist (GÜNTHER 1871, Pl. 30/3, GALVIS-VERGARA 1977, Fig. 1). Der Grad dieser Verschmelzung und die Länge des verknoteten Abschnittes der Körperachse kann individuell sehr verschieden sein. Es ist anzunehmen, daß auch bei vielen fossilen Formen knorpelige Wirbelelemente vorhanden waren. Bei *Ctenodus* sind dagegen knöcherne Wirbelelemente überliefert. (FRITSCH 1888, Pl. 80 b, FRICKHINGER 1991, S. 988).

Der dermale Schultergürtel von *Neoceratodus* ist schmal und in den Körper versenkt (GÜNTHER 1871, Pl. 35/1, 36/2, GREGORY 1915, Fig. 5, WATSON & GILL 1923, Fig. 19 E, F, JARVIK 1980 a, Fig. 334, ROSEN et al. 1981, Fig. 30). Er besteht aus drei paarigen Elementen. Den Hauptteil bilden die beiden ventralen und ventrolateralen Elemente (Claviculae u. Cleithra), die zusammen eine nach oben offene U-förmige Struktur bilden (Abb. 4.11 b). Von lateral betrachtet weist dieser Schultergürtelteil eine anterior konkave, gebogene Gestalt auf. An den dorsalen Enden schließen sich anterodorsal zwei ovale Elemente an (Anocleithra). Bei *Sagenodus*, *Megapleuron* und *Conchopoma* ist der Schultergürtel überliefert. Er entspricht in seinem prinzipiellen Aufbau dem von *Neoceratodus* (WATSON & GILL 1923, Fig. 17, 19 A, B, WEITZEL 1926, Fig. 26, 29, DENISON 1969, Fig. 105, 106, SCHULTZE 1975 a, Fig. 3-5, 12, 15, 1977 a, Fig. 4, 5, 7, HEIDTKE 1986, Fig. 1-3). Bei *Conchopoma* sind jedoch von keinem Fossil dorsale Elemente (Anocleithra) bekannt. Bei *Neoceratodus* sitzen die endoskelettalen Schultergürtel-elemente (Scapulocoracoide) den ventrolateralen Elementen von innen mit einer einzigen Artikulationsfläche auf. Ein nach caudal bis caudolateral weisender Gelenkzapfen stellt den Kontakt zur Gelenkpfanne des Brustflossenen-doskeletts her (JARVIK 1981 a, ROSEN et al. 1981). Die paarigen Flossen weisen eine lanzettliche Form auf. Sie liegen auf maximaler Distanz zueinander. Die Brustflossen befinden sich in ventrolateraler Position, während die geringfügig kleineren Bauchflossen ventral liegen. Beide Flossenpaare sind bezogen auf die Körperlänge relativ breit und kurz. Die Flossenstrahlen sind auch hier fast bis zum Rand mit kleinen Schuppen bedeckt. Während die aufgeführten Charakteristika der paarigen Flossen auch bei den fossilen Formen gut erkennbar sind, ist das Flossenen-doskelett innerhalb des neoceratodiden Formtyps meines Wissens nur von *Neoceratodus* bekannt. Bei *Conchopoma gadiforme* sind Reste des Endoskeletts sowohl von den Brustflossen als auch von den Bauchflossen erhalten (SCHULTZE 1975 a, Fig. 8, 9), die darauf schließen lassen, daß deren Aufbau dem der paarigen Flossen von *Neoceratodus* entsprach (Abb. 4.15 c, 4.16 c). Aufgrund der äußeren Form wird davon ausgegangen, daß bei allen dem neoceratodiden Formtyp zugeordneten Fossilien ein entsprechender endoskelettaler Aufbau vorlag.

Das Brustflossenendoskelett von *Neoceratodus* besitzt eine gegliederte Achse, von der sich zur Vorder- und Hinterkante zahlreiche, zueinander parallele Skelettstäbe abzweigen, die sich zum Teil verzweigen (GÜNTHER 1871, S. 532, Pl. 30/2, GEGENBAUR 1872, Fig. 1, HUXLEY 1876, Fig. 10, HASWELL 1883, Fig. 1, 2, HOWES 1887, Fig. 5, 6, WIEDERSHEIM 1907, Fig. 110, DRUŽININ 1933, Fig. 1, HOLMGREN 1933, Fig. 9, ROSEN et al. 1981, Fig. 30). Die Breite der etwa gleich langen axialen Skelettelemente nimmt in distaler Richtung kontinuierlich ab (Abb. 4.15 b). Durch die starke Untergliederung der Achse ist deren Biegsamkeit sowie Verdrillbarkeit in der Längsachse hoch. Die in praeaxialer³⁷ Richtung abzweigenden Skelettstäbe verlaufen nahezu parallel zur Achse und überlappen sich gegenseitig. Gleichzeitig überbrücken sie die Lücken zwischen den axialen Skelettelementen, wodurch der vordere Flossenteil gegen Biegungen in der Längsachse stabilisiert wird und damit eine feste Anströmkannte erhält (leading edge). Da die Länge der Skelettstäbe nach distal abnimmt, verringert sich in derselben Richtung auch der Grad der Überlappung und der Grad der Blockierung der Interaxialgelenke, so daß die Flexibilität der Flosse nach distal zunimmt. Die Möglichkeit der Verdrillung in der Längsachse wird durch diesen Aufbau nicht behindert.

Die zur Hinterkante abzweigenden Skelettstäbe verlaufen weniger stark parallel zur Achse und sind dünner. Der Grad der Überlappung und der Grad der Blockierung ist somit geringer als im vorderen Flossenteil, was eine entsprechend höhere Flexibilität in der Längsachse bedeutet. Die Länge der Skelettstäbe nimmt ebenfalls nach distal ab, wodurch die Flexibilität in derselben Richtung zunimmt. Die Verdrillung in der Längsachse ist durch die stärkere Abwinkelung von der Achse im hinteren Flossenteil stärker limitiert als im vorderen. Durch die stärkere Abwinkelung der Skelettstäbe ist der hintere Flossenteil breiter als der vordere. Die fädigen Flossenstrahlen sitzen den prae- und postaxialen Skelettstäben distal auf. Sie sind außerordentlich biegsam. Da die Flossenbeschuppung bis weit auf die Flossenstrahlen reicht, werden letztere gegenüber Biegungen gestützt. Es ist anzunehmen, daß die Flossenränder der mit knöchernen Flossenstrahlen (*Lepidotrichia*) versehenen fossilen Formen nicht ganz so flexibel waren wie die von *Neoceratodus*.

Da von dem am weitesten proximal liegenden Axialelement keine Skelettstäbe abzweigen, ist die Verbindung mit dem darauffolgenden Element nicht blok-

kiert, wodurch sowohl die Verdrillungsmöglichkeit, als auch die Abknickungsmöglichkeit erhöht ist. Da außerdem das proximale Element mit seiner Gelenkpfanne auf einem nach caudal bis caudolateral weisenden Zapfen des endoskelettalen Schultergürtels aufsitzt, ist die Flossenbeweglichkeit in allen Raumrichtungen sehr hoch. Sie können damit auch, bei axialer Fortbewegung, an den Körper angelegt werden. Die einschichtige Muskulatur der Brustflossen setzt an der Innenseite und am Hinterrand des Schultergürtels an und inseriert auf beiden Flossenseiten zunächst an den einzelnen Gliedern der Achse, von wo aus sie sich dann auf die prae- und postaxialen Skelettstäbe verzweigt (HUMPHRY 1872 b, Fig. 34, 37, 38, BRAUS 1901, Pl. 21). Die an der Achse ansetzende Muskulatur zeigt eine deutliche Segmentierung durch zahlreiche bindegewebige Bänder. Bei einer Auf- und Abbewegung der Flosse wird das Flossenblatt durch den Widerstand mit dem Wasser passiv verbogen sowie verdrillt. Durch den beschriebenen skelettalen Aufbau nimmt der Grad der Verbiegung nach distal zu. Das Flossenblatt verhält sich demnach allein durch die Engführung seines internen Aufbaus wie ein Unterwasserflügel. Da die Flexibilität des knorpeligen Flossenskeletts aufgrund seiner Materialeigenschaften hoch ist, muß jedoch der Grad der Verbiegung und der Verdrillung sowie der Flossenspreizung durch kontrollierte Muskelaktion auf die jeweilige Lokotionsituation abgestimmt werden.

Das Becken von *Neoceratodus* besteht aus einem einzigen homogenen Knorpel-element (Abb. 4.13 b), das in eine breite Faszie der Ventralmuskulatur eingebunden ist (DAVIDOFF 1884, Fig. 1-7). An dieser Faszie setzt auch der Großteil der ventralen Bauchflossenmuskulatur an. Die dorsale Muskulatur entspringt dagegen auf der Körpermuskulatur peripher umhüllenden Faszie (HUMPHRY 1872 b, Fig. 34, 36). Das Becken selbst besitzt eine pfeilartig trianguläre Gestalt (GÜNTHER 1871, Pl. 36/4, ROSEN et al. 1981, Fig. 61, YOUNG et al. 1989, Fig. 10-13). Die lang ausgezogene, nach cranial weisende Spitze befindet sich im ventralen Teil des medianen Septums, das die Bauchmuskulatur in zwei Hälften teilt. An den caudal liegenden basalen Ecken setzt das Bauchflossenendoskelett über eine flexible ligamentöse Verbindung an (HOWES 1887, Pl. 2/2). Es zeigt denselben prinzipiellen Aufbau wie das der Brustflossen (Abb. 4.16 b) (GÜNTHER 1871, Pl. 30/1, HASWELL 1883, Fig. 3-7, DAVIDOFF 1884, Fig. 1, HOWES 1887, Fig. 2, 3, 7). Das gleiche gilt für die Muskulatur der Bauchflossen (YOUNG et al. 1989, Fig. 12, 13). Bei HOWES (1887, Fig. 1, 3, 4) sind einige Abbildungen von Varianten des Bauchflossenendoskeletts zu finden. Im einen Fall liegt eine Achse vor, die sich nach distal in zunächst zwei, dann in drei zueinander parallel verlaufende Achsen aufspaltet. In zwei anderen Fällen zweigen vom proximalen Element ein bis zwei praeaxiale Skelettstäbe ab. Das gleiche ist auch auf einer Abbildung bei GÜNTHER (1871, Pl. 36/4) zu sehen.

³⁷ Die Begriffe axial, praeaxial und postaxial werden hier nur geometrisch bzw. topographisch verwendet. Es soll damit keine Homologie der Skelettelemente ausgedrückt werden! Als praeaxiale Seite wird hier jeweils die bei abgespreizter Flosse in Lokotionsrichtung zeigende Kante verstanden, während die in die entgegengesetzte Richtung weisende Kante als postaxiale Seite aufgefaßt wird.

Lungen sind innerhalb des neoceratodiden Formtyps ausschließlich von *Neoceratodus* nachgewiesen. Es ist jedoch zu vermuten, daß die fossilen Formen auch Lungen besaßen. Bei *Neoceratodus* ist nur der rechte Lungenflügel ausgebildet (GOODRICH 1930, BERTIN 1958 b). Die Lunge wird jedoch in der Ontogenese paarig angelegt (STARCK 1982). Von *Neoceratodus* ist bekannt, daß die Respiration in sauerstoffreichem Wasser nahezu ausschließlich über die Kiemen erfolgt (LENFANT et al.

1967). In sauerstoffarmem Wasser dagegen wird die Lunge als akzessorisches Atmungsorgan zur Deckung des Sauerstoffbedarfs genutzt. Da die Lunge offenbar nicht fähig ist, CO₂ in ausreichendem Maße zu eliminieren, erfolgt die Kohlendioxidabgabe nahezu ausschließlich über die Kiemen (JOHANSEN et al. 1967). Es kann daher davon ausgegangen werden, daß *Neoceratodus* nicht fähig ist, an Land zu überleben (THOMSON 1969).

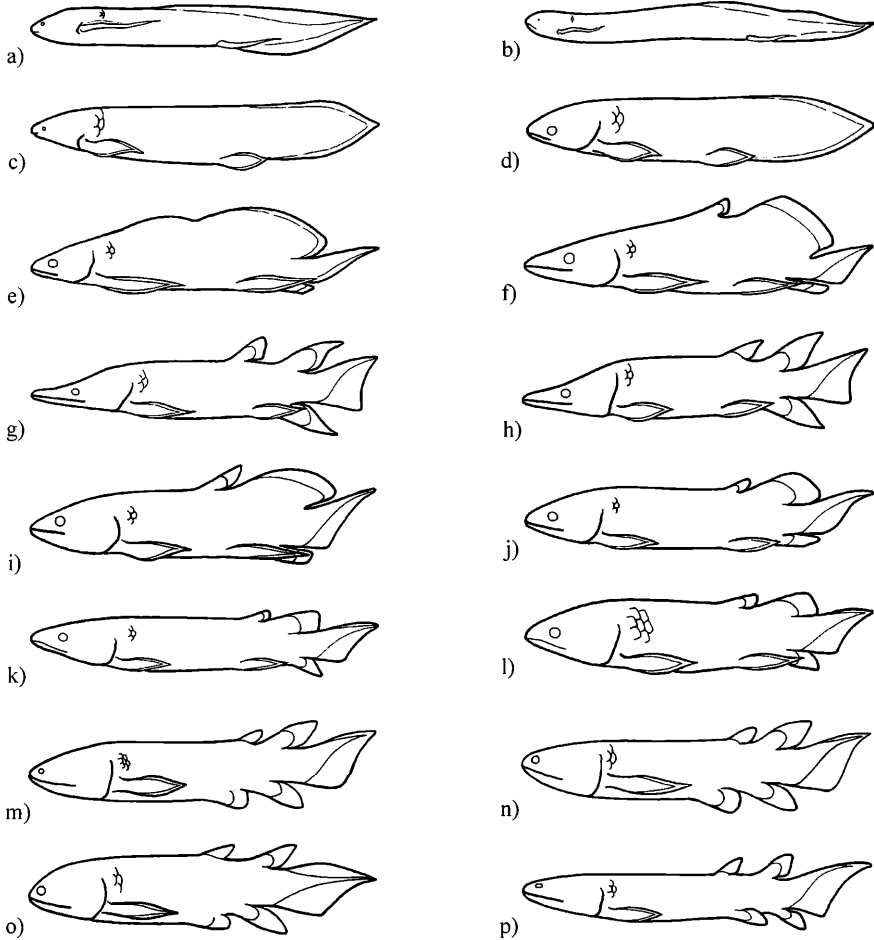


Abb. 4.3 Sarcopreygiiformen (dipnoider und porolepidider Konstruktionstyp): a) *Protopterus*, b) *Lepidosiren*, c) *Neoceratodus*, d) *Conchopoma*, e) *Scaumenacia*, f) *Fleurantia*, g) *Rhynchodipterus*, h) *Griphognathus*, i) *Barwickia*, j) *Pentlandia*, k) *Dipterus*, l) *Uranolophus*, m) *Porolepis*, n) *Holoptychius*, o) *Quebecius*, p) *Canowindra*. (Umgezeichnet nach Vorlagen bzw. Fotos aus: JARVIK 1980 a, Fig. 176, 336, A, B, 337, ARAMBOURG & GUIBÉ 1958, Fig. 1811, SCHULTZE 1969, Abb. 31, 1975 a, Abb. 11, GRAHAM-SMITH & WESTOLL 1937, Fig. 1, SÄVE-SÖDERBERGH 1937, Fig. 3, LONG 1993, Fig. 7, LEHMAN 1966 Fig. 32 F [umgez. nach DOLLO 1895, Fig. 7], FORSTER-COOPER 1937, Fig. 1, FRICKHINGER 1991, S. 964, 977, THOMSON 1973, Fig. 1, SCHULTZE & ARSENAULT 1987, Fig. 9).

Lepidosirenider Formtyp:

Diesem Formtyp lassen sich die Gattungen *Lepidosiren* (Abb. 4.3 b) und *Protopterus* (Abb. 4.3 a) zuordnen. Da von den fossilen Formen aus der Gruppe der Lepidosirenidae meines Wissens nur Zahnplatten bekannt sind, beziehen sich die folgenden Angaben ausschließlich auf die rezenten Arten. Von diesen ist die Anatomie (BISCHOFF 1840, HYRTL 1845, PETERS 1845, KLEIN 1864, HUMPHRY 1872 a, WIEDERSHEIM 1880, AYERS 1885, PARKER 1888, 1892, GALVIS-VERGARA 1977) und Lokomotionsweise bekannt (GRAY 1856, ILLIDGE 1893, JOHNELS & SVENSSON 1954, CURRY-LINDAHL 1956, GREENWOOD 1986).

Der Körper wirkt gegenüber *Neoceratodus* wesentlich schlanker und gestreckter. Dies trifft vor allem für *Lepidosiren* zu, der einen im Verhältnis zum Körperquerschnitt außerordentlich langen Rumpf aufweist. Die Körperlänge variiert zwischen etwa 30 - 45 cm bei *Protopterus amphibius* (PETERS, 1844) und bis zu 1,5 - 2 m bei *Protopterus aethiopicus* HECKEL, 1851 (BOULANGER 1909, LÜLING 1979, GREENWOOD 1986, STERBA 1990, FIEDLER 1991). Wie bei *Neoceratodus* umläuft ein unpaarer vertikaler Flossensaum den Körper. Wie dort weist der spitz zulaufende Schwanzabschnitt eine symmetrische Form auf, die aber weniger großflächig erscheint. Anders als bei *Neoceratodus* endet der ventrale Teil des Flossensaumes nicht direkt hinter dem After, sondern reicht etwas über diesen Punkt in cranialer Richtung hinaus, so daß der After aufgrund des Verspannungsprinzips aus der medianen in eine laterale Position (meist links) ausweichen muß (BISCHOFF 1840, Pl. 1/3, PETERS 1845, Pl. 1/2, AYERS 1885, WIEDERSHEIM 1892, Pl. 2/16). Die Beschuppung besteht aus, verglichen mit *Neoceratodus*, winzigen Cycloidschuppen, die weit auf die fädigen Flossenstrahlen reichen. Die Flossensaumkonstruktion (Abb. 4.2 a) und das Axialskelett (Abb. 4.10 a) sowie die Struktur des Rippenkorbes entspricht im Prinzip den für *Neoceratodus* beschriebenen Verhältnissen (BISCHOFF 1840, Pl. 2/1, 2/2, HYRTL, 1845, Pl. 1/2, PETERS 1845, Pl. 2/2, 3/9, GOODRICH 1909, Fig. 204, 205, GALVIS-VERGARA 1977, Fig. 2, 4). Die von MOOKERJEE et al. (1954, Fig. 1, Pl. 1/13) bei einem Exemplar von *Protopterus* beschriebenen zarten Vollwirbel werden in Anschluß an FRANCOIS und SCHULTZE (1970 a) als Präparationsartefakt angesehen.

Die dünnen paarigen Flossen besitzen einen runden bis leicht ovalen Querschnitt und weisen eine gertenartig gestreckte Gestalt auf. Bei den Brustflossen von *Protopterus*, die im Vergleich zum Körper deutlich länger sind als bei *Lepidosiren*, befindet sich an der postaxialen Flossenkante ein schmaler Saum fädiger Flossenstrahlen (Abb. 4.15 a). Bei *Protopterus amphibius* reicht dieser über die gesamte Länge der Brustflosse bis zur Flossenspitze (PETERS 1845, Pl. 1/1, 2/2), während er bei den anderen *Protopterus*-Arten auf den proximalen Bereich

beschränkt ist, hier jedoch individuell sehr verschieden groß sein kann (WIEDERSHEIM 1880). Bei letzteren Formen sind die Bauchflossen völlig frei von Flossenstrahlen (Abb. 4.16 a), wogegen sich bei *Protopterus amphibius* im distalen Flossenabschnitt ein schmaler postaxialer Flossensaum befindet (PETERS 1845, Pl. 1/2). Der proximale Bereich der Bauchflosse trägt hier ebenfalls keine Flossenstrahlen. Bei *Lepidosiren* treten weder bei den Bauch- noch bei den Brustflossen Flossenstrahlen auf. Das Endoskelett der paarigen Flossen besteht bei allen Formen aus einer gegliederten Achse, von der, abgesehen von *Protopterus amphibius*, keine weiteren Skelettelemente abzweigen (Abb. 4.15 a, 4.16 a) (GÜNTHER 1871, Pl. 36/6, WIEDERSHEIM 1880, Pl. 7/8, 1907, Fig. 98, Pl. 36/6, LANKESTER 1898, Fig. 4, LUBOSCH 1910, Fig. 43, BEMIS & LAUDER 1986, Fig. 1). Als Anomalie können äußerlich sichtbare Aufspaltungen der Achse vorkommen, die jedoch wahrscheinlich generell auf Störungen bei der Regeneration nach einer Verletzung zurückzuführen sind (HOWES 1887, Fig. 8 a, HOPLEY 1891, Fig. a-d, GOELDI 1898, Fig. 2, 3, BENL & STERBA 1964, Abb. 1, 2, BENL 1965, Abb. 1-3, CONANT 1970, Pl. 1/12, 2/13, 2/14). Bei *Protopterus amphibius* befindet sich regulär an der postaxialen Seite der Brustflosse eine äußerlich nicht sichtbare Reihe von dicht nebeneinander stehenden kurzen, knorpeligen Skelettstäben, die quer zur Flossenachse verlaufen und proximal mit dieser in Kontakt stehen (PETERS 1845, Pl. 3/8, SCHNEIDER 1886). Distal sitzen den postaxialen Skelettstäben die Flossenstrahlen des schmalen postaxialen Flossensaumes auf. Die Flossenmuskulatur zieht beim lepidosireniden Formtyp, die Flossenachse umhüllend, von Segment zu Segment (WIEDERSHEIM 1892, Pl. 2/16).

Der Schultergürtel scheint aus nur zwei sehr schmalen und im Vergleich zu *Neoceratodus* sehr zart wirkenden gebogenen Elementen zu bestehen, die sich ventral berühren (BISCHOFF 1840, Pl. 2/4, PETERS 1845, Pl. 2/2, GEGENBAUR 1865, Pl. 6/1, WIEDERSHEIM 1880, Pl. 7/8, BISHOP & FOXON 1968, Pl. 1, 4, 5, BEMIS & LAUDER 1986, Fig. 1). Zusammen bilden sie eine U-förmige Struktur, die völlig in den Körper versenkt ist (Abb. 4.11 a). Die Brustflossen setzen sehr hoch an, etwa auf der Höhe der Mittellinie des Körpers. Das Becken entspricht vom Prinzip her den für *Neoceratodus* beschriebenen Verhältnissen (Abb. 4.13 a) (BISCHOFF 1840, Pl. 2/5, GÜNTHER 1871, Pl. 36/6, HUMPHRY 1872 a, Fig. 23, WIEDERSHEIM 1907, Fig. 98).

Lepidosiren und *Protopterus* besitzen paarige Lungen (GOODRICH 1930, BERTIN 1958 b), die im Gegensatz zur Lunge von *Neoceratodus* eine bedeutende Rolle bei der Respiration spielen (JOHANSEN & LENFANT 1967, 1968). Der überwiegende Teil des Sauerstoffbedarfs wird hier über die Lungen gedeckt. Die Abhängigkeit von der Lungenatmung ist sogar so groß, daß selbst in sauerstoffreichem Wasser nicht auf eine Sauer-

stoffaufnahme durch die Lungen verzichtet werden kann. Aber auch hier scheint die Fähigkeit zur Eliminierung von CO₂ gering zu sein, so daß ein großer Teil des Kohlendioxids über die Kiemen abgegeben werden muß (McMAHON 1970).

Fleurantiider Formtyp:

Diesem Formkreis können die fossilen Gattungen *Fleurantia* (Abb. 4.3 f) und *Scaumenacia* (Abb. 4.3 e) zugeordnet werden.

Die Körperform ist stark geprägt von der großflächigen 2. Dorsalen, so daß der Umriss hochrückig erscheint. Der Körperstamm ist jedoch von fusiformer Gestalt, und der Rumpf weist einen eher runden Querschnitt auf. Die Körpergröße variiert meist zwischen etwa 10 und 30 cm (GRAHAM-SMITH & WESTOLL 1937, JARVIK 1959, 1980 a). Bei *Scaumenacia* können offen-

bar auch Exemplare von bis zu 60 cm vorkommen (SMNK 2338 PAL). Die kurz vor der Höhe des Beckens befindliche 1. Dorsale ist bei *Fleurantia* klein und engbasig. Sie enthält nur eine einzige Flossenstütze, der die vergleichsweise langen Flossenstrahlen distal aufsitzen (Abb. 4.4 a). Diese sind in einen gegliederten und einen etwa gleich großen, ungegliederten Abschnitt unterteilt. Der gegliederte Teil verzweigt sich bei *Fleurantia* in distaler Richtung vielfach, wobei die Flossenstrahlen immer dünner werden. Im Gegensatz zu *Fleurantia* beginnt die niedrige und breitbasige 1. Dorsale von *Scaumenacia* schon kurz hinter dem Kopf. Sie ragt nur wenig über die Körperkontur hinaus und erstreckt sich etwa bis zur Rumpfmittle, wo in direktem Anschluß die ausge-dehnte 2. Dorsale beginnt. Flossenstützen sind bei der 1. Dorsalen von *Scaumenacia* nicht überliefert. Es ist jedoch anzunehmen, daß beim lebenden Tier knorpelige Skelettelemente vorhanden waren, auf denen die kurzen, nach CLOUTIER (1996 a) ungegliederten und unverzweigten, Flossenstrahlen distal aufsaßen.

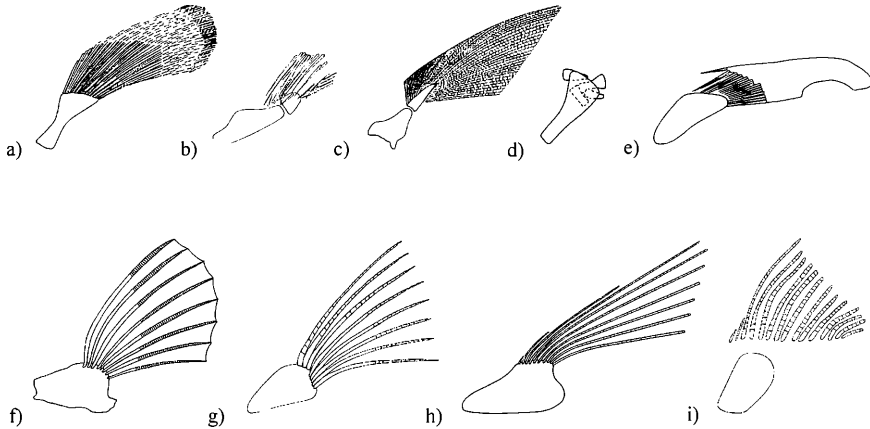


Abb. 4.4 1. Dorsalia (linke Seite von lateral): a) *Fleurantia*, b) *Dipterus*, c) *Eusthenopteron*, d) *Strepsodus*, e) *Glyptolepis*, f) *Latimeria*, g) *Diplurus*, h) *Laugia*, i) *Allenopterus*. (Umgezeichnet nach Vorlagen von: GRAHAM-SMITH & WESTOLL 1937, Fig. 1, AHLBERG & TREWIN 1995, 5 b, ANDREWS & WESTOLL 1970 a, Fig. 27, 1970 b, Fig. 14, JARVIK 1980 a, Fig. 72, AHLBERG 1991 a, Fig. 1 D, MILLOT & ANTHONY 1958 b, Fig. 1, SCHAEFFER 1948, Fig. 1, STENSIÖ 1932 b, Fig. 25, LUND & LUND 1984, Fig. 4).

Das Endoskelett der 2. Dorsalen (Abb. 4.5 a) besteht aus zahlreichen parallel stehenden, unverzweigten Skelettstäben, die bei beiden Formen in zwei leicht bikonkave Elemente untergliedert sind (GOODRICH 1904, Pl. 35/4, GRAHAM-SMITH & WESTOLL 1937, Fig. 1, CLOUTIER 1996 a, Fig. 7, 8). Die Kontaktstellen der einzelnen Elementepaare liegen innerhalb der Flosse auf einer geraden Linie, so daß sich der distale Teil des Flossenendoskeletts gegen den proximalen Teil abknicken läßt. Die distalen Skelettstäbe sind über den größten Teil ihrer Länge beiderseits von den proximalen Schenkeln der Flossenstrahlen bedeckt. Diese sind wie im Fall der 1. Dorsalen in einen gegliederten und einen etwa

gleich großen ungegliederten Abschnitt unterteilt. Während sich die Flossenstrahlen bei *Fleurantia* nach distal vielfach verzweigen (GRAHAM-SMITH & WESTOLL 1937), sind sie bei *Scaumenacia* nur wenig verzweigt (GOODRICH 1904, Pl. 35/4, JARVIK 1959, Pl. 5, CLOUTIER 1996 a).

Die Anale ist bei beiden Formen bedeutend schmaler als die 2. Dorsale und erstreckt sich, nahezu horizontal verlaufend, bis zum caudalen Ende des ventralen Schwanzflossenabschnitts. Das Endoskelett der Analen (Abb. 4.6 a) besteht bei *Fleurantia* und *Scaumenacia* aus einem proximal liegenden basalen Skelettelement,

an das sich drei bis vier Skelettstäbe anschließen, die meist mit je einem weiteren distalen Element artikulieren (GRAHAM-SMITH & WESTOLL 1937, Fig. 1, 11, CLOUTIER 1996 a, Fig. 7). Das basale Element besitzt eine ähnlich bikonkave Form wie die distalen Skelettstäbe, es ist aber deutlich größer als diese. Da die Artikulationsstellen zwischen den Skelettelementen jeweils auf einer gemeinsamen Geraden liegen, besitzt die Anale zwei Knickstellen, über die die Flosse abgewinkelt werden kann. Die Flossenstrahlen zeigen den für die Dorsalia geschilderten Aufbau. Auch hier sind die distalen Elemente des Flossenskeletts zum großen Teil von Flossenstrahlen bedeckt. Der Körper beider Formen ist von cosminlosen Cycloidschuppen bedeckt, die sich weit auf die Flossenstrahlen erstrecken. Bei *Scaumenacia* und *Fleurantia* reicht die Beschuppung bis auf den distalen Rand der Flossenstrahlen, so daß von diesen nur ein schmaler Saum äußerlich sichtbar bleibt (JARVIK 1959, Fig. 17 A, Pl. 5, CLOUTIER 1996 a). Wie bei *Neoceratodus* nimmt die Größe der Flossenschuppen in distaler Richtung stark ab.

Die bis zur Schwanzspitze durchgehende Chorda dorsalis weist bei beiden Formen wie bei *Neoceratodus* keine Einschnürungen auf. Im Gegensatz zu diesem verläuft sie jedoch nicht gerade, sondern folgt im Rumpfbereich einem leicht dorsalkonvexen Bogen und biegt im Schwanzabschnitt etwas nach dorsal ab. Die somit epizerke Schwanzflosse erscheint verglichen mit der 2. Dorsalen kleinflächig. Sie besitzt einen sehr kleinen, nur als schmaler Flossenstrahlensaum ausgebildeten epichordalen und einen größeren, bei *Fleurantia* triangulären hypochordalen Abschnitt, dessen Flossenstrahlen denselben Aufbau wie bei den anderen unpaaren Flossen aufweisen. Sie entspringen an den distalen Enden zahlreicher kurzer, parallelstehender Skelettstäbe, die sich zumindest im anterioren Schwanzabschnitt an je einen Hämalbogen distal anschließen. Bei *Scaumenacia* ist der hypochordale Abschnitt deutlich schmaler als bei *Fleurantia* und nicht triangulär. So wirkt die Caudalis von *Scaumenacia* insgesamt schlanker und gestreckter als bei *Fleurantia*. Wirbelelemente sind von beiden Formen überliefert (Abb. 4.10 c, CLOUTIER 1996 a, Fig. 7). Hier sitzen der Chorda dorsalis dorsal und ventral zahlreiche Neural- bzw. Hämalbögen auf, die mit ihren proximalen Schenkeln mit dieser in Kontakt stehen. Im Bereich der unpaaren Flossen artikulieren an den distalen Enden die Skelettstäbe der Dorsalia und das basale Element der Analis. Außerdem sind bei *Fleurantia* und *Scaumenacia* Rippen überliefert (GRAHAM-SMITH & WESTOLL 1937, Fig. 1, Pl. 1 b, CLOUTIER 1996 a, Fig. 7), die sich wahrscheinlich wie beim neoceratodiden und beim lepidosireniden Formtyp in den interseptalen Lücken des Bauchhöhlenseptums befanden.

Die lanzettlich gestalteten paarigen Flossen sind sowohl bei *Fleurantia* als auch bei *Scaumenacia* im Vergleich zum Körper lang und schmal. Die Brustflos-

sen reichen fast bis zum Becken, die etwas kürzeren Bauchflossen bis an das caudale Ende der Anales. Das Endoskelett der paarigen Flossen ist bislang von keiner Form beschrieben. Hinweise auf eine Erhaltung von Endoskelettresten einer Bauchflosse finden sich jedoch bei AHLBERG (1989, S. 149) und CLOUTIER (1996 a, S. 216). Es handelt sich dabei um ein Fossil aus dem Britischen Museum (BMNH P60487), das von AHLBERG (1989) zunächst als Rest einer *Scaumenacia* identifiziert wurde und das zehn Axialelemente (Mesomere) aufweist. Nach CLOUTIER (1996 a) sollen die erwähnten Reste jedoch zu *Fleurantia* gehören. Außerdem sei noch eine einzelne, von den Axialelementen abzweigende Reihe von Skelettstäben (Radialia) überliefert, die distal mit Flossenstrahlen in Verbindung stehen. Leider finden sich, außer diesen Hinweisen, bei beiden Autoren weder Abbildungen noch eine Beschreibung des Stückes. Trotzdem kann auf der Basis der genannten Informationen davon ausgegangen werden, daß der skeletale Aufbau im Prinzip dem von *Neoceratodus* entspricht.

Der dermale Schultergürtel ist von *Scaumenacia* und *Fleurantia* bekannt (JARVIK 1980 a, Fig. 335, GRAHAM-SMITH & WESTOLL 1937, Fig. 1, 3, 7 a, 10, Pl. 1, CLOUTIER 1996 a, Abb. 7). Er wirkt in der Lateralansicht sichelförmig und besteht wie bei allen anderen Formtypen aus drei paarigen dermalen Elementen. Nach CLOUTIER (1996 a) soll der Schultergürtel von *Fleurantia* komplett in den Körper eingesenkt gewesen sein. Bei *Scaumenacia* war zumindest ein Teil des Schultergürtels in den Körper eingesenkt (JARVIK 1980 a, CAMPBELL & BARWICK 1986). Die endoskelettalen Schultergürtel-elemente (Scapulocoracoide) sind meines Wissens bei keiner der in Frage kommenden Formen rekonstruierbar. Über die Gelenkung mit den Brustflossen läßt sich daher keine gesicherte Aussage machen. Für die Bauchflossengelenkung mit dem Becken gilt dasselbe. Der überlieferte Teil des Beckens von *Fleurantia* besteht aus zwei voneinander getrennten, kurzen Skelettelementen (GRAHAM-SMITH & WESTOLL 1937, Fig. 1, Pl. 1 a, CLOUTIER 1996 a, Fig. 7 B, 15).

Griphognathider Formtyp:

Diesem Formtyp können die fossilen Gattungen *Griphognathus* (Abb. 4.3 h) und *Rhynchodipterus* (Abb. 4.3 g) zugeordnet werden.

Die Körpergestalt wirkt durch den schlanken, gestreckten Rumpf, die schnabelförmig ausgezogene Schnauze und die weit caudal liegenden unpaaren Flossen hechtartig. Die Körperlänge variiert zwischen etwa 25 cm und 60 cm. Die engbasige 1. Dorsale liegt bei *Griphognathus* etwa auf der Höhe des Beckens und bei *Rhynchodipterus* kurz davor. Das Endoskelett der 1. Dorsalen ist meines Wissens bei beiden Formen unbekannt. Die Breite der Flossenbasis und die Ansatzstelle

der knöchernen Flossenstrahlen (*Lepidotrichia*) läßt jedoch den Schluß zu, daß es aus ein bis maximal drei unverzweigten, sowie ungegliederten Skelettstäben bestand. Der ungegliederte proximale Teil der Flossenstrahlen aller unpaaren Flossen macht bei *Griphognathus* etwa ein Fünftel (SCHULTZE 1969, Fig. 30, 31, Pl. 3/3, 8/2, 8/3) und bei *Rhynchodipterus* fast die Hälfte der Gesamtlänge aus (SÄVE-SÖDERBERGH 1937, Fig. 1 A, C, 2, 3). Der gegliederte Teil ist bei beiden Formen nur leicht verzweigt.

Während das Flossenendoskelett von *Griphognathus* unbekannt ist, sind bei *Rhynchodipterus* Teile des Endoskeletts der 2. Dorsalen, der Analen und der Caudalen überliefert (SÄVE-SÖDERBERGH 1937, Fig. 1 A, 2). Das Flossenskelett der weit caudal liegenden 2. Dorsalen bestand bei letzterem wahrscheinlich aus fünf bis sechs unverzweigten, in je zwei Elemente untergliederten Skelettstäben, von denen die hinteren vier erhalten sind (Abb. 4.5 b). Die Artikulationsstellen der basalen und distalen Elemente der einzelnen Skelettstäbe liegen auf einer gemeinsamen Geraden, so daß der distale Teil der Flosse entlang dieser Linie gegen den basalen Teil abgewinkelt werden konnte. Die Überlappungszone der Flossenstrahlen mit den distalen Spitzen der Flossenstützen ist verglichen mit den Verhältnissen bei *Fleurantia* schmal. Die Ansatzstelle der Flossenstrahlen und die Breite der Basis läßt bei *Griphognathus* den Schluß zu, daß die 2. Dorsale ähnlich aufgebaut war wie die von *Rhynchodipterus*, diese jedoch wahrscheinlich nur vier Flossenstützen besaß. Die Anale entspricht bei beiden Formen in Größe, Gestalt und Lage der 2. Dorsalen. Gemeinsam bilden sie ein vertikales Flossenpaar (zum Begriff des vertikalen Flossenpaares siehe WAHLERT 1968). Aus biomechanischen Gründen ist daher anzunehmen, daß das Flossenendoskelett der Analen in ihrem prinzipiellen Aufbau dem der 2. Dorsale entspricht. Die Zahl der Flossenstützen war, nach der Breite der Flossenbasis zu urteilen, bei der Analen wahrscheinlich geringer als bei der 2. Dorsalen. So besaß *Griphognathus* wahrscheinlich drei und *Rhynchodipterus* vier Flossenstützen, wobei bei letzterem die distalen Elemente von drei Flossenstützen überliefert sind (Abb. 4.6 b). Die Schwanzflosse ist bei beiden Formen deutlich epizerk und besitzt einen großflächigen, triangulären hypochordalen Abschnitt. Ein epichordaler Abschnitt fehlt. Bei *Rhynchodipterus* sitzen die Flossenstrahlen der Schwanzflosse auf einer Reihe ungegliederter Skelettstäbe auf (Abb. 4.9 a), die in Größe und Form den distalen Flossenstützen der 2. Dorsalen ähneln. Der Körper war von cosminlosen Cycloidschuppen bedeckt. Es ist anzunehmen, daß der ungegliederte Teil der Flossenstrahlen ebenfalls beschuppt war, und die Schuppengröße nach distal schnell abnahm. Danach blieb bei *Griphognathus* ein größerer Teil der Flossenstrahlen äußerlich sichtbar als bei *Rhynchodipterus*.

Die Chorda dorsalis ist bei *Griphognathus* stark durch amphicoele Vollwirbel eingeschnürt (Abb. 4.10 d). Nach SÄVE-SÖDERBERGH (1937) besitzt *Rhynchodipterus* ebenfalls Vollwirbel. Nach LEHMAN (1959) sind Vollwirbel auch von *Soederberghia* (bei JARVIK 1952 Form A, Fig. 16, A, B, Pl. 8/7-9) und *Jarvikia* (bei JARVIK 1952 Form B, Fig. 16 C, D, 17, 18, Pl. 8/1-6) bekannt (Abb. 4.10 e, f). Möglicherweise entsprachen die beiden Formen ebenfalls dem griphognathiden Formtyp. Da hier zu wenig vom Postcranialskelett überliefert ist, bleibt die Zuordnung jedoch ungewiß. Bei *Griphognathus* sind auch Neuralbögen überliefert (ROSEN et al. 1981, Fig. 54 A). Diese artikulieren nach den Angaben der genannten Autoren distal mit je einem Skelettstab (Supraneurium). Es ist anzunehmen, daß ebenfalls Hämalbögen vorhanden waren, die ihrerseits wiederum mit zahlreichen Skelettstäben (Infraneurialia) distal artikulierten. Außerdem ist anzunehmen, daß die Skelettstäbe der unpaaren Flossen ebenfalls mit den distalen Enden der Neural- bzw. Hämalbögen artikulierten. Rippen sind sowohl bei *Griphognathus* (ROSEN et al. 1981, Fig. 54 A) als auch bei *Rhynchodipterus* nachgewiesen (SÄVE-SÖDERBERGH 1937). Die paarigen Flossen sind bei beiden Formen schlecht erhalten. Ihr genaues Aussehen ist daher bislang nicht rekonstruierbar. Sicher ist, daß die Gestalt lanzettlich war, obwohl die genaue Länge und Breite der Flossen nicht klar erkennbar ist. Wahrscheinlich waren sie im Verhältnis zur Körperlänge nicht so lang und dünn wie bei *Scuemenacia* und *Fleurantia*. Da die erhaltenen Flossenstrahlen auf eine imaginäre Achse konvergieren, kann angenommen werden, daß die paarigen Flossen prinzipiell dem Aufbau von *Neoceratodus* entsprachen. Der dermale Schultergürtel ist bei *Griphognathus* überliefert (SCHULTZE 1969, Abb. 19-26, 43 b, CAMPBELL & BARWICK 1986, Fig. 11). Er besteht aus drei paarigen Unterheiten. Den weitaus überwiegenden Teil machen die breiten ventralen und ventrolateralen Elemente (Claviculae u. Cleithra) aus (Abb. 4.11 c). Zusammen bilden sie eine massive, nach oben offene U-förmige Struktur, die an die Verhältnisse beim rhipidistiiden Konstruktionsstyp erinnert. Wie bei diesen war der Schultergürtel nicht in den Körper eingesenkt. Nach SCHULTZE (1969) schließt sich dorsal ein Paar kleiner dermaler Elemente (Supracleithra) an, die von Schädelknochen überlagert sein sollen, also in den Körper eingesenkt sind. Der endoskeletale Teil des Schultergürtels scheint dem von *Chirodipterus* ähnlich zu sein (Abb. 4.11 d). Von mesial betrachtet zeigt er eine dreieckige Form, wobei die Basis dem ventrolateralen Teil des dermalen Schultergürtels aufsitzt, und die Spitze nach caudal weist. Ob bei *Griphognathus* ebenfalls drei Kontaktflächen und die entsprechenden Foramina vorhanden waren, ist aus der Abbildung in CAMPBELL & BARWICK (1986, Fig. 11) nicht zu erkennen. Hinweise finden sich auch nicht im Text. Die Gelenkung mit den Brustflossen ist aufgrund des Erhaltungszustands nicht rekonstruierbar.

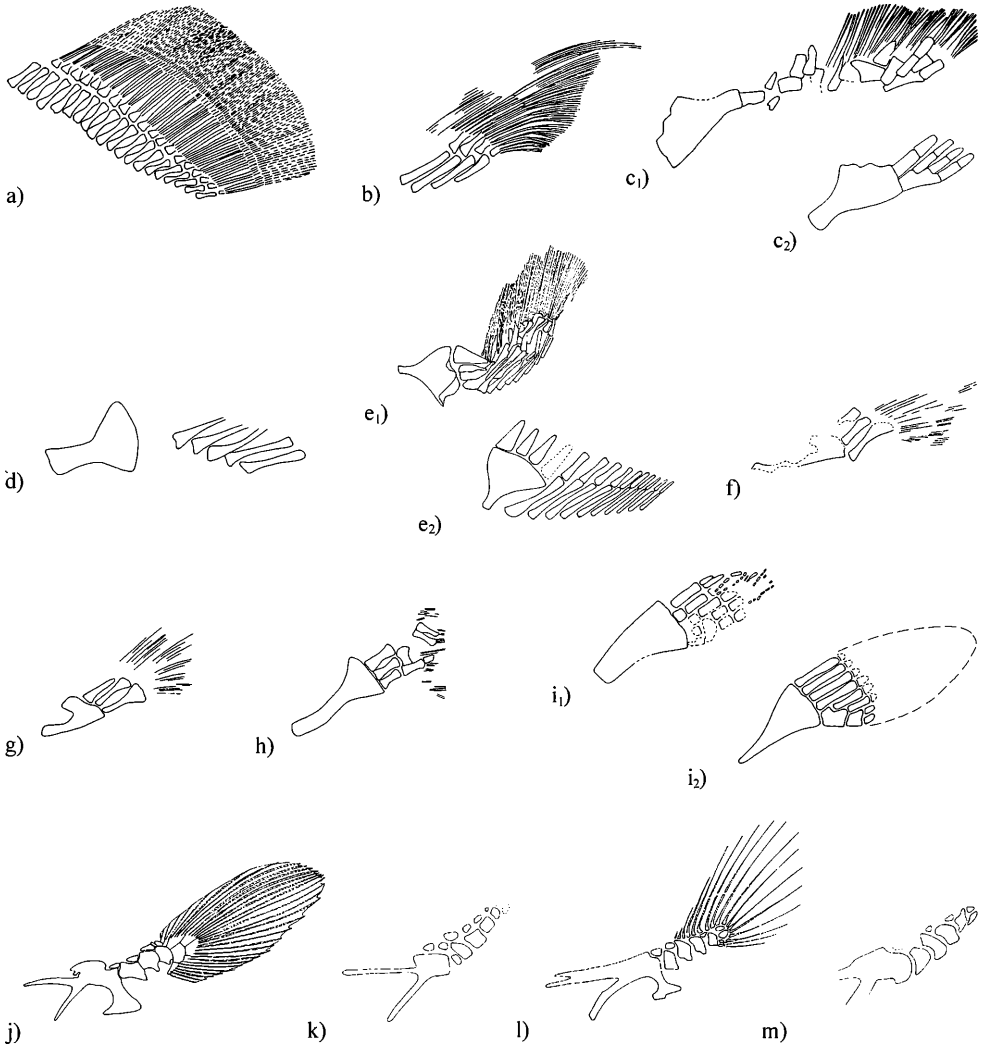


Abb. 4.5 2. Dorsalia (linke Seite von lateral): a) *Fleurantia*, b) *Rhynchodipterus*, c₁) *Dipterus* (Fossil), c₂) *Dipterus* (Rekonstruktion), d) *Rhinodipterus*, e₁) Dipnoi indet (Fossil), e₂) Dipnoi indet (Rekonstruktion), f) *Rhizodopsis*, g) *Eusthenopteron*, h) *Strep-sodus*, i₁) *Glyptolepis* (Fossil), i₂) *Glyptolepis* (Rekonstruktion), j) *Latimeria*, k) *Hainbergia*, l) *Laugia*, m) *Cocco-derma*. (Umgezeichnet nach Vorlagen von: GRAHAM-SMITH & WESTOLL 1937, Fig. 1, SÄVE-SÖDERBERGH 1937, Fig. 2, AHLBERG 1991 a, Fig. 1 C, AHLBERG & TREWIN 1995, Fig. 5 b, 12, a, b, SCHULTZE 1975 b, 2 c, ANDREWS & WESTOLL 1970 a, Fig. 25 a, 1970 b, Fig. 1 a, JARVIK 1980 a, Fig. 200 E, MILLOT & ANTHONY 1958 b, Fig. 1, 24 C, SCHWEIZER 1966, Fig. 5 d, e, STENSIÖ 1932 b, Fig. 26 A).

Dipterider Formtyp:

Diesem Formtyp können die fossilen Gattungen *Dipterus* (Abb. 4.3 k), *Pentlandia* (Abb. 4.3 j) und *Rhinodipterus* zugeordnet werden.

Der schlank wirkende Körper besitzt eine fusiform gestreckte Gestalt. Die Körperlänge variiert meist zwischen etwa 10 cm und 30 cm. Die beiden Dorsalia und die Analis liegen weit caudal. Die 1. Dorsale befindet sich bei allen drei Formen etwa auf der Höhe des Beckens. Sie ist verglichen mit den anderen unpaaren Flossen und verglichen mit der 1. Dorsalen der meisten anderen Dipnoer klein und engbasig, ähnlich der von *Fleurantia*. Das Endoskelett der 1. Dorsalen ist nur von *Dipterus* bekannt (SCHULTZE 1975 b, Fig. 3, Pl. 1/1, AHLBERG 1991 a, ohne Abb., AHLBERG & TREWIN 1995, Fig. 4, 5 b, 9). Es besteht aus einem schmalen basalen Element und einem einzigen, sich distal anschließenden, extrem kurzen Skelettstab (Abb. 4.4 b). An diesen schließen sich die Flossenstrahlen an. Es kann davon ausgegangen werden, daß die anderen beiden Formen aufgrund ihrer engen Flossenbasen ebenfalls über nur eine Flossenstütze verfügten. Der ungegliederte proximale Abschnitt der knöchernen Flossenstrahlen (*Lepidotrichia*) macht bei allen unpaaren Flossen etwa zwei Fünftel der Gesamtlänge aus (FORSTER-COOPER 1937, Pl. 1-3, JARVIK 1959, Fig. 18 A). Der gegliederte Bereich verzweigt sich nur wenig.

Endoskelettreste der 2. Dorsalen und der Analen sind von *Dipterus* und *Rhinodipterus* bekannt (SCHULTZE 1975 b, Fig. 2 c, 3 b, Pl. 1/1, AHLBERG 1991 a, Fig. 1 C, AHLBERG & TREWIN 1995, Fig. 4, 5 b, 9). Die 2. Dorsale wirkt gegenüber der ersten breitbasig. Ihr Endoskelett besteht bei *Dipterus* aus einem großflächigen, triangulären basalen Element und zahlreichen Skelettstäben, die im hinteren Bereich offenbar ein Verzweigungsmuster aufweisen (Abb. 4.5 c₁). Nach einer Rekonstruktion von AHLBERG (1991 a, Fig. 1 C) schließen sich an das nach distal breiter werdende basale Element fünf bis sechs weitere Elemente an (Abb. 4.5 c₂). Während die vorderen eine stabförmige, in zwei Teile gegliederte Gestalt aufweisen, ist das am weitesten caudal liegende Element proximal schmal und verbreitert sich in distaler Richtung, so daß sich hier drei weitere Elemente anschließen können. Diese gliedern sich wie die vorderen Elemente in zwei Teile. Die Artikulationsstellen der einzelnen Skelettelemente liegen nicht auf einer gemeinsamen Linie, sondern sind so zueinander versetzt, daß die mechanische Limitation der Flossenbeweglichkeit in caudaler Richtung kontinuierlich abnimmt. Die Flosse erhält durch die genannte Strukturierung eine relativ starre Vorderkante (*leading edge*) und eine nach caudal flexibler werdende Hinterkante (*trailing edge*).

Von *Rhinodipterus* ist bei einem Exemplar das Basalelement der 2. Dorsalen überliefert. Es entspricht in seiner Form und Position etwa dem von *Dipterus*. Caudodorsal des Basalelements befinden sich fünf parallelstehende Skelettstäbe, die von SCHULTZE (1975 b) als Skelettelemente (Radien) der 2. Dorsalen gedeutet werden (Abb. 4.5 d). Nach dieser Überlieferung scheint das Endoskelett der 2. Dorsalen von *Rhinodipterus* im Gegensatz zu dem von *Dipterus* unverzweigt gewesen zu sein. Der genaue Aufbau des Flossenskeletts läßt sich jedoch nicht sicher rekonstruieren. Geschlossen von der Breite der Flossenbasis erscheint es am wahrscheinlichsten, daß die genannten Skelettstäbe distal am Basalelement ansetzen und keine weiteren Skelettelemente mehr vorhanden waren. Eine weitere Deutung bietet sich jedoch auf der Grundlage der Kenntnis eines von AHLBERG & TREWIN (1995, Fig. 12 a) erwähnten und abgebildeten Fragments eines undeterminierten fossilen Lungenfisches an, bei dem das Endoskelett der 2. Dorsalen erhalten ist (Abb. 4.5 e₁). Dieses besteht aus einem triangulären Basalelement und vielen unverzweigten Skelettstäben, die jedoch nicht in ihrem natürlichen Verband überliefert sind. Da letztere zu zahlreich sind, um sich distal an das Basalelement anzuschließen, nehmen AHLBERG & TREWIN (1995, Fig. 12 b) an, daß sich einige der Skelettstäbe caudal und parallel zum Basalelement befanden (Abb. 4.5 e₂). Danach wäre die Flossenbasis bei dieser Form relativ breit gewesen. AHLBERG & TREWIN (1995) geben an, daß sich ein ähnlicher Skelettaufbau der 2. Dorsalen auch bei einem Exemplar von *Pentlandia* (BMNH 42473) findet, und dieser nach einer mündlichen Auskunft von LONG offenbar auch bei *Howidipterus* und *Barwickia* realisiert ist. Folgt man der Interpretation von AHLBERG & TREWIN könnten die genannten Skelettstäbe von *Rhinodipterus* ebenfalls als caudal und parallel zum Basalelement liegend angenommen werden. Es ist jedoch fraglich, ob die Breite der Flossenbasis ausreicht, um so viele nebeneinander stehende Skelettelemente unterzubringen. Bei *Pentlandia*, bei der die Flossenbasis der 2. Dorsalen breiter ist als bei *Dipterus* und *Rhinodipterus*, ist das erwähnte Arrangement der Skelettelemente durchaus denkbar. Nach vereinfachten Habitusrekonstruktionen von *Howidipterus* und *Barwickia* (Abb. 4.3 i) zu urteilen, die sich in LONGS „The rise of fishes“ (1995, S. 164, 175) finden, scheint die Flossenbasis bei diesen Formen noch breiter als bei *Pentlandia* gewesen zu sein. Die Breite reicht sogar fast an die Verhältnisse bei *Fleurantia* heran. Da mir außer den genannten Habitusrekonstruktionen von *Howidipterus* und *Barwickia* keine weiteren Informationen über das Postcranialskelett zugänglich waren, können die beiden Formen hier jedoch nicht berücksichtigt werden. Wahrscheinlich rechtfertigen sie aber die Aufstellung eines eigenen Formtyps. Hierzu ist die mir zur Verfügung stehende Datenbasis jedoch bislang zu gering.

Die wesentlich kleinere sowie engbasige Anale liegt beim dipteriden Formtyp der 2. Dorsalen direkt gegen-

über. Letztere ist bei *Dipterus* etwa doppelt so breit und bei *Pentlandia* sogar dreimal so breit wie die Anale. Aufgrund dieses Ungleichgewichts kann hier nicht von einem vertikalen Flossenpaar gesprochen werden. Das Endoskelett der Analis ist bei *Dipterus* und *Rhinodipterus* überliefert (AHLBERG & TREWIN 1995, Fig. 4, 5, 9, SCHULTZE 1975 b, Fig. 2 c). Es besteht aus einem triangulären proximalen Element, an das sich bei *Dipterus* vier unverzweigte sowie gegliederte Skelettstäbe anschließen, deren Artikulationsstellen auf einer Achse liegen (Abb. 4.6 c). Der distale Flossenteil läßt sich damit entlang dieser Achse gegen den proximalen abwinkeln. Bei *Rhinodipterus* sind neben dem Basalelement nur drei weitere Skelettelemente der Analis überliefert (Abb. 4.6 d). Aufgrund der gleichen äußeren Gestalt und Größe kann aber davon ausgegangen werden, daß ein ähnliches Flossenskelett wie bei *Dipterus* vorlag. Die epizerke Caudalis besitzt bei allen drei Formen einen sehr kleinen saumartigen epichordalen und einen großen triangulären hypochordalen Abschnitt. Die den Körper bedeckenden Cycloidschuppen weisen bei *Dipterus* und *Rhinodipterus* eine Cosmenschicht auf (FORSTER-COOPER 1937, GROSS 1956). Die Schuppen reichten wahrscheinlich wie bei den anderen Formen des dipnoiden Konstruktionstyps bis auf die ungegliederten Abschnitte der Flossenstrahlen, wo sie in distaler Richtung schnell an Größe verlieren (JARVIK 1959, Fig. 18 B).

Reste des Axialskeletts sind von *Dipterus* und *Rhinodipterus* überliefert (SCHULTZE 1975 b, Fig. 2, 3, Pl. 1, 2, AHLBERG 1991 a, ohne Abb., AHLBERG & TREWIN 1995, Fig. 3-5, 9 b). Sie sind jedoch sehr fragmentarisch. Nach SCHULTZE (1970 a, 1975 b) und AHLBERG & TREWIN (1995) war die Chorda dorsalis nicht eingeschnürt. Einige Exemplare von *Dipterus* weisen jedoch unter der Körperbeschuppung perlchnurartig aneinandergereihte Knoten auf, die eine aus Vollwirbeln bestehende Wirbelsäule vermuten lassen (PANDER 1858, Pl. 1/1, 2/6, JARVIK 1952, Fig. 21). Nach SCHULTZE (1970 a) handelt es sich dabei jedoch um karbonisierte Erhaltung der Chorda dorsalis, durch die das Vorhandensein von Wirbelkörpern nur vorgetäuscht wird. Bei den von AHLBERG & TREWIN (1995) beschriebenen *Dipterus*-Exemplaren sind Neuralbögen überliefert (Abb. 4.10 g), an die sich distal in zwei Teile gegliederte Skelettstäbe (Supraneuralia) anschließen. Bei den von SCHULTZE (1975 b) beschriebenen Stücken sind auch Hämalbögen und ventrale Wirbelelemente überliefert. An letzteren setzen die ebenfalls erhaltenen Rippen an. Im Schwanzflossenbereich schließen sich an die distalen Enden der Hämalbögen kurze, ungegliederte Skelettstäbe an, denen die Flossenstrahlen der Caudalis aufsitzen (Abb. 4.9 b). Bei *Rhinodipterus* sind vom Axialskelett nur Neural- und Hämalbögen sowie Rippen überliefert. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß wie bei *Dipterus* noch weitere Skelettelemente vorhanden waren, die jedoch nicht erhalten geblieben sind.

Von den paarigen Flossen sind die Flossenstrahlen und die Flossenbeschuppung überliefert. Die äußere Gestalt und die Größe der paarigen Flossen ist gut zu erkennen. Sie sind im Verhältnis zum Körper wesentlich kürzer als bei *Scaumenacia* und *Fleurantia*. Ihre relative Länge entspricht eher der von *Neoceratodus*. Die Breite scheint jedoch deutlich geringer zu sein als bei diesem. Von *Dipterus* ist in neuerer Zeit eine fragmentarische Überlieferung des Brustflossenendoskeletts bekannt geworden (Abb. 4.15 d, AHLBERG & TREWIN 1995, Fig. 1, 2). Es scheint den gleichen prinzipiellen Aufbau wie das von *Neoceratodus* zu besitzen. Einen Hinweis auf eine weitere Erhaltung von Endoskelettelementen einer *Dipterus* zugeordneten Brustflosse findet sich bei AHLBERG (1989, S. 149). Bei diesem, in Privatbesitz befindlichen Stück (NHT D40) seien neun Axialelemente (Mesomere) überliefert. Leider existiert in der Literatur meines Wissens weder eine Abbildung noch eine Beschreibung des Stückes. Bei allen dem dipteriden Formtyp zugeordneten Fossilien lassen die unzureichenden Erhaltungen der Schultergürtelfragmente bislang keine Rekonstruktion zu. Das gleiche gilt für erhaltene Beckenreste.

Bei *Chirodipterus*, der taxonomisch zusammen mit *Dipterus*, *Pentlandia* und *Rhinodipterus* in die Familie der Dipteridae gestellt wird, ist der Schultergürtel gut überliefert. Der dermale Teil besteht auch hier aus drei paarigen Elementen, von denen zwei den Hauptteil darstellen (Abb. 4.11 d) und zusammen eine U-förmige Struktur bilden. Nach ROSEN et al. (1981, Fig. 39) schließt sich dorsal noch ein weiteres Paar kleiner Elemente (Supracleithra) an. Von lateral betrachtet weist der dermale Schultergürtel eine nach cranial konkave, sichelförmige Gestalt auf. Er war wahrscheinlich zu einem großen Teil in den Körper eingesenkt. Die endoskelettalen Schultergürtelglieder (Scapulocoracoid) sind mit der Innenseite des dermalen Schultergürtels über jeweils drei Kontaktflächen verbunden, was an die Verhältnisse bei *Eusthenopteron* erinnert (Abb. 4.11 g). Im Gegensatz zu letzterem sind die Kontaktflächen bei *Chirodipterus* jedoch größer und die Foramina kleiner, so daß nicht der Eindruck eines auf drei Stelzen stehenden Scapulocoracoids entsteht, wie es bei *Eusthenopteron* der Fall ist. Die Artikulationsfläche zeigt wie bei *Eusthenopteron* nach caudal, ist hier jedoch nicht deutlich birnenförmig sondern queroval (JANVIER 1980, Fig. 12, ROSEN et al. 1981, Fig. 40 B). Ob diese eine konkave, konvexe oder plane Gelenkfläche besitzt, ist jedoch aufgrund der Erhaltung nicht rekonstruierbar. Da die mir bekannten Überlieferungen des Postcranialskeletts von *Chirodipterus* eine Rekonstruktion, vor allem der Beflossung, nicht zulassen, kann jedoch nicht entschieden werden, ob diese Gattung dem hier behandelten Formtyp zugeordnet werden kann. Die Ausprägung der Brustflossenartikulation bleibt daher auch für den dipteriden Formtyp spekulativ.

Uranolophider Formtyp:

Diesem Formtyp kann bislang nur die fossile Gattung *Uranolophus* (Abb. 4.3 l) zugewiesen werden.

Die Körpergestalt ähnelt der von *Dipterus* und *Pentlandia*. Sie wirkt in der in Frickhinger (1991, S. 977) abgebildeten Rekonstruktion etwas gedrungener. Ob diese allerdings den tatsächlichen Verhältnissen gerecht wird, ist nicht sicher, denn die Erhaltung des bekannten Fossilmaterials gibt die Körperform nicht genau wieder. Das Typusexemplar weist eine Körperlänge von etwa 30 cm auf. Die folgenden Angaben zu *Uranolophus* beziehen sich auf DENISON (1968 a, b). Von den Flossen ist einzig die 1. Dorsale und ein Teil der 2. Dorsalen erhalten. Die Form und Anordnung der Dorsalia entspricht etwa der des dipteriden Formtyps. Die 1. Dorsale ist jedoch bei *Uranolophus* größer. Das Flossen-

doskelett ist nicht bekannt. Aufgrund der muskulös wirkenden Flossenbasen ist jedoch zu vermuten, daß das Endoskelett entsprechend weit ausgedehnt war und ebenso wie bei *Dipterus* ein Verzweigungsmuster aufwies. Der gegliederte Teil der Flossenstrahlen ist leicht verzweigt. Eine Angabe über das Längenverhältnis zwischen dem gegliederten und dem ungegliederten Teil findet sich in der Beschreibung von DENISON (1968 a, b) nicht. Die Schwanzflosse kann als epizerk angenommen werden. Mutmaßungen über ihre Form sind jedoch spekulativ. Der Körper ist von Rhomboidschuppen bedeckt, die eine Cosmischicht aufweisen. Die Schuppen der Flossen sind deutlich kleiner. Sie besitzen im Gegensatz zu den Körperschuppen eine cycloide Form, weisen aber ebenfalls eine Cosmischicht auf. Die Flossenbeschuppung scheint nicht so weit auf die Flossenstrahlen zu reichen wie beim dipteriden Formtyp.

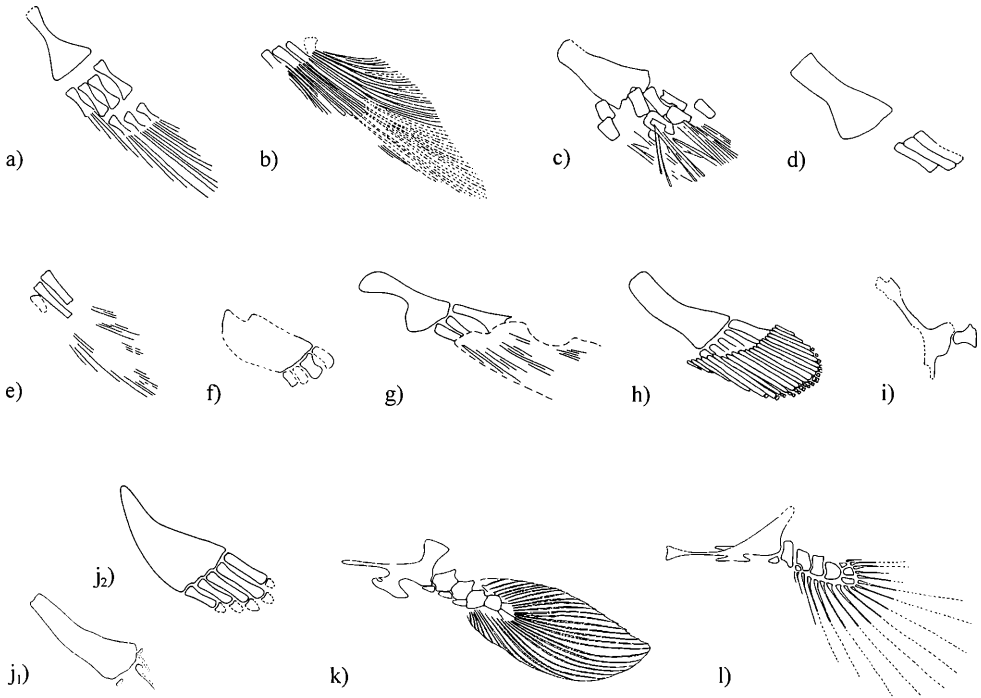


Abb. 4.6 Analia (linke Seite von lateral): a) *Fleurantia*, b) *Rhynchodipterus*, c) *Dipterus*, d) *Rhinodipterus*, e) *Rhizodopsis*, f) *Osteolepis*, g) *Eusthenopteron*, h) *?Strepsodus anculonamensis*, i) *Strepsodus sauroides*, j₁) *Glyptolepis* (Fossil), j₂) *Glyptolepis* (Rekonstruktion), k) *Latimeria*, l) *Laugia*. (Umgezeichnet nach Vorlagen von: GRAHAM-SMITH & WESTOLL 1937, Fig. 11 d, SÄVE-SÖDERBERGH 1937, Fig. 2, AHLBERG & TREWIN 1995, Fig. 5 b, SCHULTZE 1975 b, 2 c, ANDREWS & WESTOLL 1970 a, Fig. 25 a, 1970 b, Fig. 1, 5, 14, 21, ANDREWS 1985, Fig. 2 b, JARVIK 1980 a, 200 D, MILLOT & ANTHONY 1958 b, 24 D, STENSIÓ 1932 b, Fig. 21).

Die Chorda dorsalis war offenbar nicht eingeschnürt. Wirbelelemente sind im vorderen Rumpfbereich nachgewiesen (DENISON 1968 a, Fig. 21). Es handelt sich dabei um massive knöcherne Neuralbögen und eine Reihe weiterer Elemente (Abb. 4.10 h), die möglicherweise der Chorda dorsalis ventral paarig aufsaßen (Interventralia). Nach DENISON (1968 a) soll der beschriebene Aufbau dem von *Neoceratodus* und *Conchopoma* entsprechen. Diese Interpretation widerspricht jedoch den in derselben Arbeit abgebildeten Verhältnissen. Die Neuralbögen erinnern dagegen eher an die von *Dipterus* und *Glyptolepis* (Abb. 4.10 g, 4.10 s). Es gibt keine Hinweise auf Rippen bei *Uranolophus*. Trotzdem können Rippen angenommen werden. Vom dermalen Schultergürtel sind die ventralen und ventrolateralen Elemente (Cleithra und Claviculae) überliefert (Abb. 4.11 e). Ein unpaares Fragment kann möglicherweise als ventrales Schultergürtелеlement (Interclavicula) angesprochen werden. Wahrscheinlich bestand der dermale Schultergürtel wie bei den anderen dipnoiden Formtypen aus drei paarigen Elementen, zu denen hier möglicherweise noch ein unpaares hinzukommt. Er war wahrscheinlich nicht in den Körper eingesenkt und erinnert in seiner Form und Breite an die Verhältnisse beim rhipidistiiden Konstruktionstyp. Der endoskeletale Teil des Schultergürtels ist nicht überliefert. Ebenso sind die paarigen Flossen unbekannt. Der Ort der Brustflosseninsertion kann jedoch angegeben werden. Die Ansatzstelle befand sich in ventrolateraler Lage. Es ist anzunehmen, daß sich die Bauchflossen wie bei allen anderen bekannten Dipnoern auf maximaler Distanz zu den Brustflossen befanden.

4.2.2 Rhipidistiider Konstruktionstyp

Die Körpergestalt des ausschließlich fossilen rhipidistiiden Konstruktionstyps (Abb. 4.7) ist, abgesehen vom panderichthyiden Formtyp, fusiform gestreckt (Abb. 4.8 a-f). Die Körpergröße variiert zwischen 10 cm und 700 cm! Die unpaare Beflossung gliedert sich in zwei Dorsalia, eine Analis und eine entweder asymmetrisch epizerke oder symmetrisch isozerke Caudalis. Beim panderichthyiden Formtyp finden sich dagegen außer einem niedrigen Schwanzflossensaum keine weiteren unpaaren Flossen. Im Vergleich zum dipnoiden Konstruktionstyp sind die paarigen Flossen des rhipidistiiden Konstruktionstyps kurz und bis auf wenige Ausnahmen von gerundeter Gestalt. Das Endoskelett zeigt einen verzweigten Aufbau, bei dem sich generell an ein einziges proximales Element zwei weitere Elemente anschließen, von denen, abgesehen vom rhizodontiden Formtyp, nur auf das hintere Element weitere Verzweigungen folgen. Die grundsätzlich dicht beieinander stehenden Flossenstrahlen entsprechen Lepidotrichia. Sie sind generell gegliedert und verzweigt. Die Beschuppung besteht bei den meisten Formen entweder aus cosminhaltigen Rhom-

boidschuppen oder aus cosminlosen Cycloidschuppen. Die Chorda dorsalis ist von Wirbelelementen umschlossen, von denen sie jedoch nicht eingeschnürt wird. Vollwirbel sind nur von einem *Strepsodus sauroides* (BINNEY 1841) zugeordneten, fossilen Fragment bekannt (siehe unten). Die Bauchhöhle umfassende Pleuralrippen, wie sie beim dipnoiden Konstruktionstyp die Regel sind, scheinen grundsätzlich nicht vorzukommen.

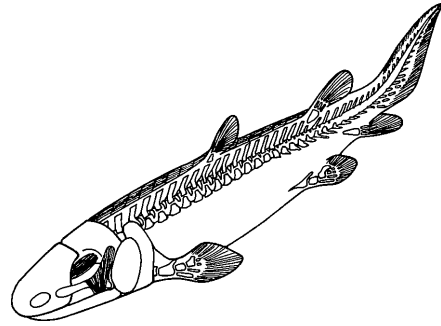


Abb. 4.7 Rhipidistiider Konstruktionstyp.

Der Schädel ist generell knöchern. Verglichen mit den meisten Formen des dipnoiden Konstruktionstyps besteht das Schädeldach aus nur wenigen Schädelplatten. Das Pinealforamen ist meist offen, kann aber auch geschlossen sein. Es liegen nach innen geöffnete Nasengänge, also echte Choanen vor. Die Kiefermechanik ist vom autodiastylem Typ (STARCK 1979). Das Gebiß besteht aus zahlreichen spitzen, zum Teil außerordentlich langen Fangzähnen. Die Zahnstruktur variiert von kleinen, einfach gestalteten Zähnen über Zähne mit leicht gefaltetem Dentin bis zu Zähnen, bei denen das Dentin eine kompliziert gefaltete Struktur aufweist. Die Kieferschließmuskulatur setzte gelenknah mit einem kurzen Hebel an, die hohe Kieferschließgeschwindigkeiten ermöglichten, mit denen die Fangzähne mit großer Wucht in die Beute geschlagen werden konnten. Hohe Kaudrücke, wie sie beim dipnoiden Konstruktionstyp obligatorisch sind, konnten jedoch aufgrund des kurzen Hebels nicht erzeugt werden. Nach THOMSON (1967 a, 1969) ist der Schädel im Gegensatz zum dipnoiden Konstruktionstyp kinetisch. Danach sind Wange, Schnauze und Kiemendeckel gegenüber dem Schädeldach beweglich. Das Neurocranium besteht aus zwei Teilen (divisio cranialis anterior bzw. divisio cranialis posterior), die über ein Gelenk (Intracranialgelenk) miteinander verbunden sein können. Über die Mobilität dieses Gelenkes gehen die Meinungen auseinander. Während THOMSON (1967 a, 1969) von einem beweglichen Gelenk ausgeht, das eine wesentliche Bedeutung für die Kiefermechanik besessen haben soll, nehmen JARVIK (1937, 1980 a) und BJERRING (1967, 1972) auf der Grundlage gut erhaltenen Fossilmaterials eine gänzliche Immobilität des Gelenkes an. Aus deren Untersu-

chungen geht hervor, daß zumindest einige Formen definitiv akinetische Schädel besessen haben müssen. Der dermale Schultergürtel ist generell nicht in den Körper eingesenkt. Er schließt sich direkt an den Schädel an und besteht, eventuell mit Ausnahme des rhizodontiden Formtyps, aus vierzehn Elementen, die zusammen einen geschlossenen Ring bilden (siehe unten). Die dorsalen Elemente stehen in direkten Kontakt mit dem Schädeldach. Den größten Teil des Schultergürtels machen die großen, paarigen ventralen und ventrolateralen Elemente (Claviculae und Cleithra) aus. Abgesehen von *Panderichthys* sitzen die endoskelettalen Teile des Schultergürtels den dermalen ventrolateralen Elementen jeweils von innen mit drei Füßchen auf. Auf das Vorhandensein von Lungen gibt es keine direkten Hinweise.

Auf der Basis der mir zur Verfügung stehenden Daten lassen sich folgende Formtypen festlegen: osteolepidider Formtyp, gyroptychider Formtyp, eusthenopterider Formtyp, panderichthyider Formtyp und rhizodontider Formtyp.

Osteolepidider Formtyp:

Diesem Formtyp können folgende fossile Gattungen zugeordnet werden: *Osteolepis* (Abb. 4.8 a), *Thursius*, *Latvius* (Abb. 4.8 b), *Callistiopterus*, *Sterropterygion*, *Megalichthys*, *Ectosteorhachis* und *Rhizodopsis*.

Der schlank wirkende Körper ist bei allen Repräsentanten fusiform gestreckt. Die Körperlänge variiert bei kleinen Formen wie *Osteolepis*, *Thursius* und *Latvius* zwischen etwa 10 cm und 30 cm (JARVIK 1948). Bei *Megalichthys* können Körperlängen von bis zu 100 cm auftreten (LONG 1995). Der Rumpf besitzt einen etwa kreisrunden Querschnitt. Die unpaaren Flossen sind bei den verschiedenen Formen, bezogen auf ihre äußere Gestalt, ihren internen Aufbau und ihre Größe, im Verhältnis zum Körper nahezu identisch. Der gegliederte Teil der knöchernen Flossenstrahlen (Lepidotrichia) weist zahlreiche Verzweigungen auf. Er ist generell klein und macht nur etwa ein Zehntel der Gesamtlänge aus. Die Flossenstrahlen sind entsprechend wenig von Schuppen bedeckt. Charakteristisch für die Flossen aller Formen sind je zwei längliche, am caudalen Rand der Flossenbasis sitzende Platten (basale Scuta), die in ihrem internen Aufbau den Schuppen entsprechen. Basale Scuta finden sich innerhalb der Sarcopterygii nur beim rhipidistiiden Konstruktionstyp und dort nur beim eusthenopteriden und gyroptychiden Formtyp, bei denen sie ebenfalls obligatorisch sind.

Das Endoskelett der 1. Dorsalen ist von keiner Form überliefert³⁸. Aufgrund der geringen Größe der Flossenbasis ist jedoch zu vermuten, daß nur eine Flossenstütze vorhanden war. Reste des Endoskeletts der 2. Dorsalen und der Analen sind bei *Rhizodopsis* (Abb. 4.5 f, 4.6 e) und *Megalichthys* (ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Fig. 1) überliefert. Es zeigt denselben prinzipiellen Aufbau wie das von *Eusthenopteron* (Abb. 4.5 g, 4.6 g). Wie bei diesem entsprechen sich die beiden Flossen in Form und Struktur spiegelbildlich. Bei *Osteolepis*, bei dem nur das Endoskelett der Analis überliefert ist (Abb. 4.6 f), nicht aber das der 2. Dorsalen, kann ebenfalls von einer Symmetrie ausgegangen werden. Es ist wahrscheinlich, daß die folgenden Verhältnisse für alle Repräsentanten dieses Formtyps gelten. Das Endoskelett besteht aus einem basalen Element, an das sich distal bei *Rhizodopsis* drei und bei *Osteolepis* vier gleich lange, ungegliederte Skelettstäbe anschließen. Die Kontaktstellen zwischen dem basalen Element und den distalen Skelettstäben liegen auf einer gemeinsamen Achse, so daß die Flosse entlang dieser Linie abgewinkelt werden kann. Im Gegensatz zur gleichen äußeren Gestalt der unpaaren Flossen und zu ihrem vom Prinzip gleichen internen Aufbau, kann die Lage der Dorsalia bei den verschiedenen Formen variieren. Während die 2. Dorsale bei *Osteolepis macrolepidotus* (Abb. 4.8 a) und *Osteolepis panderi* deutlich vor der Analen liegt, befindet sie sich bei den anderen Formen (*Thursius macrolepidotus*, *Thursius pholidotus*, *Thursius moy-thomasi* und *Latvius niger*) weit caudal und bildet mit der Analen ein vertikales Flossenpaar (Abb. 4.8 b). Die 1. Dorsale kann wie bei *Osteolepis macrolepidotus* und *Osteolepis panderi* weit cranial, etwa auf der Höhe der Rumpfmittle, oder wie bei *Thursius moy-thomasi* weit caudal, hinter der Höhe der Bauchflossen liegen. Dazwischen gibt es bei den verschiedenen Formen zahlreiche Abstufungen. Der Körper ist von cosminhaltigen Rhomboidschuppen bedeckt³⁹.

Die Chorda dorsalis war wahrscheinlich bei allen Formen nicht eingeschnürt. Sie liegt in einem geschlossenen Kanal, den die knöchernen Wirbelemente bilden. Bei *Thursius*, *Megalichthys*, *Ectosteorhachis* und *Rhizodopsis* liegen Ringwirbel vor (WOODWARD 1891, Pl. 13/4, THOMSON & VAUGHN 1968, Fig. 1, 2, ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Fig. 1 a, 7 c-e, j, 8 a, c, Pl. 2 D-H, 3, JANVIER et al. 1979, Fig. 3, 4), denen dorsal Neuralbögen und ventral im Schwanzbereich Hämalfortsätze aufsitzen (Abb. 4.10 i-k). Bei *Osteolepis* (ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Fig. 4-6, 7 a, h, Pl. 2 E) haben dagegen die Neuralbögen und Hämalbögen direkten Kontakt zur Chorda dorsalis (Abb. 4.10 l). Pro Körper-

³⁸ Nach ANDREWS & WESTOLL (1970 b, Fig. 8 b) handelt es sich bei einem isoliert gefundenen Fragment möglicherweise um eine Flossenstütze der 1. Dorsalen.

³⁹ Bei *Rhizodopsis* scheinen sowohl cosminhaltige als auch cosminlose Schuppen vorzukommen (ANDREWS & WESTOLL 1970 b). Bei *Callistiopterus* sind keine Schuppen überliefert.

segment kommen dazu noch je zwei paarige ventrale (Interzentra) und zwei ebenfalls paarige dorsale Elemente (Pleurozentra). Die einzelnen Paare können auch miteinander verwachsen vorliegen, so daß der Chordakanal von zwei sich überschneidenden Halbringen und den basalen Teilen der Neural- bzw. Hämalbögen gebildet wird. Caudal der Bauchhöhle, wo bei lebenden Fischen das paarige Bauchcoelomseptum in das unpaare mediane Septum übergeht, sitzen der Chorda dorsalis anstelle der paarigen ventralen Elemente Hämalbögen mit ihren Schenkeln auf. Die dorsalen Wirbelelemente nehmen nach caudal deutlich an Größe ab und verschwinden schließlich im Schwanzbereich vollständig, so daß der Chorda dorsalis hier nur noch die Neural- und Hämalbögen aufsitzent. An deren distalen Enden inseriert das Endoskelett der unpaaren Flossen (Abb. 4.9 c). Die Chorda dorsalis biegt im Schwanzbereich nach dorsal ab, so daß eine epizerke Schwanzflosse vorliegt. Letztere weist, vor allem bei *Latvius*, einen, verglichen mit den Formen des dipnoiden Konstruktionstyps, großen epichordalen Abschnitt auf. Der trianguläre hypochordale Abschnitt macht aber immer noch etwa zwei Drittel bis drei Viertel der Gesamtfläche aus (asymmetrisch epizerke Caudalis). Die Flossenstrahlen des epichordalen Abschnitts sitzen den Neuralfortsätzen der Neuralbögen direkt auf, während die des hypochordalen Abschnitts im vorderen Teil der Schwanzflosse an zahlreichen kurzen Skelettstäben ansetzen, die wiederum proximal mit je einem Hämalbogen artikulieren.

Bei *Osteolepis* und *Latvius* sind die Schultergürtel gut überliefert (JARVIK 1944, Fig. 8 A-C, 1948, Fig. 1, 25, 26, 32, 37, 46, 47, Pl. 2/2, 12/2, GROSS 1933, Fig. 8 C, Pl. 8/4, 8/5, 1956, Fig. 4, Pl. 3/1-3). Sie entsprechen in ihrem grundsätzlichen Aufbau dem von *Eusthenopteron* (Abb. 4.11 f) (siehe unten). Dasselbe gilt für die erhaltenen Fragmente von *Rhizodopsis*, *Megalichthys* und *Ectosteorhachis* (ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Pl. 2 B, C, 4 B-H, Fig. 2 b, 3 a, THOMSON & RACKOFF 1974, Pl. 1, 2, Fig. 1-4). Es ist anzunehmen, daß dieser Schultergürteltyp sowie die Art der Gelenkung mit den Brustflossen für den osteolepididen Formtyp obligatorisch ist. Dies trifft auch auf die von JANVIER (1980, Fig. 2, 5, 6, 8) beschriebenen Stücke aus dem mittleren Osten zu, die jedoch nicht einer bestimmten Gattung zugeordnet werden können.

Die äußere Gestalt und die Beschuppung der Brustflossen ist von *Osteolepis*, *Thursius*, *Latvius*, *Sterropterygion*, *Megalichthys*, *Ectosteorhachis* und *Rhizodopsis* bekannt. Mit Ausnahme von *Sterropterygion* weisen die Brustflossen generell einen abgerundeten, ovalen Umriss auf. Dagegen schließen die Flossenstrahlen bei *Sterropterygion* distal mit einem geraden Rand ab, so daß die Flossenvorderkante spitz ausläuft (Abb. 4.15 e). Die

Brustflossenbeschuppung besteht, abgesehen von *Rhizodopsis*, aus kleinen rhombischen bis irregulären, kosminhaltigen Schuppen. An der Flossenvorderkante bilden die Schuppen einen die Flosse gegenüber Biegungen stabilisierenden, halbzyllindrischen Kanal, der sich nach distal verschmälert und schließlich in die Flossenstrahlen übergeht. Der Hinterrand der Flossenbasis schließt wie bei den unpaaren Flossen mit je einem Paar Scuta ab. Der Aufbau der Flossenstrahlen entspricht ebenfalls dem der unpaaren Flossen.

Bei *Sterropterygion* ist eine Brustflosse in einzigartiger Weise erhalten (THOMSON 1972, Fig. 4, RACKOFF 1980, Fig. 4, 5, 6 B, 7 A, 8-10). Sämtliche Skelettstrukturen sind vollständig sowie ungestört überliefert (Abb. 4.15 e). Das Endoskelett entspricht in seinem grundsätzlichen Aufbau dem von *Eusthenopteron* (Abb. 4.15 g). Unterschiede bestehen in der Ausformung des proximalen Endoskelettelements und seiner Gelenke (RACKOFF 1980). Es wird vermutet, daß die bei *Sterropterygion* überlieferte Flossenhaltung, bei der die Vorderkante im an den Körper angelegten Zustand nach dorsal zeigt, mit dieser Bedingung im Zusammenhang steht. *Eusthenopteron* und alle anderen bekannten Osteolepiformes sollen danach eine Brustflossenhaltung besessen haben, bei der die Vorderkante nach ventrolateral zeigte. Fragmentarische Erhaltungen von Brustflossen, die das endoskeletale Verzweigungsmuster von *Eusthenopteron* zeigen, liegen von *Rhizodopsis* (ANDREWS & WESTOLL 1970 a, Pl. 1 D) und *Megalichthys* (Abb. 4.15 f) vor. Bei den Formen, bei denen kein Endoskelett bekannt ist, kann aufgrund der äußeren Gestalt der Brustflossen angenommen werden, daß es ebenfalls dem von *Eusthenopteron* und *Sterropterygion* entsprach.

Das Becken ist nur von *Sterropterygion* bekannt (THOMSON 1972, Fig. 5). Es scheint in seinem prinzipiellen Aufbau dem von *Eusthenopteron* (Abb. 4.13 c) zu entsprechen. Es ist zu vermuten, daß die Beckenstruktur der anderen Formen ebenfalls der des eusthenopteriden Formtyps entsprach. Die äußere Gestalt der Bauchflossen und die Flossenbeschuppung läßt sich bei *Osteolepis*, *Thursius*, *Megalichthys*, *Latvius* und *Rhizodopsis* rekonstruieren. Sie entspricht den prinzipiellen Verhältnissen der Brustflossen. Letztere sind jedoch etwas größer als die Bauchflossen. Auch das Endoskelett der Bauchflossen ist ausschließlich von *Sterropterygion* bekannt (THOMSON 1972, Fig. 5, RACKOFF 1980, Fig. 11, 13 B). Die überlieferten Fragmente (Abb. 4.16 d) weisen das gleiche prinzipielle Verzweigungsmuster wie das von *Eusthenopteron* auf (Abb. 4.16 e). Bei den anderen Formen entsprach die Struktur des Brustflossenendoskeletts vermutlich ebenfalls dem des eusthenopteriden Formtyps.

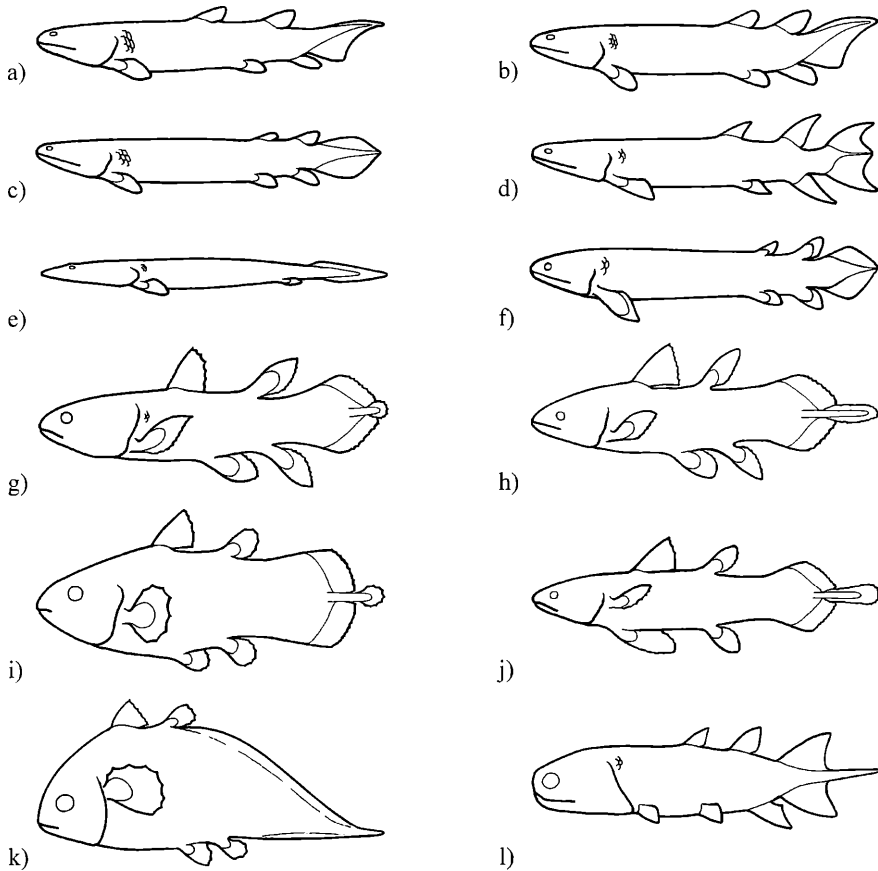


Abb. 4.8 Sarcopterygierformen (rhipidistiider, actinistiider und onychodontider Konstruktionstyp): a) *Osteolepis*, b) *Larvius*, c) *Gyroptychius*, d) *Eusthenopteron*, e) *Panderichthys*, f) *?Strepsodus ancylonamensis*, g) *Latimeria*, h) *Diplurus*, i) *Hadronector*, j) *Laugia*, k) *Alenypterus*, l) *Strunius*. (Umgezeichnet nach Vorlagen bzw. Fotos aus: JARVIK 1948, Fig. 26, 76 A, 1980 a, Fig. 72 A, JESSEN 1966 b, Abb. 7, 1973, Abb. 2 A, VOROBYEVA & SCHULTZE 1991, Fig. 19, ANDREWS 1985, Fig. 2, MILLOT & ANTHONY 1958 b, Fig. 1, SCHAEFFER 1952, Fig. 9, LUND & LUND 1984, Fig. 2, 4, STENSIÖ 1932 b, Fig. 21).

Gyroptychiider Formtyp:

Diesem Formtyp können die fossilen Gattungen *Gyroptychius* (Abb. 4.8 c) und *Glyptopomus* zugeordnet werden.

Der außerordentlich schlank wirkende Körper ist fusiform gestreckt. Dieser Eindruck wird durch den langen Rumpf und die weit caudal liegenden unpaaren Flossen sowie die ovale bis rautenförmige Schwanzflosse verstärkt. Die Körperlänge variiert zwischen etwa 20 cm und 45 cm (JARVIK 1948, Table 9, 1950 c). Die Beschuppung besteht aus cosminhaltigen Rhomboidschuppen. Die 1. Dorsale liegt bei *Gyroptychius* etwa auf der Höhe der Bauchflossen, während sie sich bei *Glyptopomus* deutlich vor diesen befindet. Die 2. Dorsale und die Anale liegen direkt vor der Schwanzflosse und bilden zumindest bei *Gyroptychius* ein vertikales Flossen-

paar. Die äußere Gestalt sowie das Größenverhältnis der unpaaren Flossen, die Flossenbeschuppung und die Flossenstrahlen sind bei *Gyroptychius* und *Glyptopomus* überliefert (JARVIK 1948, Pl. 33/2-4, 1950 c, Fig. 2, 4, 7, Pl. 1, 3, 8, 9/1, 1985, Fig. 9 B, 15). Die Dorsalia und die Anale entsprechen in ihrer Struktur denen des osteolepididen Formtyps. Das gleiche gilt für die Beschuppung. Das Flossenendoskelett ist nicht bekannt. Aufgrund des äußeren Aufbaus kann jedoch davon ausgegangen werden, daß es ebenfalls den prinzipiellen Verhältnissen des osteolepididen und eusthenopteriden Formtyps entsprach.

Von *Gyroptychius* sind ventrale Wirbelelemente überliefert (Abb. 4.10 m), die an die Verhältnisse bei *Osteolepis* erinnern. Diese bestehen im Gegensatz zu letzterem nicht aus jeweils zwei Teilen sondern aus nur einem einzigen halbringförmigen Stück. Es ist anzunehmen, daß Neuralbögen sowie dorsale Elemente vor-

handen waren. Wahrscheinlich bestanden letztere wie die ventralen Elemente ebenfalls jeweils aus einem einzelnen bogenförmigen Stück. Der beschriebene Aufbau erinnert an die Verhältnisse bei *Lohsania* (Abb. 4.10 n) (THOMSON & VAUGHN 1968, Fig. 5-8). Ob der proximale Teil der Neuralbögen wie bei dieser Form mit den dorsalen Wirbelelementen in Kontakt stand oder wie bei *Osteolepis* direkt mit der Chorda dorsalis, ist auf der Basis des vorhandenen Materials nicht rekonstruierbar. Im Gegensatz zum osteolepididen Typ biegt die Chorda dorsalis im Schwanzbereich nicht nach dorsal ab, sondern verläuft gerade. Der epichordale und der hypochordale Abschnitt der Schwanzflosse sind somit gleich groß und entsprechen sich spiegelbildlich (symmetrisch isozerk Caudalis). Die äußere Form der Brust- und Bauchflossen, die Flossenbeschuppung und die Flossenstrahlen sind bei *Gyroptychius* und *Glyptopomus* bekannt und entsprechen dem osteolepididen Formtyp (JARVIK 1948, Pl. 33/1, 1950 c, Fig. 7, Pl. 5/3, 8, 9/1, 1985, Fig. 8, 9, 19). Das Endoskelett der Brustflossen ist bei *Gyroptychius* sehr fragmentarisch überliefert (JARVIK 1959, Fig. 9 b). Die Erhaltung läßt keine Rekonstruktion zu. Es ist jedoch zu vermuten, daß der prinzipielle Aufbau dem des eusthenopteriden Formtyps entsprach. Von den Bauchflossen ist das Endoskelett bislang völlig unbekannt. Vom Schultergürtel sind von beiden Formen ebenfalls nur Fragmente erhalten (JARVIK 1948, Pl. 28, 1950 a, Fig. 28, Pl. 21/1-4, 1950 c, Fig. 1, 3-5, Pl. 1-3, 4/1, 4/2, 5/1, 6/1-3, 9/1, 1950 d, Fig. 3, Pl. 7/1, 1985, Fig. 6, D, F, VOROBYEVA 1977, Pl. 4/5). Diese stimmen nach JARVIK (1948, 1950 c) mit denen von *Osteolepis* überein, so daß angenommen werden kann, daß der Schultergürtel dem des osteolepididen Formtyps entsprach. Das Becken ist nicht überliefert.

Eusthenopterider Formtyp:

Zu diesem Formtyp können die fossilen Gattungen *Eusthenopteron* (Abb. 4.8 d), *Tristichopterus* und wahrscheinlich auch *Mandageria*, *Cabonnichthys* und *Eusthenodon* gestellt werden.

Die Körperlänge variiert bei *Tristichopterus* meist zwischen etwa 20 cm und 30 cm. Bei *Eusthenopteron* kommen ebenfalls solche geringen Körperlängen vor, meistens liegen sie jedoch zwischen 50 cm und 75 cm. Nach LONG (1995) können sogar Körperlängen von bis zu 100 cm auftreten. *Cabonnichthys* fällt mit etwa 75 cm in die gleiche Kategorie. *Mandageria* liegt mit bis zu 160 cm Länge deutlich darüber. *Eusthenodon* besaß sogar eine geschätzte Länge von bis zu 250 cm (JARVIK 1952). Da der Schädel und der Schultergürtel von *Eusthenodon* dem von *Eusthenopteron* sehr ähnlich ist, lag hier vermutlich auch ein ähnlicher postcranialer Aufbau vor. Bei *Eusthenopteron foordi* ist das überlieferte Fossilmaterial nicht nur reichhaltig, sondern oft auch in einzigartiger Weise erhalten. Die folgenden Aussagen be-

ziehen sich daher überwiegend auf diese, vor allem von GREGORY, JARVIK und ANDREWS & WESTOLL bestens untersuchte Form.

Der schlank wirkende Körper weist eine fusiform gestreckte Gestalt auf. Im Gegensatz zum osteolepididen und gyroptychiiden Formtyp ist der Umriß der beiden Dorsalia und der Analis nicht abgerundet, sondern läuft distal spitz aus, so daß die Vorderkante einen konvexen Bogen beschreibt, während die Hinterkante einer geraden bis leicht konkaven Linie folgt. Wie beim osteolepididen Formtyp ist der ungegliederte proximale Teil der Flossenstrahlen klein und der gegliederte Teil verzweigt. Die Beschuppung reicht nur wenig auf die Flossenstrahlen (GOODRICH 1901, Pl. 35/5). Wie beim osteolepididen Formtyp befinden sich am Hinterrand der Flossenbasis paarige Scuta. Die 1. Dorsale liegt kurz vor der Höhe der Bauchflossen. Das Endoskelett besteht aus einem triangulären basalen Element und einem einzigen kurzen darauffolgenden Skelettstab, an dessen distalem Ende die Flossenstrahlen aufsitzen (Abb. 4.4 c). Die 2. Dorsale und die Anale liegen weit caudal und bilden ein vertikales Flossenpaar. In ihrer äußeren Gestalt und Größe sowie ihrem internen Aufbau verhalten sie sich spiegelbildlich zueinander. Jede weist etwa die doppelte Fläche der 1. Dorsale auf. Das Flossenendoskelett entspricht den prinzipiellen Verhältnissen des osteolepididen Formtyps. Es besteht aus einem großen basalen Element, an das sich drei gleich große Skelettstäbe anschließen, denen distal die Flossenstrahlen aufsitzen (Abb. 4.5 g, 4.6 g). Der Körper ist von cosminlosen Cycloidschuppen bedeckt.

Die Chorda dorsalis war nicht eingeschnürt. Wie beim osteolepididen Formtyp bilden die Wirbelelemente einen weiten Kanal. Sie liegen nicht als Ringwirbel vor, sondern ähneln denen von *Osteolepis* (GREGORY & RAVEN 1941, Fig. 10-13, GREGORY 1951 b, Fig. 11.2 A, 11.3, 11.11, b, 12.14 A, JARVIK 1952, Fig. 13 C-E, 1980 a, Fig. 95-99, ANDREWS & WESTOLL 1970 a, Fig. 19, 20, 21 c, 23-27, Pl. 4 A, 5). Im Rumpfbereich finden sich pro Segment ein Paar große ventrale Wirbelelemente, die zusammen einen nach oben offenen Ring bilden (Abb. 4.10 o). Wie bei *Osteolepis* sitzen die Neuralbögen mit ihren proximalen Schenkeln der Chorda dorsalis direkt auf. Zwischen diesen befinden sich kleine paarige dorsale Elemente. An den dorsalen Abschnitten der ventralen Wirbelelemente artikuliert jeweils ein Paar kurze Skelettstäbe, die sich beim lebenden Tier wahrscheinlich in den Interseptalkanälen des horizontalen Septums befanden und damit dorsalen Rippen entsprächen⁴⁰ Am Rumpffende, wo bei lebenden Fischen das

⁴⁰ Aus diesem Grund wird hier die in der parasagittalen Ebene vertikal nach dorsal zeigende Stellung der Rippen, wie sie bei ANDREWS & WESTOLL (1970 a, Fig. 20) dargestellt ist, nicht übernommen, sondern eine mehr transversale Ausrichtung angenommen, wie sie auch von JARVIK (1952, Fig. 13 C, D, 1980 a, Fig. 97 A, C) bevorzugt wird.

paarige Bauchcoelomseptum in das unpaare mediane Septum übergeht, verlieren sich diese Skelettstäbe, und die ventralen Elemente verschmelzen kontinuierlich zu Hämälbögen. Die basalen Flosselemente der Dorsalia und der Analis artikulieren mit den distalen Enden der Neural- und Hämälfortsätze. Im Schwanzabschnitt artikuliert an jedem Hämälbogen ein Skelettstab, an dessen distalem Ende die hypochondralen Flossenstrahlen der Caudalis ansetzen (Abb. 4.9 d). Dagegen sitzen die epichordalen Flossenstrahlen der Caudalis den distalen Enden der Neuralbögen direkt auf. Im Gegensatz zum osteolepididen Formtyp biegt die Chorda dorsalis im Schwanzabschnitt nur eine Spur nach dorsal ab. Entsprechend ist der hypochondrale Teil der äußerlich symmetrischen, bei *Eusthenopteron* dreizipfligen Schwanzflosse nur wenig größer als der epichordale (symmetrisch isozerke Caudalis). Sie ist verglichen mit dem gyroptychiiden Typ großflächig. Bei *Tristichopterus*, der ebenfalls eine dreizipflige Schwanzflosse aufweist, biegt die Chorda dorsalis etwas stärker nach dorsal ab (WATSON & DAY 1916, Pl. 2/6, JARVIK 1937, Fig. 1 A, 2), so daß der hypochondrale Abschnitt fast doppelt so groß ist wie der epichordale (symmetrische, leicht epi-zerke Caudalis).

Der dermale Teil des Schultergürtels ist bei *Eusthenopteron* gut bekannt (JARVIK 1944, Fig. 2-7, 1980 a, Fig. 100, 101, 121, 122, 126, ANDREWS & WESTOLL 1970 a, Fig. 1-4, Pl. 1, 2 A, 3). Er besteht aus vierzehn Elementen, die zusammen als geschlossener Ring den caudalen Abschluß zum Schädel bilden (1 Interclavicula, 2 Claviculae, 2 Cleithra, 2 Anocleithra, 2 Supracleithra, 2 Posttemporalia, 3 Extrascapularia). Von lateral betrachtet weist der Schultergürtel eine sichelförmige Gestalt auf. In die nach cranial konkave Seite fügen sich beiderseits die Kiemendeckel ein. Den größten Teil des Schultergürtels machen die ausladenden, paarigen ventralen und ventrolateralen Elemente (Claviculae und Cleithra) aus (Abb. 4.11 g), die durch ein kleines, unpaares ventrales Element (Interclavicula) miteinander in Verbindung stehen. Zusammen bilden sie eine massive, nach dorsal offene, U-förmige Einheit. Diese ist nach ANDREWS & WESTOLL (1970 a, Fig. 29) gegenüber den restlichen Elementen (Anocleithra, Supracleithra, Posttemporalia und Extrascapularia) beweglich, so daß sich der von lateral sichelförmige Schultergürtel während des Öffnens des Mauls aufbiegen kann. Die endoskeletalen Teile des Schultergürtels (Scapulocoracoide) sitzen der Innenseite der beiden ventrolateralen Elemente (Cleithra) im unteren Bereich auf. Der Kontakt besteht über drei stützenartige Schenkel (ANDREWS & WESTOLL 1970 a, Fig. 4, 5 b, c, JARVIK 1980 a, 100, 101). Die konkave, birnenförmige Gelenkfläche zeigt nach caudal.

Das Brustflossenendoskelett ist von *Tristichopterus* (ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Pl. 1 C), *Mandageria* (JOHANSON & AHLBERG 1997, Fig. 15 a, c, 16 a, c), *Cabonichthys* (AHLBERG & JOHANSON 1997, Fig. 12 C,

13 B) und *Eusthenopteron* bekannt (GREGORY 1935, Fig. 3 A, 4 A, 5-7, GREGORY & RAVEN 1941, Fig. 1, ANDREWS & WESTOLL 1970 a, Fig. 6, 7 b, 8, 10, 11 a-c, g, 12 a-d, 13, 23, 30-32, Pl. 1-3, JARVIK 1959, Fig. 9 A, 1964, 23 C, 25 B, D, 26 A, D, 27 A, B, 1980 a, Fig. 72 B, 100, 101, 102, 103 C, D, 104 B, 105). Es besteht aus neun Elementen, die ein charakteristisches, regelmäßiges Verzweigungsmuster aufweisen (Abb. 4.15 g, h). Vier in ihrer Größe nach distal abnehmende Elemente bilden eine Achse (axiale Mesomere), von der sich jeweils ein Skelettstab zur Flossenvorderkante abzweigt (praeaxiale Radien). Das am weitesten distal liegende axiale Element trägt in Verlängerung der Achse noch einen zweiten, gleich großen Skelettstab (axialer Radius), der in der Literatur meist als fünftes Axialelement bezeichnet wird. Da dieser jedoch die gleiche Form wie die praeaxialen Skelettstäbe aufweist und auch funktional von diesen nicht unterscheidbar ist, wird er hier nicht als Teil der Achse aufgefaßt. Auf jedes axiale Element folgt also ein praeaxiales Element und, abgesehen vom letzten Axialelement, auf das ein axialer Skelettstab folgt, ein weiteres axiales Element. Daraus ergibt sich, daß jedes axiale Element an seinem proximalen Ende eine und an seinem distalen Ende zwei Gelenkflächen besitzt. Während die Gelenkflächen mit den praeaxialen Skelettstäben kreisförmig sind (ANDREWS & WESTOLL 1970 a) und Rotationen um die Längsachse erlauben, sind die intraaxialen Gelenkflächen von gestreckter Gestalt und entsprechen scharnierähnlichen Gelenken (vergleiche dazu auch RACKOFF 1980). Die Achse ist damit gegenüber Biegungen in der vertikalen Ebene wesentlich beweglicher als in der horizontalen. Ebenso sind innerhalb der Achse Rotationsbewegungen um die Längsachse eingeschränkt. Da die Gelenke nach distal kleiner werden, nimmt sowohl die Biegsamkeit als auch die Rotationsfähigkeit in derselben Richtung etwas zu.

Das am weitesten proximal liegende axiale Element (proximales Element) des Brustflossenendoskeletts besitzt eine längliche, konvexe Gelenkfläche, die mit der birnenförmigen Gelenkpfanne des Schultergürtels artikuliert. Auch hier ist die Beweglichkeit in der vertikalen Ebene höher als in der horizontalen. Die Rotationsfähigkeit um die Längsachse ist jedoch weniger eingeschränkt als bei den intraaxialen Gelenken. Da der endoskeletale Schultergürtel dem dermalen von innen aufsitzt, also im Körper versenkt liegt, und die Gelenkpfanne nach caudal zeigt, ragt das proximale Element kaum aus der Körperkontur heraus. Aufgrund der Gelenkung kann es auch nicht wesentlich gegen den Körper abgewinkelt werden. Die postaxiale Seite des proximalen Elements trägt einen langen spornartigen Fortsatz (Entepicondylus), der in distaler Richtung abbiegt und damit den Gelenkspalt zum nächsten axialen Element überbrückt. Während das zweite axiale Element keinen Fortsatz aufweist, läuft das dritte und vierte axiale Element auf der postaxialen Seite in je eine flache, irregulär vier-eckige Platte aus, die sich in distaler Richtung über den

Gelenkspalt erstreckt. Der Körper der im Querschnitt querovalen axialen Elemente besitzt eine zylindrische Gestalt, bei der die Länge nur wenig die Breite übertrifft.

Die zueinander parallel verlaufenden praeaxialen Skelettstäbe sind so hintereinander gestaffelt, daß sie sich gegenseitig stark überdecken. Durch diese Anordnung ergibt sich eine relativ steife Flossenvorderkante. Da die praeaxialen Skelettstäbe nach distal kleiner werden, nimmt die Rigidität in derselben Richtung etwas ab. Da jeder praeaxiale Skelettstab lang genug ist, um den jeweils nächsten Gelenkspalt zwischen den aufeinander

folgenden axialen Elementen zu überbrücken, wird auch die flexiblere Achse in ihrer Beweglichkeit beschränkt. Insgesamt nimmt die Flexibilität des Flossenendoskellets durch die beschriebene Anordnung graduell nach distal und zur Flossenhinterkante zu. Daraus ergibt sich, daß die Flosse bei Auf- und Abbewegungen durch den Widerstand mit dem Medium nicht nur gebogen sondern auch verdrillt wird. Dabei nimmt sowohl der Grad der Verbiegung als auch der Verdrillung nach distal zu. Dieser Verdrillung kann die Achse, aufgrund der nach distal kleiner werdenden Gelenkflächen, in gewissem Maße nachgeben.

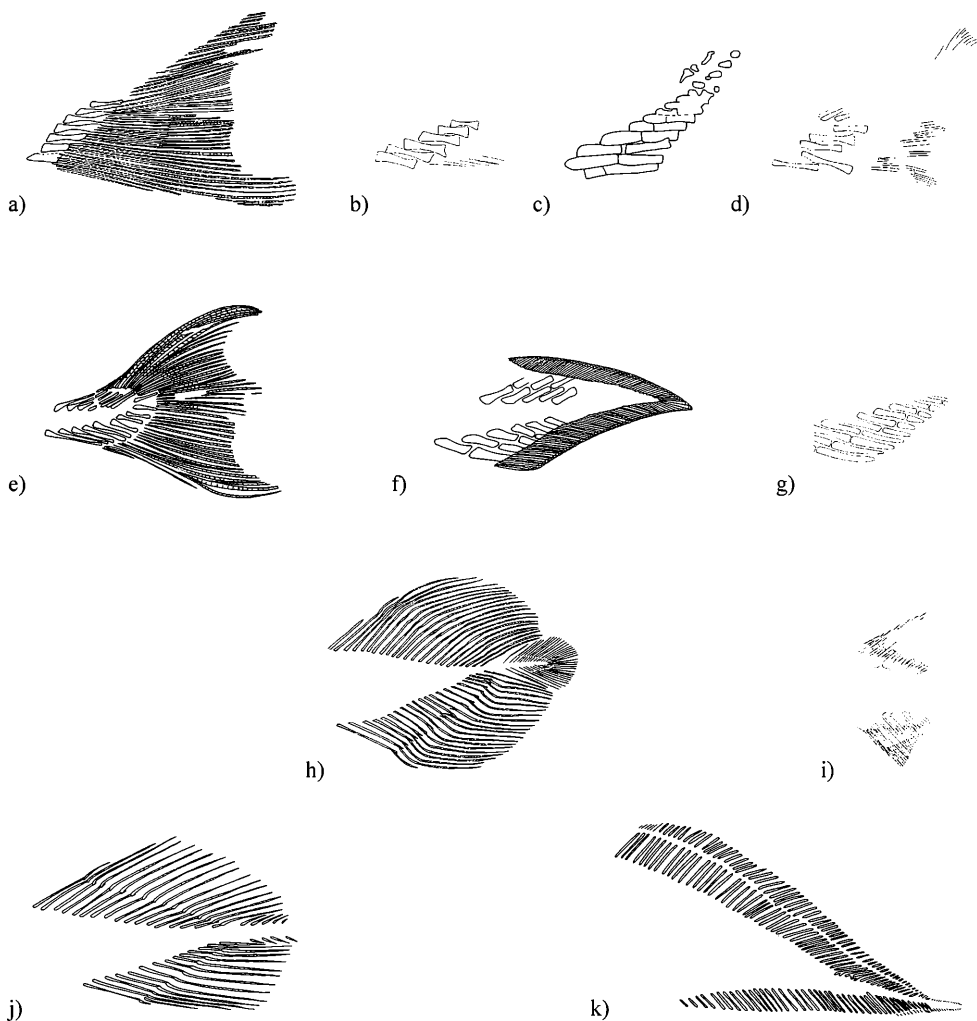


Abb. 4.9 Caudalia (linke Seite von lateral): a) *Fleurantia*, b) *Rhinodipterus*, c) *Dipterus*, d) *Rhizodopsis*, e) *Eusthenopteron*, f) *?Strepsodus anculonamensis*, g) *Glyptolepis*, h) *Latimeria*, i) *Diplocercides*, j) *Laugia*, k) *Alenypterus*. (Umgezeichnet nach Vorlagen von: GRAHAM-SMITH & WESTOLL 1937, Fig. 1, SCHULTZE 1975 b, 2 c, AHLBERG & TREWIN 1995, Fig. 5 b, ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Fig. 1 a, 23, JARVIK 1980 a, Fig. 71, 72 B, ANDREWS 1985, Fig. 2 b, MILLOT & ANTHONY 1958 b, Fig. 1, JESSEN 1973, Abb. 3 B, STENSIÖ 1932 b, Fig. 21, LUND & LUND 1984, Fig. 4).

Da das Gelenk zwischen dem ersten und zweiten axialen Element nicht durch einen praeaxialen Skelettstab überbrückt wird, ist hier die Beweglichkeit wenig eingeschränkt. Die Flosse kann entlang dieses Gelenks abgelenkt werden. Es läßt sich damit ein oberer und ein unterer Extremitätenteil unterscheiden. Die Flossenstrahlen befinden sich ausschließlich am unteren Extremitätenteil. Dort sitzen sie den distal spatelartig auslaufenden, praeaxialen Skelettstäben und den postaxialen Fortsätzen des dritten und vierten axialen Elements auf. Der ungegliederte Teil der Flossenstrahlen ist wie beim osteolepididen und gyroptychiiden Formtyp klein. Der gegliederte Teil ist verzweigt. Die Brustflosse ist nicht gerundet, sondern läuft wie bei *Sterropterygion* spitz aus (Abb. 4.15 g). Die Flossenbeschuppung besteht aus cycloiden bis irregulären Schuppen. Basale Scuta sind vorhanden. Die Schuppen der Flossenvorderkante bilden wie beim osteolepididen Formtyp einen stabilen, halbzyklindrischen Kanal, der sich nach distal verschmälert und schließlich in die Flossenstrahlen übergeht. Diese sind im Vergleich zu den übrigen Flossenstrahlen massiver. Der Effekt der stabilen Vorderkante wird durch diesen Umstand weiter verstärkt. Während die Flossenstrahlen der Anströmkante tendenziell quer zur Strömung stehen, verlaufen die Flossenstrahlen der postaxialen Seite eher in Strömungsrichtung. Bei Auf- und Abbewegungen erfolgt daher, bewirkt durch den Widerstand mit dem Lokomotionsmedium, eine Biegung des Flossenblatts in caudaler Richtung, die mit einer Verdrillung einhergeht.

Die beschriebene Anordnung aller Hartteile der Brustflosse erfüllt alle strukturellen Bedingungen, die an eine Nutzung als Unterwasserflügel gestellt werden müssen. Es besteht eine rigide Anströmkante (leading edge) und ein Flossenblatt, das zur Hinterkante und zur Flossenspitze hin flexibler wird (trailing edge). Bei Auf- und Abbewegungen der Brustflosse kann damit unter Verdrillung der Längsachse eine kontinuierliche Beschleunigung des flüssigen Lokomotionsmediums nach caudal erfolgen. Durch die sich in distaler Richtung verbiegende und spitz auslaufende Flosse können bei dem beschriebenen Bewegungsablauf Turbulenzen klein gehalten werden.

Da das Becken generell seltener und schlechter erhalten ist als der Schultergürtel (GOODRICH 1901, Fig. F, Pl. 16/1, GREGORY & RAVEN 1941, Fig. 13, JARVIK 1964, Fig. 24 A, B, ANDREWS & WESTOLL 1970 a, Fig. 15-17, Pl. 5 A, C), unterscheiden sich die Rekonstruktionen oft deutlich. Sicher ist, daß das Becken aus zwei zueinander spiegelsymmetrischen Teilen besteht (Abb. 4.13 c). Jede Beckenhälfte besitzt zwei leicht gegeneinander abgewinkelte Schenkel. An der Basis der Schenkel befindet sich eine konkave, ovale Gelenkfläche, mit der die Bauchflossen artikulieren. Wahrscheinlich zeigen die Gelenkflächen nach caudal, so daß jeweils ein

Schenkel in craniale Richtung wies. Das andere Schenkelpaar zeigt je nach Rekonstruktion nach caudodorsal (GREGORY & RAVEN 1941, Fig. 10, 33 B, ANDREWS & WESTOLL 1970 a, Fig. 14, 27) oder nach caudomedial (JARVIK 1964, 1980 a, Fig. 106 A). Entsprechend wird der einzelne Schenkel im ersten Fall als „iliac ramus“ und im zweiten Fall als „ischadic portion“ bezeichnet. Unter Berücksichtigung der konstruktiven Verhältnisse bei *Eusthenopteron* ergibt eine caudodorsale Orientierung der Schenkel keinen Sinn, sie steht sogar den lokomotorischen Erfordernissen des axialen Bewegungsapparates im Wege. Eine caudomediale Orientierung, wie sie JARVIK fordert, läßt sich dagegen sowohl mit dem Verspannungssystem als auch mit der Lokomotionsweise vereinbaren. Danach entsprechen die caudalen Schenkel einer Mineralisierung des Interseptalkanals zwischen der Rumpf- und der Bauchmuskulatur.

Die Bauchflossen sind in Form und Aufbau den Brustflossen sehr ähnlich (GOODRICH 1901, Fig. F, Pl. 16, GREGORY & RAVEN 1941, Fig. 10, 13, 33 B, ANDREWS & WESTOLL 1970 a, Fig. 16-18, 23, 27, Pl. 4 A, JARVIK 1980 a, Fig. 72 B, 99-101). Insgesamt sind sie aber etwas kleiner. Das Endoskelett zeigt das gleiche prinzipielle Verzweigungsmuster, es besteht aber statt aus neun nur aus sieben Elementen (Abb. 4.16 e). Im Gegensatz zur Brustflosse weist das proximale Element der Bauchflosse keinen postaxialen Fortsatz auf. Das zweite axiale Element läuft wie beim dritten und vierten Element der Brustflosse in eine flache Platte aus, die das darauffolgende Gelenk überbrückt. Das dritte und hier letzte axiale Element besitzt keinen Fortsatz, so daß die Flossenstrahlen nur auf distalen Teilen der praeaxialen Radian und dem postaxialen Fortsatz des zweiten axialen Elements sitzen. Wie die Brustflossen besitzen die Bauchflossen alle strukturellen Eigenschaften für eine Nutzung als Unterwasserflügel. Durch die geringere Zahl der Endoskelettelemente ist hier die Beweglichkeit jedoch stärker eingeschränkt. Die Bauchflossen konnten entsprechend wenig in die craniale Richtung abgewinkelt werden.

Über die Muskulatur der paarigen Flossen kann keine sichere Aussage gemacht werden. Entsprechende Rekonstruktionen müssen daher mit der nötigen Vorsicht behandelt werden. Während EATON (1951, Fig. 5, 6) versucht, die Brustflossenmuskulatur aus der segmentalen Muskulatur der Fische abzuleiten, bezieht sich die sehr ausführliche Rekonstruktion von ANDREWS & WESTOLL (1970 a, Fig. 31, 32) auf die Verhältnisse bei Tetrapoden. Entsprechend wird die rekonstruierte Muskulatur mit den für Tetrapoden üblichen Begriffen versehen und mit diesen homologisiert. Die Vorsprünge und Fortsätze des zum Teil reich skulpturierten Endoskeletts werden analog nach den Verhältnissen bei Tetrapoden interpretiert.

Panderichthyider Formtyp:

Diesem Formtyp kann die Gattung *Panderichthys* (Abb. 4.8 e) zugeordnet werden.

Bei den bekannten Exemplaren von *Panderichthys* handelt es sich um vergleichsweise große Tiere von 90 bis etwa 150 cm (VOROBYEVA & KUZNETSOV 1992). Nach einer Rekonstruktion von VOROBYEVA & SCHULTZE (1991, Fig. 19) zu urteilen, weist der breite Körper eine extrem dorsoventral abgeflachte Gestalt auf. Der Rumpfquerschnitt ist dementsprechend stark queroval. Dem scheint jedoch eine Darstellung von VOROBYEVA & KUZNETSOV (1992, Fig. 1 B) zu widersprechen, die *Panderichthys* mit schlankem Körper in Ventralansicht zeigt. Geschlossen von einer Abbildung eines Originalfossils (VOROBYEVA 1980, Fig. 1) scheint die Rekonstruktion mit breitem Körper jedoch realistischer. Der im Vergleich zum Rumpf groß wirkende Kopf zeigt von dorsal betrachtet eine auffällig trianguläre Form (VOROBYEVA 1980, Fig. 1, 2, 1986, Fig. 2). Dieselbe Kopfform findet sich auch bei *Elpistostegia* (SCHULTZE & ARSENAULT 1985, Fig. 3-5, 7) und vermutlich auch bei *Obruchevichthys* (VOROBYEVA 1977, Pl. 14/4, 1985, Fig. 2), die eventuell auch zum panderichthyiden Formtyp gezählt werden können, auch wenn hier keine Reste des Postcranialskeletts vorliegen⁴¹. Der Körper von *Panderichthys* ist mit kleinen, cosminlosen Rhomboidschuppen bedeckt (VOROBYEVA 1973 a, Pl. 36/5, VOROBYEVA & SCHULTZE 1991). Der schlanke Schwanzabschnitt erscheint gegenüber dem restlichen Körper klein. Er verläuft gerade und trägt auf seiner dorsalen und ventralen Seite einen niedrigen Flossensaum. Dorsalia oder eine Anale sind nicht überliefert. Die meisten Autoren und Autorinnen gehen davon aus, daß *Panderichthys* auch im lebenden Zustand keine dieser unpaaren Flossen besaß. Dies scheint jedoch keinesfalls sicher zu sein, denn VOROBYEVA & KUZNETSOV (1992) schreiben in einem Aufsatz zur Lokomotion von *Panderichthys*, daß die unpaaren Flossen reduziert seien und daß „zumindest“ die 1. Dorsale fehle. Ein ähnlicher Hinweis findet sich auch bei VOROBYEVA (1980). Danach soll die Anale und „wahrscheinlich“ auch die Dorsalia mit der Caudalis zu einer Einheit verschmolzen sein. Offenbar kann aufgrund des Erhaltungszustands des Materials nicht ausgeschlossen werden, daß *Panderichthys* vielleicht doch mit unpaaren Flossen ausgestattet war.

Eine genaue Analyse des Axialskeletts erweist sich als äußerst schwierig, da sich zum einen die Angaben in der Literatur in einigen Punkten widersprechen und zum anderen meines Wissens nur eine einzige Abbildung von Originalmaterial des Axialskeletts publiziert vorliegt (VOROBYEVA & TSESSARSKII 1986, Fig. 3), so daß es häufig schwerfällt, die in der Literatur gemachten Aus-

sagen nachzuvollziehen. Über die Widersprüchlichkeit der Angaben geben folgende Zitate Auskunft (VOROBYEVA 1975 a, S. 319): „Die rechten und linken Komponenten der Wirbel sind in der ventralen Medianlinie ohne Naht verschmolzen wie bei *Thursius*, *Gyroptychius* (ANDREWS & WESTOLL 1970) und *Ichthyostega*, aber im Gegensatz zu *Eusthenopteron* (JARVIK 1952). Mindestens die Schwanzwirbel sind ringförmig“ Konträr zu dieser Deutung, bezüglich der ventralen Verschmelzung, steht jedoch die Aussage derselben Autorin (VOROBYEVA 1980, S. 194): „In the pectoral and caudal regions there are ring-like centra, the rings interrupted ventrally by a slit“ Die Abbildung zweier Querschnitte durch einen Wirbelkörper in VOROBYEVA & TSESSARSKII (1986, Fig. 3) zeigt zwar den ventralen Abschnitt unverschmolzen in zwei Hälften geteilt, doch es ist aufgrund des sichtlich schlechten Erhaltungszustands des Materials nicht erkennbar, ob es sich um eine natürliche Fuge oder um einen Bruch handelt. Klärung bringt diesbezüglich auch nicht die Neubeschreibung von *Panderichthys* durch VOROBYEVA & SCHULTZE (1991), da in dem kurzen Absatz über das Axialskelett auf das genannte Problem nicht eingegangen wird. Widersprüche ergeben sich auch aus folgenden Aussagen (VOROBYEVA 1980, S. 194): „From the evidence of isolated vertebrae from the middle of the body, most of the centra consist of intercentra fused with smaller pleurocentra“, dagegen VOROBYEVA (1986, S. 27): „The vertebra of *Panderichthys* in all probability has no pleurocentrum, but consists of a large ring-like intercentrum /ic/ with the neural arch /na/“ und VOROBYEVA (1992, S. 154): „Furthermore, we find consolidation of vertebral bodies (devoid of pleurocentra) with the neural arches and well developed dorsal ribs attached to the neural arches and intercentra by sutures (Vorobyeva, Tsessarsky, 1986)“ Neben der Unklarheit über das Vorkommen von „Pleurocentra“ ist auch die Aussage betreffend der Suture zwischen den „Neuralbögen“ und den „Interzentra“ nicht nachvollziehbar, da sie auf der erwähnten Abbildung nicht erkennbar ist.

Daß das Material keine eindeutigen Schlüsse zuläßt, räumen auch VOROBYEVA & TSESSARSKII (1986) selbst ein, indem sie darauf hinweisen, daß der Erhaltungszustand der Wirbelkörper nicht ausreichte, um die genauen Details zu rekonstruieren, so daß die dort abgebildete Rekonstruktionszeichnung zwangsläufig eine gewisse Willkürlichkeit aufweise. Trotz der genannten Unsicherheiten soll hier versucht werden, auf der Basis der verfügbaren Angaben und den genannten Vorbehalten ein grobes Bild des Axialskeletts von *Panderichthys* zu zeichnen (Abb. 4.10 p). Nach VOROBYEVA (1980) war die im Schwanzabschnitt unabgeknickte Chorda dorsalis über ihre gesamte Länge von knöchernen Wirbelkörpern umkleidet. Dabei bildet jeder Wirbelkörper einen geschlossenen Ring um die Chorda dorsalis, ohne sie einzuschneiden. Auf der Höhe der Mitte der Chordaachse soll sich eine Suture befinden, die den Wirbelkörper in

⁴¹ *Obruchevichthys* wird von AHLBERG (1995) im Gegensatz zu Liste 4.1 als Tetrapode betrachtet und in die neue Familie der Elgnerpetonidae gestellt (siehe Kapitel 5.1).

einen dorsalen und ventralen Abschnitt untergliedert (VOROBYEVA & TSESSARSKII 1986, VOROBYEVA & KUZNETSOV 1992). Der dorsale Abschnitt besteht nach der Ansicht der genannten Autoren aus zwei in der Sagittalebene voneinander getrennten Hälften, die dorsal in einen gemeinsamen, jedoch getrennt bleibenden Fortsatz auslaufen. VOROBYEVA & TSESSARSKII (1986) interpretieren den gesamten dorsalen Abschnitt als paarigen Neuralbogen, dessen Schenkel aus einem chordalen, die Chorda einschließenden Anteil und einem neuralen, den Neuralfortsatz bildenden Anteil bestünden. Der dorsale Abschnitt (Interzentrum) eines einzelnen Wirbelkörpers scheint nach dem in VOROBYEVA & TSESSARSKII (1986, Fig. 3 B) abgebildeten Stück nicht aus zwei Teilen zu bestehen. Die Rumpfwirbel weisen ventrolateral jeweils ein Paar kurze, breite Fortsätze auf. Sie setzen nach VOROBYEVA & TSESSARSKII (1986) direkt auf der Suture zwischen der dorsalen und der ventralen Wirbelhälfte an, so daß sie mit beiden Teilen in direktem Kontakt stehen. Die genannten ventrolateralen Fortsätze sollen Dorsalrippen entsprechen. Biomechanisch interpretiert würde das bedeuten, daß es sich dabei um interseptale Mineralisierungen des horizontalen Septums handelt.

Zusätzliche Informationen über den Aufbau des Axialskeletts des panderichthyiden Formtyps kann eventuell auch ein Wirbelsäulenfragment liefern, das aufgrund assoziierter Schuppen *Elpistostege* zugeordnet wird (SCHULTZE & ARSENAULT 1985, Fig. 6 A, SCHULTZE 1996, Fig. 4). Die Zuordnung ist jedoch keinesfalls sicher. Auch hier scheint die Chorda dorsalis nicht eingeschnürt gewesen zu sein. Wie beim eusthenopteriden Formtyp liegen pro Segment ein Paar ventrale Wirbelelemente (Interzentra) vor, die sehr weit nach dorsal reichen und die Chorda dorsalis wahrscheinlich zu einem großen Teil ringförmig umschlossen. Ventrolaterale Fortsätze, wie sie bei *Panderichthys* beschrieben wurden, sind nicht bekannt. Es handelt sich bei dem Wirbelsäulenfragment möglicherweise auch nicht um einen Teil der Rumpfwirbelsäule. Dorsal saßen der Chorda dorsalis breite, ebenfalls paarige Neuralbögen auf. Ob die proximalen Abschnitte der Neuralbögen den restlichen Teil der Chorda dorsalis umschlossen, so daß sie mit den ventralen Wirbelelementen (Interzentra) geschlossene Ringe bildeten, ist unklar, erscheint jedoch wahrscheinlich. Dorsale Wirbelelemente, wie sie bei *Eusthenopteron* und *Osteolepis* vorliegen, sind nicht bekannt. Insgesamt unterscheiden sich die *Elpistostege* zugeordneten Wirbelelemente in ihrem prinzipiellen Aufbau nicht von denen vieler anderer Formtypen des rhipidistiiden Konstruktionstyps. Bei *Panderichthys* und *Elpistostege* scheint jedoch ein Ringwirbeltyp vorzuliegen, der im Gegensatz zu den Ringwirbeln von *Megalichthys* und *Thursius* nicht aus einem Stück bestand, sondern durch eine Suture in zwei Teile gegliedert war.

Ähnliche Schwierigkeiten wie bei der Beurteilung des Axialskeletts des panderichthyiden Formtyps erge-

ben sich auch bei der Analyse des Schultergürtels, da sich die Angaben in der Literatur oft widersprechen und auch häufig nicht nachvollziehbar sind. Aus den wenigen publizierten Abbildungen von Originalmaterial läßt sich nur sehr schwer ein Bild gewinnen. Hinzu kommt, daß bei einer der Abbildungen offenbar die topographischen Angaben unkorrekt sind (VOROBYEVA 1992, Fig. 5). Nach der Bildunterschrift sei das endoskeletale Schultergürtelelement von *Panderichthys*, das zusammen mit den entsprechenden Strukturen von *Eusthenopteron* und *Glyptolepis* abgebildet ist, von lateral dargestellt. Es ist jedoch klar erkennbar, daß die endoskeletalen Schultergürtelelemente von *Eusthenopteron* und *Glyptolepis* von dorsal oder ventral zu sehen sind und nur leicht von lateral (Fig. 5 B, C). Die Abbildungen dieser beiden Stücke stammen offensichtlich aus einer Arbeit von JARVIK (1985, Fig. 34), in der die topographischen Angaben jedoch korrekt angegeben sind. Es handelt sich danach um Dorsalansichten von endoskeletalen Schultergürtelelementen der linken Körperseite. Nach dem in VOROBYEVA & SCHULTZE (1991, Fig. 17-18) abgebildeten Material und der Rekonstruktionszeichnung in VOROBYEVA (1995, Fig. 1 B) geschlossen, scheint es sich jedoch bei dem dargestellten endoskeletalen Schultergürtelelement von *Panderichthys* weder um eine Dorsal- bzw. Ventralansicht, noch um eine Lateralansicht zu handeln, sondern um eine Ansicht von medial. Trotz vieler Unklarheiten soll versucht werden, ein wenigstens grobes Bild des Schultergürtels zu zeichnen.

Der dermale Schultergürtel besteht nach VOROBYEVA & SCHULTZE (1991, Fig. 19) vermutlich wie bei *Eusthenopteron* aus vierzehn Elementen, die zusammen einen geschlossen Ring bilden, der den Abschluß zum Schädel gegen den Rumpf markiert. Den größten Teil machen auch hier die paarigen ventralen und ventrolateralen Elemente (Claviculae und Cleithra) aus (Abb. 4.11 h). Diese sind wie bei *Eusthenopteron* zu einer U-förmigen Struktur zusammengefügt, die von lateral betrachtet sichelförmig erscheint (VOROBYEVA & SCHULTZE 1991, Fig. 10, 12, 16, 19). Der gesamte Schultergürtel wirkt jedoch deutlich schmaler als bei *Eusthenopteron*. Eine Vertiefung in der ventralen Kontaktzone der beiden Schultergürtelhälften deutet nach VOROBYEVA (1995) auf das Vorhandensein eines diese verbindenden unpaaren ventralen Elements (Interclavicula) hin. Ganz anders als bei *Eusthenopteron* ist der endoskeletale Teil des Schultergürtels ausgebildet. Er besteht bei *Panderichthys* aus einem massiven Block, der sich weit nach cranial ausdehnt. Im Gegensatz zu *Eusthenopteron* sitzt er der Innenseite des ventrolateralen Elements (Cleithrum) nicht über drei schmale Schenkel, sondern über eine einzige ausladende Artikulationsfläche auf (VOROBYEVA 1975 a, VOROBYEVA 1992, Fig. 5 A, VOROBYEVA & SCHULTZE 1991, Fig. 17-18, VOROBYEVA & KUZNETSOV 1992, Fig. 3). Im Widerspruch zu den früheren Aussagen der Autorin soll der endoskeletale

Schultergürtel nach VOROBYEVA (1995) nun doch über zwei Artikulationsstellen mit dem ventrolateralen Element in Verbindung stehen. Er reicht so weit nach cranial, daß er auch der Innenseite des ventralen Elements aufsitzt. Ein Foramen (F. supracoracoideum) ist erkennbar, das von VOROBYEVA & SCHULTZE (1991) und VOROBYEVA (1995) mit den Foramina von *Eusthenopteron* homologisiert wird. Auf dieser Basis vermuten die beiden Autoren ein weiteres Foramen (F. supraglenoideum), das aber aufgrund der Erhaltung nicht überliefert sei. Entsprechend werden die Skelettstrukturen des endoskelettalen Schultergürtels mit den drei von *Eusthenopteron* bekannten Schenkeln homologisiert. Dieselben Homologisierungen wurden von JARVIK (1980 a) für *Ichthyostega* getroffen, der als Tetrapode ebenfalls einen großen endoskelettalen Schultergürtelanteil besitzt.

Nach VOROBYEVA & SCHULTZE (1991) befand sich das Schultergelenk in einer extrem ventralen Position. Die als schraubenförmige Grube ausgeprägte Gelenkpfanne des Schultergürtels zeigte wahrscheinlich nach caudal und leicht nach ventral (VOROBYEVA 1992, Fig. 5, VOROBYEVA & KUZNETSOV 1992, Fig. 3, VOROBYEVA 1995). Entsprechend der Lage des Schultergelenks saßen die Brustflossen tief (WOROBJEWA 1975 a, Fig. 1). Deren Endoskelett ist fossil überliefert. Es besteht aus fünf Elementen, die sich prinzipiell nach dem Muster des eusthenopteriden Formtyps verzweigen (Abb. 4.15 i). Die Achse besteht hier jedoch nur aus drei Elementen, von denen sich nur die beiden ersten in jeweils einen praeaxialen Skelettstab verzweigen. Den Kontakt zum Schultergürtel stellt ein vergleichsweise langes proximales Element her, das an seinem distalen Ende einen kleinen postaxialen Fortsatz (Entepicondylus) besitzt. Dieser biegt nicht wie bei *Eusthenopteron* nach distal ab, so daß er auch nicht das Gelenk mit den darauffolgenden Elementen überbrückt. Das zweite axiale Element entspricht im Aufbau dem von *Eusthenopteron*. Das erste praeaxiale Element ist lang und massiv und überbrückt das Gelenk zwischen dem zweiten axialen Element und den darauffolgenden Elementen. Es ist deutlich anders geformt als die entsprechende Struktur des eusthenopteriden und osteolepididen Typs. Im Gegensatz zu letzteren läuft das erste praeaxiale Element von *Panderichthys* distal nicht in eine breite spatelartige Struktur aus, sondern endet spitz. Das dritte und letzte axiale Element ist breit und flach und scheint mit dem gleich langen, aber schmalen zweiten praeaxialen Element eine Einheit zu bilden.

Die Flossenstrahlen sitzen auf dem distalen Rand des ersten und zweiten praeaxialen Elements, auf dem distalen und praeaxialen Rand des dritten axialen Ele-

ments sowie am praeaxialen Rand des zweiten axialen Elements. Der ungegliederte Teil der Flossenstrahlen ist klein und der gegliederte Teil leicht verzweigt. Über die Flossenbeschuppung liegen mir keine Informationen vor, außer, daß keine basalen Scuta bekannt sind. Insgesamt ist die Brustflosse im Vergleich zum Körper kleiner als bei *Eusthenopteron* und weist einen gerundeten Umriß auf. Sie ist aufgrund ihres endoskelettalen Aufbaus mechanisch stärker restringiert als die Brustflosse von *Eusthenopteron*. Trotzdem sind die grundsätzlichen Bewegungsmöglichkeiten vom Prinzip her ähnlich. Sie erfüllen die Voraussetzungen für eine Nutzung als Unterwasserflügel. Die Vorderkante ist stark versteift und bildet eine Anströmkannte, während die Hinterkante etwas flexibler ist. Eine Verdrehung entlang der Längsachse geschieht wie bei *Eusthenopteron* über zwei Achsen, das erste praeaxiale Element und die parallel dazu verlaufenden Elemente. Die Flosse läßt sich an zwei Stellen nach oben und unten abwinkeln, im Schultergelenk und im Gelenk, das von dem proximalen Element und den daran anschließenden Elementen gebildet wird. Nach VOROBYEVA & KUZNETSOV (1992) erlaubt das Schultergelenk ausschließlich Auf- und Abbewegungen, keine Rotationen und nur geringfügige Abduktionen. Der Aktionsradius war daher beim lebenden Tier nicht sonderlich hoch. Die Bauchflossen sind deutlich kleiner als die Brustflossen. Sie liegen auf maximaler Distanz zu diesen. Über die Struktur der Bauchflossen gibt es in der Literatur meines Wissens keine Angaben. Das gleiche gilt für die Struktur des Beckens.

Rhizodontider Formtyp:

Da fossile Überlieferungen, vor allem des Postcranialskeletts, bei diesem Formtyp sehr fragmentarisch sind, gestaltet sich die genaue Zuordnung bestimmter Gattungen als äußerst schwierig. Die Körperform ist nur von einem einzigen Exemplar ansatzweise bekannt, dessen Zugehörigkeit unglücklicherweise nicht sicher feststellbar ist. Es wurde von ANDREWS (1985) als *?Strepsodus ancilonamensis* (RSMGY 1980.40.36) beschrieben. Bezogen auf die Strukturen bleiben auch bei diesem Exemplar viele Fragen offen. Trotz der Unmöglichkeit einer genauen Rekonstruktion der Körperform kann jedoch auf der Basis vieler Einzelbefunde ein recht zuverlässiges Bild von dem prinzipiellen Aufbau des Formtyps gezeichnet werden. Aufgrund dieser Einzelbefunde lassen sich folgende Gattungen mit den entsprechenden Vorhalten zuordnen: *Strepsodus* (Abb. 4.8 f), *Rhizodus*, *Sauripterus*, *Screbiodus*, *Barameda* und *Notorhizodon*.

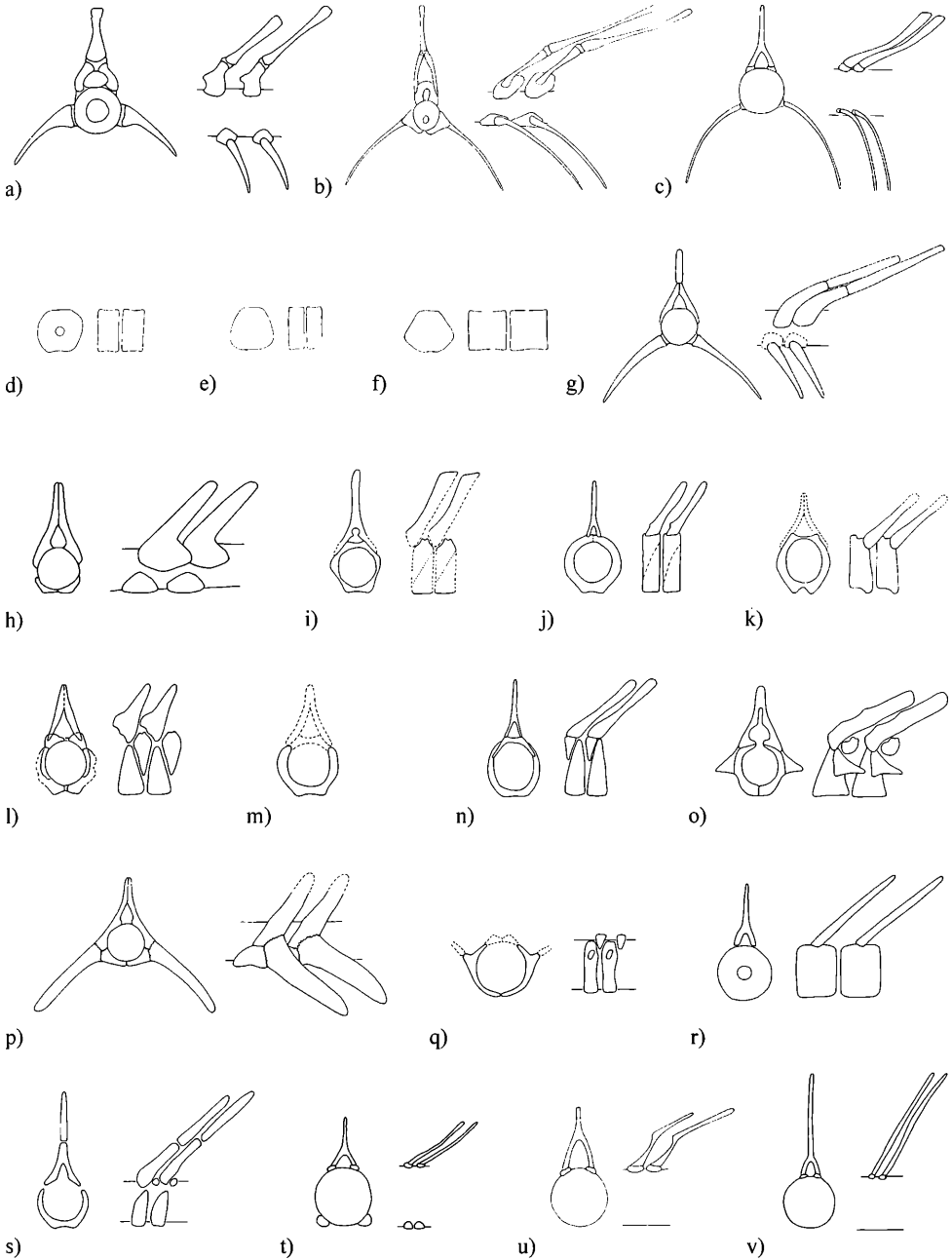


Abb. 4.10 Wirbelelemente (jeweils von cranial und von lateral, linke Seite): a) *Neoceratodus*, b) *Protopterus*, c) *Fleurantia*, d) *Griphognathus*, e) *Soederberghia*, f) *Jarvikia*, g) *Dipterus*, h) *Uranolophus*, i) *Thursius*, j) *Megalichthys*, k) *Ectosteorhachis*, l) *Osteolepis*, m) *Gyroptychius*, n) *Lohsania*, o) *Eusthenopteron*, p) *Panderichthys*, q) *Barameda*, r) *Strepsodus sauroides*, s) *Glyptolepis*, t) *Latimeria*, u) *Laugia*, v) *Alenypterus*. (Umgezeichnet bzw. rekonstruiert nach Vorlagen von: GALVIS-VERGARA 1977, Fig. 1, 2, 4, 5, GRAHAM-SMITH & WESTOLL 1937, Fig. 1, SCHULTZE 1969, Abb. 29, JARVIK 1952, Fig. 13, C-E, 16, AHLBERG & TREWIN 1995, Fig. 9, VOROBYEVA & TSESSARSKII 1986, Fig. 3, DENISON 1968 a, Fig. 21, ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Fig. 7 a-d, 14, 23, THOMSON & VAUGHN 1968, Fig. 7, Fig. 3, LONG 1989, Fig. 12, ANDREWS 1977, Fig. 2 A, STENSIÓ 1932 b, Fig. 20, LUND & LUND 1984, Fig. 4).

Die vorhandenen fossilen Fragmente lassen sich in zwei Größenklassen untergliedern (ANDREWS 1985). Sie gehören entweder zu relativ kleinen Exemplaren, deren Körperlänge hochgerechnet zwischen etwa 10 cm und 50 cm liegt oder zu Formen, die zum Teil außerordentliche Ausmaße erreichen konnten. Deren geschätzte Länge liegt je nach Exemplar zwischen 130 cm und 350 cm. Nach einem 1 m langen Unterkiefer von *Rhizodus* zu schließen, der mit bis zu 22 cm langen Zähnen ausgestattet war, muß es sogar Exemplare von 600-700 cm gegeben haben (LONG 1995). Der Körper des in die kleine Größenkategorie (35 cm) fallenden *?Strepsodus anculonamensis* (RSMGY 1980.40.36) besitzt eine fusiform gestreckte Gestalt. Der Rumpfquerschnitt scheint eher hochoval gewesen zu sein. Die Lage der unpaaren Flossen läßt sich allein auf der Basis der fragmentarisch erhaltenen Flossenstrahlen rekonstruieren. Danach befanden sich die Dorsalia weit caudal, wobei die 2. Dorsale der Analen genau gegenüberstand und mit dieser ein vertikales Flossenpaar bildete. Letzteres ist bei einem anderen Stück von *?Strepsodus anculonamensis* (BMNH P60985) dokumentiert. Hier sind die ungegliederten Teile der Flossenstrahlen im natürlichen Verband dicht an dicht stehend überliefert. Diese sind außerordentlich lang und massiv, eine Eigenschaft die beim rhizodontiden Formtyp, unabhängig, ob es sich um unpaare oder paarige Flossen handelt, allen Flossenstrahlen gemein ist (ANDREWS 1985, Fig. 4 f).

Nach ANDREWS (1985) war der gegliederte und verzweigte Teil generell nur als schmaler Saum ausgebildet. Es stellt sich hierbei die Frage, ob diese Aussage auf der Basis des offensichtlich schlecht erhaltenen Materials überhaupt möglich ist. Aus biomechanischen und hydrodynamischen Gründen scheint es wahrscheinlicher, daß nur ein geringer Teil des gegliederten Abschnitts überliefert wurde, und daß dieser im lebenden Zustand deutlich größer war. Wäre dies nicht der Fall, würde die Fläche der Flossen nicht ausreichen, um einen effektiven Antrieb bzw. eine wirkungsvolle Steuerung zu gewährleisten. Unter der Voraussetzung, daß also ein großer Teil der Flossenstrahlen fehlt, kann die Flossenform nur sehr grob rekonstruiert werden. Sicher ist, daß zumindest bei *?Strepsodus anculonamensis* (BMNH P60985; ANDREWS 1985, Fig. 1-3) die Anale und die 2. Dorsale gleich groß sowie gleich gestaltet gewesen sind. Wahrscheinlich war die 1. Dorsale deutlich kleiner als diese.

Bei einem Exemplar von *?Strepsodus anculonamensis* (RSMGY 1984.67.101; ANDREWS 1985, Fig. 2 b) ist ein Teil des Endoskeletts der Anale überliefert. Es besteht aus einem großen, länglich triangulären Basalelement, an das sich distal fünf Skelettstäbe anschließen (Abb. 4.6 h). Die Artikulationsstellen liegen auf einer gemeinsamen Achse, so daß die Flosse an dieser Stelle

abgewinkelt werden konnte. Es ist nicht erkennbar, ob die Skelettstäbe gegliedert bzw. verzweigt waren. Dies scheint jedoch wahrscheinlich, wenn man die fossile Überlieferung eines fragmentarisch erhaltenen Stückes (IGS GSM28309; ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Fig. 14, Pl. 13 A, B), das *Strepsodus sauroides*, (BINNEY 1841) zugeordnet wird, in Betracht zieht. Es zeigt Reste des Endoskeletts dreier unpaarer Flossen. Die kleinsten Fragmente wurden von ANDREWS & WESTOLL (1970 b) als Reste der 1. Dorsalen interpretiert, während die größeren als Anale bzw. 2. Dorsale angesprochen werden konnten (Abb. 4.4 d, 4.5 h, 4.6 i). Da letztere etwa gleich groß sind, und deren natürliche Lage aufgrund der Erhaltung nicht rekonstruierbar ist, kann nicht sicher geschlossen werden, ob es sich bei den als Reste der Analen angesprochenen Fragmenten nicht um Reste der 2. Dorsalen handelt und vice versa. Dies spielt jedoch nur eine geringe Rolle, wenn man davon ausgeht, daß die Anale und die 2. Dorsale zusammen ein vertikales Flossenpaar bildeten, deren Strukturen sich spiegelbildlich zueinander verhielten.

Während über den Aufbau der 1. Dorsale von *Strepsodus sauroides* aufgrund der schlechten Überlieferung keine fundierte Aussagen gemacht werden können, läßt die Erhaltung der 2. Dorsalen bzw. der Analen eine Rekonstruktion zu. Der Aufbau deckt sich im wesentlichen mit dem der Analen von *?Strepsodus anculonamensis* (RSMGY 1984.67.101; ANDREWS 1985, Fig. 2 b). Wie bei dieser Form besteht das Flossenendoskelett von *Strepsodus sauroides* (IGS GSM28309) aus einem großen, länglich triangulären Basalelement, an das sich distal mehrere Skelettstäbe anschließen, deren Artikulationsstellen auf einer gemeinsamen Achse liegen. Nach der Größe der Gelenkachse zu urteilen, waren es hier jedoch nur vier. Diese zeigen eine deutliche Gliederung in mindestens drei Teile, wobei ein randlich liegender Skelettstab distal eine Verzweigung aufweist. Aus biomechanischen Gründen ist anzunehmen, daß letzterer die Hinterkante der Flosse markiert. Wahrscheinlich war das Endoskelett der 2. Dorsalen und der Analen so aufgebaut, daß die Flossenhinterkante flexibler war als die Vorderkante. Die Freiheitsgrade der Flossen sind allerdings nicht sicher einschätzbar, da nicht bekannt ist, wie weit die massiven ungegliederten Abschnitte der Flossenstrahlen auf das Flossenendoskelett übergriffen. Je nach Grad der Überlappung kann dann die mechanische Restriktion größer oder kleiner sein. Sicher ist, daß die Flossenschuppen den gesamten ungegliederten Teil der Flossenstrahlen bedeckten. Dies gilt auch für die paarigen Flossen. Die Beschuppung des Körpers bestand bei *Strepsodus*, *Rhizodus*, *Barameda*, *Notorhizodon* und *Screbinodus* aus cosminlosen Cycloidschuppen. Abgesehen von *Screbinodus* und *Strepsodus portlocki*, PORTLOCK 1843 waren diese sehr dünn (ANDREWS 1985).

Hinweise auf die Form und Struktur der Schwanzflosse finden sich bei drei Stücken von *?Strepsodus ancunonamensis* (Abb. 4.9 f, BMNH P60985, RSMGY 1984.67.101 u. RSMGY 1980.40.36, ANDREWS 1985, Fig. 1, 2). Danach verlief die Chorda dorsalis im Schwanzbereich gerade. Sie war dort offenbar nicht eingeschnürt. Dorsal und ventral saßen ihr Hämal- bzw. Neuralbögen auf, an die sich distal zahlreiche Flossenstützen anschlossen, an denen sich peripher die Flossenstrahlen der Caudalis befanden (Abb. 4.9 e). Die Schwanzflosse wies eine symmetrische Gestalt auf, wobei der epichordale und der hypochordale Abschnitt gleich groß war (symmetrisch isozerke Caudalis). Die genaue Form und Größe läßt sich nicht bestimmen, da auch hier nur die ungliederten Abschnitte der Flossenstrahlen erhalten geblieben sind. Es erscheint jedoch wahrscheinlich, daß eine spitz auslaufende, rautenförmige bis längsovale Gestalt vorlag. Sicher ist, daß die Spitze der Chorda dorsalis das Schwanzende bildete. Möglicherweise reichte diese sogar ein Stück über das Schwanzflossenende hinaus.

Reste des Axialskeletts sind nur von wenigen Stücken bekannt. Die Neural- und Hämalbögen von *?Strepsodus ancunonamensis* (RSMGY 1984.67.101) aus dem Schwanzabschnitt wurden schon erwähnt. Bogenelemente (Neural- oder Hämalbögen) aus dem Schwanzbereich finden sich auch bei einem Stück von *Screbinodus ornatus*, (TRAQUAIR 1878) (RSMGY 1964.28.8: ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Fig. 13⁴²). Von *Rhizodus hibberti* (AGASSIZ in HIBBERT, 1835) (RSMGY 1966.40.53: ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Pl. 9 J) liegen einige Neuralbögen aus dem Rumpfbereich vor, die allerdings sehr schlecht erhalten sind. Abdrücke von drei paarigen Wirbelelementen (Interzentra) aus dem Rumpfbereich sind bei einem Stück von *Barameda decipiens* (WOODWARD, 1906) (NMV P160885: LONG 1989, Fig. 7 D, 12) überliefert. Nach LONG bilden die beiden ventralen Wirbelelemente einen dorsal offenen Ring, der die Chorda dorsalis umklammert, ohne sie einzuschnüren (Abb. 4.10 q). Dorsolateral soll sich je eine Artikulationsfläche befinden, die als Ansatzstelle für eine Dorsalrippe gedeutet wird. Leider lassen sich die von LONG (1989) beschriebenen Strukturen auf der Fotografie des zugrundeliegenden Fossils (NMV P160885: Fig. 7 D) nicht wiederfinden, so daß nicht nachvollzogen werden kann, worauf die Rekonstruktion basiert. Dorsale Wirbelelemente, Neural- oder Hämalbögen sind von *Barameda decipiens* nicht bekannt. Anders als bei den bisher erwähnten Stücken, die auf eine nicht eingeschnürte Chorda dorsalis hinweisen, zeigt ein schon mehrfach erwähntes Fragment, das *Strepsodus sauroides* zugeordnet wird, einen Teil der artikulierten Wirbelsäule (IGS GSM28309: ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Fig. 14), die aus zahlreichen amphicoelen Vollwirbeln besteht

(Abb. 4.10 r). Diese stammen nach ANDREWS (1985), entgegen einer früheren Aussage (ANDREWS & WESTOLL 1970 b), wahrscheinlich nicht aus dem Rumpf, sondern aus dem Schwanzbereich. Das gleiche Fossil zeigt auch zahlreiche Bogenelemente, die an die von *Screbinodus ornatus* (RSMGY 1964.28.8) erinnern. Außerdem liegen noch einzelne, *Strepsodus sauroides* zugeordnete Vollwirbel vor, deren Zuordnung jedoch nach ANDREWS & WESTOLL (1970 b) fraglich ist.

Von allen genannten Formen sind Teile des dermalen Schultergürtels überliefert. Im Gegensatz zu allen anderen Formtypen des rhipidistiiden Konstruktionstyps scheint er aus nur vier Elementen zu bestehen. Diese bilden zusammen eine U-förmige Struktur, die dem Hauptteil des osteolepididen bzw. eusthenopteriden Schultergürteltyps in ihrem prinzipiellen Aufbau ähnlich ist (Abb. 4.11 i). Bei *Rhizodus*, *Screbinodus*, *Strepsodus* und *Barameda* sind die paarigen ventralen und ventrolateralen Elemente (Claviculae und Cleithra) bekannt (ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Fig. 9-12, 15, 16, Pl. 5-7, 8 A, B, 10 A-C, 11 A, B, H, ANDREWS 1972, Fig. 5, 7, Pl. 1/B, C, JANVIER et al. 1984, Pl. 2/9-12, Fig. 9 A, B, ANDREWS 1985, Fig. 11, 13, LONG 1989, Fig. 4 C, 7 F-H, 8, 9). Hinweise auf ein fünftes, die ventralen Elemente verbindendes, unpaares Element (Interclavicula) liegen bei *Rhizodus*, *Screbinodus* und *Strepsodus* vor (ANDREWS 1972, 1985). Von *Sauripterus* existiert neben wenigen, schlecht erhaltenen Wirbel- und Schädelfragmenten nur ein einziger, zudem unvollständiger Teil des dermalen Schultergürtels (AMNH 3341: HUSSAKOF 1908, Fig. 28, GREGORY 1915, 1935, Fig. 1, ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Fig. 15, 16, Pl. 8 C), der den ventrolateralen Elementen der anderen Formen, vor allem dem von *Nothorhizodon* (YOUNG et al. 1992, Fig. 40), ähnelt. Bei letzterem ist der Schultergürtel ebenfalls nur fragmentarisch erhalten. Überlieferungen von weiteren dermalen Schultergürtel-elementen, wie sie bei den anderen Formtypen des rhipidistiiden Konstruktionstyps vorkommen, sind vom rhizodontiden Formtyp nicht bekannt. Trotz einiger Unterschiede im einzelnen zeigen die Schultergürtel der genannten Formen im grundsätzlichen Aufbau ein recht einheitliches Bild. Die ventralen Abschnitte der ventrolateralen Elemente (Cleithra) sind verglichen mit den Verhältnissen beim osteolepididen und eusthenopteriden Typ groß und ausladend, während die dorsalen Abschnitte auffällig schmal sind. Sie besitzen an ihrem Hinterrand eine charakteristische Bucht, die die Ansatzstelle der Brustflosse markiert. Die ventralen Elemente (Claviculae) sind ebenfalls vergleichsweise ausladend und erstrecken sich, weit nach cranial reichend, bis unter die Kiemenbögen. Die Verbindungsnähe zwischen den ventralen und ventrolateralen Elementen besitzt eine komplizierte Struktur. Die Überlappungszone ist aufgrund der stark abgeschrägten Kanten und der starken Verzahnung am Vorderrand des Schultergürtels (Spina claviculae) außerordentlich groß und daher mechanisch sehr stabil. Die Festigkeit der Verbin-

⁴² Bei ANDREWS & WESTOLL (1970 b) *Rhizodus ornatus* TRAQUAIR, 1878.

dung wird noch weiter erhöht, indem die Abschrägung der Kontaktflächen im Verlauf der Naht in für den rhizodontiden Formtyp typischer Weise ihre Richtung wechselt.

Reste endoskelettaler Schultergürtel­elemente (Scapulocoracoide) sind nur von *Rhizodus* und *Strepsodus* bekannt (ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Fig. 10, 12, Pl. 7 A, B, 8 B, 9 A-D, 11 A, B, 12 A-E, ANDREWS 1972, Fig. 5, 7, Pl. 2/B, C, ANDREWS 1985, Fig. 11 a, b, 13). Wie beim osteolepididen Formtyp sitzen sie den Innenseiten der beiden ventrolateralen Elemente (Cleithra) mit jeweils drei Schenkeln auf. Die Artikulationsstellen lassen sich auch bei den anderen Formen (*Screbinodus*, *Sauripterus* u. *Nothorhizodon*) anhand von überlieferten Eindrücken rekonstruieren. Danach lagen die Schultergelenke verglichen mit den anderen Formtypen des rhipidistiiden Konstruktionstyps hoch. Die Gelenkpfannen entsprechen bei den erhaltenen Stücken etwa Hohlkugeln, mit denen die kugeligen Gelenkköpfe der Brustflossen artikulieren. Reste der Brustflossen sind von al-

len genannten Gattungen des rhizodontiden Formtyps bekannt (Abb. 4.15 j-m). Die Erhaltung ist jedoch in den meisten Fällen sehr schlecht. Über die äußere Gestalt gibt es bislang keine zuverlässigen Hinweise, und die Größe läßt sich nur grob abschätzen. Auch hier besteht das bei den unpaaren Flossen angesprochene Problem, daß nur die langen und massiven ungliederten Teile der Flossenstrahlen überliefert sind. Das Endoskelett der Brustflossen ist in keinem Fall so gut erhalten, daß deren Aufbau sicher rekonstruiert werden kann (ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Fig. 13, 15, Pl. 8 C, 9 E-H, 10 D, 11 C-E, 12 F-P, LONG 1989, Fig. 8, 10, YOUNG et al. 1992, Fig. 39, 40). Die besten, aber dennoch fragmentarisch erhaltenen Stücke sind von folgenden Formen bekannt: *Sauripterus* (AMNH 3341: Abb. 4.15 j), *Screbinodus* (RSMGY 1964.28.8: Abb. 4.15 k), *Strepsodus* (RSMGY 1898.17.13: Abb. 4.15 l) und *Barameda* (NMV P160885: Abb. 4.15 m). Aus den genannten Stücken ergibt sich allerdings kein einheitliches Bild, außer daß das Verzweigungsmuster generell nicht mit dem der anderen Formen des rhipidistiiden Konstrukti-

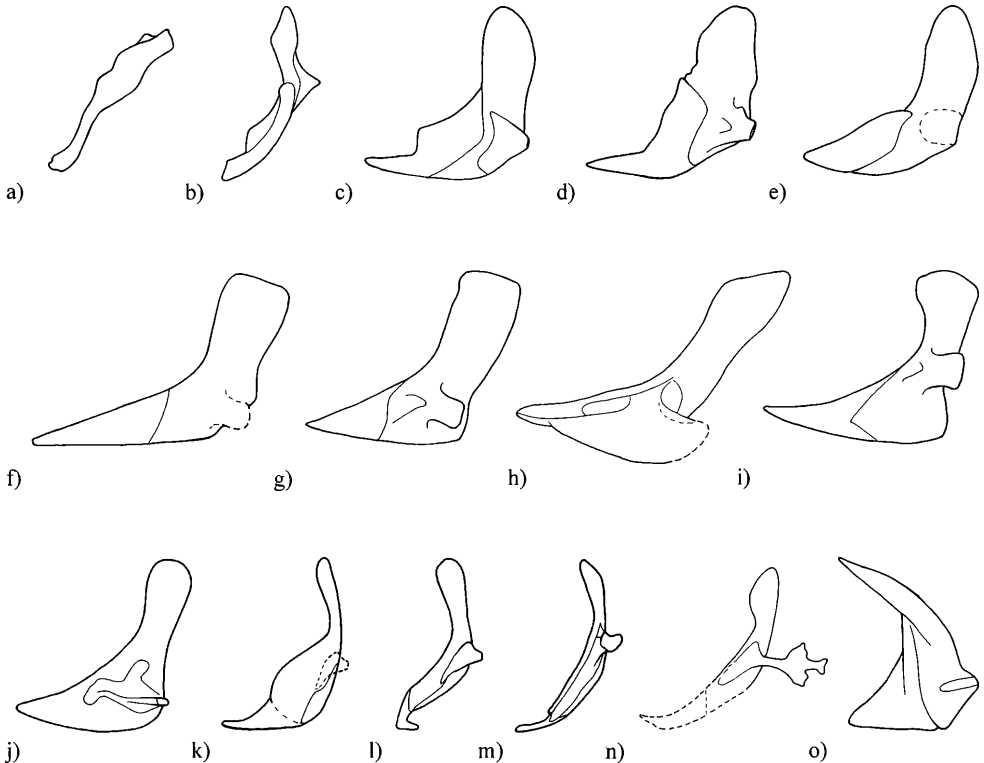


Abb. 4.11 Schultergürtel (rechte Seite von medial): a) *Protopterus*, b) *Neoceratodus*, c) *Griphognathus*, d) *Chirodipterus*, e) *Uranolophus*, f) *Osteolepis*, g) *Eusthenopteron*, h) *Panderichthys*, i) *Rhizodus*, j) *Glyptolepis*, k) *Diplurus*, l) *Rhabdoderma*, m) *Latimeria*, n) *Laugia*, o) *Strunius*. (Umgezeichnet bzw. rekonstruiert nach Vorlagen von: WIEDERSHEIM, Pl. 7/8, ROSEN et al. 1980, Fig. 30 A, CAMPBELL & BARWICK 1986, Fig. 11, JANVIER 1980, Fig. 12 A, DENISON 1968 a, Fig. 18, JARVIK 1948, Fig. 25, ANDREWS & WESTOLL 1970 a, Fig. 1, c, 5 b, c, VOROBYEVA 1995, Fig. 1 B, ANDREWS 1985, Fig. 13 e, AHLBERG 1989, Fig. 3 A, SCHAEFFER 1952, Fig. 10, FOREY 1981, Fig. 7, MILLOT & ANTHONY 1958 b, Fig. 26 A, STENSIÖ 1932 b, Fig. 23, JESSEN 1966 b, Abb. 9 B).

onstyps übereinstimmt. Abgesehen von *Strepsodus* (RSMGY 1898.17.13: Abb. 4.15 l) findet sich beim rhizodontiden Brustflosstyp keine deutliche, in Elemente untergliederte Achse.

Bei *Strepsodus* (RSMGY 1898.17.13: Abb. 4.15 l) zeigt zumindest der proximale Abschnitt einen axialen Aufbau. Von den ersten drei axialen Elementen zweigt wie beim eusthenopteriden und osteolepididen Formtyp jeweils ein praeaxialer Skelettstab zur Flossenvorderkante ab. Anders als bei diesen folgen auf das dritte axiale Element jedoch nicht zwei, sondern drei weitere Elemente. Während das zur Vorderkante abzweigende Element in seiner Gestalt einem praeaxialen Skelettstab entspricht, also lang und schmal ist und sich vermutlich nicht weiter verzweigt, sind die anderen beiden Elemente vergleichsweise kurz und breit. Diese verzweigen sich in distaler Richtung weiter, so daß sich der axiale Aufbau ab dem dritten axialen Element zunehmend verliert. Bei *Barameda* (NMV P160885: Abb. 4.15 m) verliert sich der axiale Aufbau schon ab dem zweiten axialen Element. Entsprechend ist nur ein einziger praeaxialer Skelettstab vorhanden. Möglicherweise war dieser in zwei Teile gegliedert. Eine noch geringere axiale Gliederung zeigt das Flossenendoskelett von *Sauripterus* (AMNH 3341: Abb. 4.15 j). Das vordere der beiden auf das proximale Element folgenden Elemente weist hier nicht die Gestalt eines praeaxialen Skelettstabes auf. Außerdem verzweigt es sich in distaler Richtung in zwei Elemente, auf die möglicherweise noch weitere Elemente folgen. Bei dem Endoskelett von *Screbinodus* (RSMGY 1964.28.8: Abb. 4.15 k) scheint eine ähnliche Situation vorzuliegen. Die Erhaltung ist jedoch zu schlecht, um eine genaue Zuordnung rechtfertigen zu können.

So unterschiedlich der Aufbau des Brustflossenendoskeletts bei den einzelnen Stücken auch erscheinen mag, bestehen doch in biomechanischer Hinsicht deutliche Gemeinsamkeiten. Generell sind die Endoskelettelemente der Flossenvorderkante länger und schmaler als die der Hinterkante. Wie beim eusthenopteriden und osteolepididen Formtyp überlappen sich die Elemente der Vorderkante und überbrücken die Gelenke, die die dahinterliegenden Elemente miteinander bilden. Im ganzen nimmt die Länge der Endoskelettelemente auch in distaler Richtung ab, während der Grad der Verzweigung in distaler wie in Richtung der Hinterkante zunimmt. Durch die beschriebene Anordnung ergeben sich mechanische Restriktionen, die dazu führen, daß die Vorderkante der Flosse rigide ist und die Flexibilität zur Hinterkante sowie in distaler Richtung zunimmt. Dies sind Bedingungen, die einen Unterwasserflügel kennzeichnen. Im Gegensatz zum eusthenopteriden und osteolepididen Formtyp, bei denen die Zahl der Endoskelettelemente der Brustflosse deutlich geringer ist, bestehen beim rhizodontiden Formtyp durch die hohe Zahl

der Elemente größere mechanische Freiheitsgrade, die die Flosse insgesamt flexibler machen.

Das proximale Element des Brustflossenendoskeletts ist verglichen mit den anderen Formen des rhipidistiiden Konstruktionstyps kurz und breit. An seinem proximalen Ende sitzt der kugelige Gelenkkopf. Es ist anzunehmen, daß die Beweglichkeit im Schultergelenk durch die genannte Gelenkform sehr hoch war, so daß die Brustflosse in alle Raumrichtungen bewegt sowie in der Längsachse rotiert werden konnte. Durch die erwähnte Bucht am Hinterrand des ventrolateralen Schultergürtelteils (Cleithrum) kann die Brustflosse weiter nach cranial bewegt werden als bei den anderen Formtypen des rhipidistiiden Konstruktionstyps. Trotzdem ist die Beweglichkeit in diese Richtung beschränkt, da die Gelenkpfanne nicht nach lateral, sondern wie bei den anderen Formen nach caudal zeigt.

Das proximale Element läuft an seiner Hinterkante in einen langen Fortsatz aus, der nach distal abbiegt. Die genaue Form ist jedoch unbekannt. Von keinem Endoskelettelement der Brustflosse ist bekannt, daß es wie bei den anderen Formen des rhipidistiiden Konstruktionstyps in eine flache Platte ausläuft, auf deren distalen Rand die Flossenstrahlen aufsitzen. Wie bei den unpaaren Flossen ist auch hier schwer einzuschätzen, wie die Flossenstrahlen aufsaßen, und wie weit sie auf das Endoskelett reichten. Je nach Grad der Überlappung verändern sich die Freiheitsgrade für die Flossenbeweglichkeit. Ein Teil der Flossenbeschuppung ist bei *?Strepsodus anculonamensis* (RSMGY 1980.40.36: ANDREWS 1985, Fig. 1, 3) erhalten. Es handelt sich dabei um Cycloidschuppen. Wie bei den unpaaren Flossen gibt es auch bei den Brustflossen keine Hinweise auf basale Scuta. Durch das Fehlen dieser Strukturen fällt ein die Flossenbeweglichkeit restringierender Faktor weg. Von den Bauchflossen und vom Becken sind bislang keine Überlieferungen bekannt. Die Lage ist daher ebenfalls unklar. Trotzdem kann aufgrund der Position der unpaaren Flossen angenommen werden, daß sie sich auf maximaler Distanz zu den Brustflossen befanden.

4.2.3 Porolepidider Konstruktionstyp

Auf der Grundlage des zur Verfügung stehenden Fossilmaterials kann der porolepidide Konstruktionstyp (Abb. 4.12) in drei Formtypen untergliedert werden, den glyptolepididen, den quebeciiden und den canowindriden. Im Gegensatz zum glyptolepididen Formtyp, der auf einer breiten Datenbasis steht und zudem gut dokumentiert ist, basiert der quebeciide Formtyp auf nur wenigen, meist schlecht erhaltenen Stücken, der canowindride Formtyp sogar auf nur einem einzigen Exemplar. Aufgrund dieser geringen und zum Teil unsicheren Datengrundlage werden diese beiden Formtypen nur unter

Vorbehalt aufgestellt. Es ist möglich, daß neue Funde, die eine bessere Kenntnis des Gesamtaufbaus gewährleisten, zu einer Auflösung der genannten Gruppen führt. Da nur der glyptolepidide Formtyp auf einer sicheren Datenbasis steht, beziehen sich die folgenden allgemeinen Angaben zum porolepididen Konstruktionstyp ausschließlich auf diese Gruppe.

Die Körpergestalt des gedrungen wirkenden porolepididen Konstruktionstyps variiert nur wenig. Auffällig ist der generell kurzschnauzige Kopf, dessen Länge die Höhe und Breite nur geringfügig übertrifft. Die unpaare Beflossung besteht aus zwei Dorsalia, einer Analis und einer asymmetrisch epizerken Caudalis. Die paarigen Flossen liegen auf maximaler Distanz zueinander. Während die großflächigen Bauchflossen mit einer relativ breiten Basis am Becken ansetzen und eine gerundete Gestalt aufweisen, sind die langen, lanzettlichen, an den dipnoiden Konstruktionstyp erinnernden Brustflossen über eine enge Basis mit dem Schultergürtel verbunden. Die Flossenstrahlen aller Flossen liegen eng beieinander und weisen einen gegliederten sowie verzweigten Aufbau auf. Die 1. Dorsale, die Anale sowie die paarigen Flossen besitzen große Loben, die auf ein ausgedehntes Flossenendoskelett hinweisen.

Insgesamt betrachtet weist der porolepidide Konstruktionstyp Gemeinsamkeiten sowohl mit dem rhipidistiiden als auch mit dem dipnoiden Konstruktionstyp auf. Während das Postcranialskelett Affinitäten zum dipnoiden Konstruktionstyp zeigt, ähnelt der Aufbau des Schädels mehr dem rhipidistiiden Konstruktionstyp. Letzterer ist ebenfalls generell knöchern, und der Kiefer ist vom autodiastylem Typ (STARCK 1979). Ob Wangen, Schnauze und Kiemendeckel gegenüber dem Schädeldach beweglich waren, ist unklar. Das Neurocranium besteht, abgesehen von *Youngolepis* (BJERRING 1985), aus zwei Teilen (divisio cranialis anterior bzw. divisio cranialis posterior) und weist ein Intracranialgelenk auf. Die Schädelmechanik funktionierte wahrscheinlich nach einem ähnlichen Prinzip wie beim rhipidistiiden Konstruktionstyp. Nach JARVIK (1972, 1980 a) war das Intracranialgelenk durch den Aufbau des Schädeldaches immobilisiert. Das Gebiß trägt zahlreiche spitze Zähne, deren prinzipielle Anordnung der des rhipidistiiden Konstruktionstyps entspricht. Die Zähne sind jedoch nach hinten gekrümmt. Aus diesem Grund handelt es sich hier wahrscheinlich nicht um die Beute mit großer Wucht penetrierende Fangzähne, sondern um hakenartige Festhalteinrichtungen, die ein Entwischen des erfaßten Opfers verhindern. In gleicher Weise lassen sich die an der Unterkiefersymphyse befindlichen, paarig angeordneten Zahnplatten (parasymphysiale Zahnplatten, JARVIK 1972) deuten, die ganze Batterien stark gekrümmter, spitzer Zähne tragen. Allgemein weisen die Zähne des porolepididen Konstruktionstyps einen extrem stark gefalteten Aufbau auf (dendrodonter Zahntyp). Das Verknöcherungsmuster des Schädeldaches

weist sowohl Ähnlichkeiten mit dem rhipidistiiden als auch mit dem dipnoiden Konstruktionstyp auf. Während der posteriore Teil aus nur wenigen, regelmäßig angeordneten Platten besteht, gliedert sich der anteriore Abschnitt in viele kleine, unregelmäßig angeordnete Einheiten. Ein offenes Pinealforamen ist nach JARVIK (1980 a) generell nicht vorhanden. Wie beim dipnoiden und beim rhipidistiiden Konstruktionstyp liegen nach innen geöffnete Nasengänge, also echte Choanen vor.

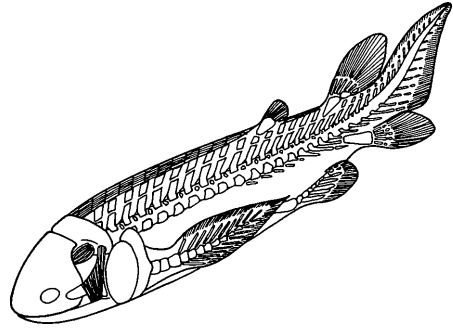


Abb. 4.12 Porolepidider Konstruktionstyp.

Der dermale Schultergürtel ähnelt in starkem Maße dem des rhipidistiiden Konstruktionstyps. Anders als bei letzterem sitzt der endoskeletale Teil des Schultergürtels den dermalen ventrolateralen Elementen nicht mit drei Füßchen auf, sondern nur mit einer einzigen Kontaktstelle. Die Beschuppung kann entweder aus cosminhaltigen Rhomboid- oder aus cosminlosen Cycloid-schuppen bestehen. Das Axialskelett und das Flossenendoskelett erinnert an die Verhältnisse bei einigen Formtypen des dipnoiden Konstruktionstyps, vor allem an die des dipteriden Formtyps (AHLBERG 1989, 1991 a, AHLBERG & TREWIN 1995). Beim porolepididen Konstruktionstyp kommen jedoch keine Rippen vor. Auf das Vorhandensein von Lungen gibt es keine Hinweise. Trotzdem können Lungen angenommen werden.

Glyptolepidider Formtyp:

Diesem Formtyp können die Gattungen *Glyptolepis*, *Holoptychius* (Abb. 4.3 n), *Porolepis* (Abb. 4.3 m) und *Laccognathus* zugeordnet werden.

Der Körper besitzt eine fusiform gestreckte Gestalt, wirkt aber verglichen mit dem osteolepididen und eusthenopteriden Formtyp gedrungen. Der Rumpfquerschnitt ist kreisrund bis leicht hochoval. Die Körperlänge variiert meist zwischen 30 cm und 80 cm. Nach JARVIK (1972) kommen auch Körperlängen von bis zu 200 cm und mehr vor. Die 1. Dorsale befindet sich bei *Holoptychius* caudal der Höhe der Bauchflossen und bei *Glyptolepis* kurz vor dieser. Sie ist deutlich kleiner als

die 2. Dorsale. Ihr interner Aufbau ist nur von *Glyptolepis* und *Laccognathus* bekannt (RSMGY 1898.120.49: ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Fig. 21, Pl. 14 B; MGUH VP P1511c, MGUH VP P1512a: AHLBERG 1991 a, Fig. 1 d; ohne Nr.: VOROBYEVA 1980, ohne Abb.). Das Endoskelett der 1. Dorsalen besteht aus einer einzigen triangulären Platte, auf deren distalen Rand die Flossenstrahlen sitzen (Abb. 4.4 e). Der ungliederte Teil der Flossenstrahlen macht etwa die Hälfte bis ein Drittel der Gesamtlänge aus. Die Beschuppung reichte vermutlich entsprechend weit auf die Flosse.

Die 2. Dorsale bildet mit der Anale ein vertikales Flossenpaar. Sie verhalten sich in ihrer äußeren Form und Größe grob gesehen etwa spiegelbildlich zueinander. Die Anale liegt allerdings etwas weiter cranial als die 2. Dorsale und ist ein wenig kleiner. Verglichen mit den Formen des rhipidistiiden Konstruktionstyps sind die beiden Flossen deutlich großflächiger. Ihr Endoskelett ist ebenfalls nur von *Glyptolepis* und *Laccognathus* bekannt (BMNH 49178: WOODWARD 1891, Fig. 50, 1898, Fig. 19; ohne Nr.: GOODRICH 1909, Fig. 252 A; RSMGY 1898.120.49, MT 6: ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Fig. 21, Pl. 14 B, 15 B; MGUH VP P1516a, SMC H4680: AHLBERG 1991 a, Fig. 1 A, B; ohne Nr.: JARVIK 1980 a, Fig. 200 D, E; ohne Nr.: VOROBYEVA 1980, ohne Abb.). Im Fall der 2. Dorsalen von *Glyptolepis* besteht es aus einem großen triangulären Basalelement, an das sich distal fünf weitere Skelettelemente anschließen (Abb. 4.5 i). Die Kontaktstelle zeigt einen treppenartig gestuften Aufbau, wobei jeweils ein distales Skelettelement auf einer Stufe sitzt. Da diese Stufung einen geraden Verlauf nimmt, besteht an der genannten Kontaktstelle die Möglichkeit, den distalen Teil der Flosse gegen den proximalen abzuwinkeln. Während die vier vorderen Elemente gegliederte Skelettstäbe darstellen, verzweigt sich das fünfte am Hinterrand liegende nach distal in weitere vier bis fünf Skelettstäbe. Durch diesen Aufbau weist die Flossenhinterkante gegenüber der Vorderkante eine höhere Flexibilität auf. An den distalen Teilen der Skelettstäbe sitzen die Flossenstrahlen auf, deren ungliederte Abschnitt etwa ein Viertel der Gesamtlänge ausmacht. Die Beschuppung reichte entsprechend weit auf die Flosse. Der gegliederte Teil zeigt einen leicht verzweigten Aufbau. Das Endoskelett der Anale besteht bei *Glyptolepis* ebenfalls aus einem großen, triangulären Basalelement, an das sich distal fünf weitere Skelettelemente anschließen (Abb. 4.6 j). Diese sind jedoch ausnahmslos als unverzweigte, wahrscheinlich in zwei Teile gegliederte Skelettstäbe ausgebildet. Auch hier ist die Kontaktstelle zum basalen Element treppenartig gestuft, so daß sich der distale Flossenteil gegen den proximalen abwinkeln läßt. Die Struktur der Flossenstrahlen und der Flossenbeschuppung entspricht ebenfalls der der 2. Dorsalen.

Nach VOROBYEVA (1980) liegt beim Endoskelett der Anale von *Laccognathus* ebenfalls ein großes Ba-

salelement vor. Dagegen soll die 2. Dorsale anders als bei *Glyptolepis* drei bis vier basale Elemente aufweisen. Leider gibt VOROBYEVA (1980) keine Auskunft über die weitere Strukturierung des Endoskeletts der Anale und der 2. Dorsalen. Da sich in dieser Arbeit auch keine Abbildungen von den genannten Strukturen finden und auch nicht klar ist, auf welches Stück sich die Angaben beziehen, können die gemachten Aussagen nicht überprüft werden. Dies ist vor allem deswegen bedauerlich, weil eine 2. Dorsale, deren Endoskelett mehrere basale Elemente enthält, für „Crossopterygier“ einzigartig wäre, und damit die vermutete strukturelle Ähnlichkeit mit den Dipnoern weiter bestätigt werden könnte.

Die Körperbeschuppung besteht bei *Glyptolepis*, *Holoptychius* und *Laccognathus* aus cosminlosen Cycloidschuppen, wogegen *Porolepis* cosminbedeckte Rhomboidschuppen aufweist. Basale Scuta sind generell nicht vorhanden. Die Chorda dorsalis ist nicht eingeschnürt. Sie biegt im Schwanzbereich stark nach dorsal ab. Die großflächige Schwanzflosse besitzt eine asymmetrisch epizerke Gestalt. Der hypochordale Abschnitt ist bedeutend größer als der epichordale. Wirbelelemente sind nur von *Glyptolepis* und *Laccognathus* bekannt (WATSON & DAY 1916, Pl. 2/8, ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Fig. 20-23, Pl. 14, 15, VOROBYEVA 1980, ohne Abb.). Über die gesamte Länge sitzen der Chorda dorsalis Neuralbögen mit ihren proximalen Schenkeln auf. An den distalen Fortsätzen artikuliert, abgesehen von den ersten zehn bis fünfzehn Wirbelelementen und von der Insertionsstelle der 2. Dorsalen, je ein Skelettstab (Epineurium). Das Endoskelett der 2. Dorsalen sitzt den Neuralbögen direkt auf, während das der 1. Dorsalen mit den epineuralen Skelettstäben artikuliert. Zwischen den proximalen Schenkeln der Neuralbögen befindet sich je ein Paar kleiner dorsaler Elemente (Pleurozentra), die an die von *Eusthenopteron* erinnern. Im Rumpfbereich liegen den Neuralbögen paarige ventrale Elemente (Interzentra) gegenüber (Abb. 4.10 s). Diese bilden, sich ventral berührend, gemeinsam einen sichelförmigen Bogen, der nicht weit nach dorsal reicht. Die Wirbelelemente bilden also, anders als beim rhipidistiiden Konstruktionstyp, keinen geschlossenen Kanal für die Chorda dorsalis. Im Bereich, wo sich beim lebenden Tier der rechte und linke Teil des Bauchcoelomseptums zum medianen Septum vereinigt, gehen die paarigen ventralen Elemente kontinuierlich in Hämälbögen über. Diese tragen bis zur Ansatzstelle der Anale an ihren distalen Enden je einen Skelettstab (Epihaemalium). Das Basalelement der Anale sitzt zwei Hämälbögen direkt auf. Erst im Schwanzbereich setzen dann wieder Skelettstäbe an den Hämälbögen an (Abb. 4.9 g). Ihnen sitzen die Flossenstrahlen der Schwanzflosse auf, die denselben Aufbau zeigen wie die der anderen unpaaren Flossen.

Reste des dermalen Schultergürtels sind bekannt von *Holoptychius* (STENSIÖ 1931, Fig. 94, Pl. 34/7,

JARVIK 1944, 8 E, 1948, Fig. 33, 34, 1950 a, Fig. 36, 1963, 4 C, D, 10 B, 1972, Fig. 45, 51 A-F, 52 A-C, 54, 60 A, C, Pl. 34/1-4, ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Fig. 19), *Glyptolepis* (GROSS 1936, Abb. 1 B, 3 C, F, 8 A, B, E-H, JARVIK 1944, Fig. 9 A, C, 1950 a, Fig. 27 B, 37, 1950 b, Fig. 3 A, 1950 d, Fig. 9 A, B, 1972, Fig. 52 D, Pl. 16, 18/2, 23/4, 34/5, ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Fig. 18, Pl. 13 C, D, AHLBERG 1989, Fig. 3), *Porolepis* (GROSS 1936, Fig. 1 A, 3 D, G, Pl. 8/1-3, JARVIK 1972, Fig. 51 G, H, 53 D, Pl. 13/3-7) und *Laccognathus* (GROSS 1936 Fig. 8 D, VOROBYEVA & LYARSKAYA 1968, Fig. 4, VOROBYEVA 1980, Fig. 4-6). Insgesamt zeigen die Schultergürtel der verschiedenen Formen ein einheitliches Bild. Sie entsprechen in ihrem prinzipiellen Aufbau denen des eusthenopteriden und osteolepididen Formtyps. Wie bei diesen setzt sich der Schultergürtel aus vierzehn Elementen zusammen. Den Hauptteil machen auch hier die paarigen ventralen und ventrolateralen Elemente (Cleithra und Claviculae) aus (Abb. 4.11 j), die, miteinander über ein kleines unpaares Element (Interclavicula) verbunden, eine U-förmige Struktur bilden. Reste des endoskeletalen Schultergürtelteils (Scapulocoracoid) sind nur bei wenigen Stücken von *Glyptolepis* überliefert (MGUH VP 1490a: JARVIK 1972, Fig. 59 C, 1980 a, Fig. 200 A-C, 1985, Fig. 34; RSMGY 1859.33.1326, MGUH VP 1518a, QUB 11242: AHLBERG 1989, Fig. 3, 4, 5 A). Sicher ist, daß der endoskeletale Teil des Schultergürtels im Vergleich zum rhipidiiden Konstruktionstyp weiter dorsal liegt und der Innenseite des dermalen ventrolateralen Elements über eine einzige Artikulationsfläche aufsitzt. Über die Form und Größe dieser Artikulationsfläche und die Gestalt des Schultergelenks besteht keine Einigkeit. JARVIK (1980 a) beschreibt die nach caudal gerichtete Gelenkfläche des endoskeletalen Schultergürtelteils als Zapfen (articular knob), der mit einer Grube am proximalen Element des Brustflossenendoskeletts artikuliert. Dagegen wird diese Gelenkfläche von AHLBERG (1989) als stegartig gestreckte und nur leicht nach außen gewölbte Struktur beschrieben, die mit der Brustflosse ein Scharniergelenk bildet. Aus den beiden Deutungen ergeben sich unterschiedliche Konsequenzen für die mechanischen Freiheitsgrade und die daraus resultierenden Lokomotionsoptionen. Im Falle einer zapfenartigen Gelenkung wäre der Bewegungsradius der Brustflosse außerordentlich groß und das Gelenk würde Rotationen um die Längsachse ermöglichen, wogegen ein scharnierartige Gelenkung nur Auf- und Abbewegungen erlauben würde. Da die Gelenkfläche des endoskeletalen Schultergürtelteils nach caudal zeigt, wäre die Brustflosse im letzten Fall in einer körperparallelen Haltung fixiert.

Die äußere Form der Brustflossen erinnert an die des dipnoiden Konstruktionstyps. Sie weisen eine langgestreckte, lanzettliche Gestalt auf und reichen, an den Körper angelegt, bis zu den Bauchflossen. Reste des Brustflossenendoskeletts sind ausschließlich bei *Glyptolepis* und hier nur bei einigen wenigen Stücken über-

liefert, die zudem einen fragmentarischen Erhaltungszustand aufweisen (MGUH VP 1490a: JARVIK 1972, Fig. 59, 1980a, Fig. 200 C; MGUH VP P1518a, QUB 11242, MGUH VP P1494a, MGUH VP P1514a: AHLBERG 1989, Fig. 4-7). Der grundsätzliche Aufbau läßt sich jedoch deutlich erkennen. Wie bei *Neoceratodus* liegt eine in viele Einzelelemente untergliederte Achse vor, von der sich zahlreiche gegliederte Skelettstäbe zur Vorder- und Hinterkante abzweigen (Abb. 4.15 n). Anders als bei diesem scheinen die Skelettstäbe bei *Glyptolepis ?leptopterus* (QUB 11242) nicht zweigeteilt zu sein. Nach der Rekonstruktion von AHLBERG (1989) sind die Axialelemente kurz und breit und tragen auf ihrer dorsalen und ventralen Seite je einen zapfenartigen Vorsprung. Diese werden von AHLBERG als Muskelansatzstellen gedeutet. Danach bestand die Brustflossenmuskulatur nicht wie bei *Neoceratodus* aus einer einzigen Muskellage, sondern aus einer tiefen, an den Vorsprüngen der Axialelemente ansetzenden und auf die prae- und postaxialen Skelettstäbe ziehenden Muskelschicht und einer von Axialelement zu Axialelement verlaufenden oberflächlichen Schicht, die proximal mit der Innenseite des Schultergürtels Kontakt aufnahm.

Im Gegensatz zur Brustflosse von *Neoceratodus* zweigen von den ersten beiden Axialelementen keine Skelettstäbe ab, wodurch die Beweglichkeit in diesem Bereich weniger restringiert war. Das proximale Element besitzt nach der AHLBERG'schen Rekonstruktion am Hinterrand seiner ventralen Seite einen kurzen Fortsatz, der jedoch nicht wie bei *Eusthenopteron* nach distal abbiegend den Gelenkspalt überbrückt. Trotz gewisser Unsicherheiten bei der Interpretation des Fossilmaterials läßt sich jedoch sagen, daß das Brustflossenendoskelett in seinem prinzipiellen Aufbau zweifellos dem von *Neoceratodus* ähnelt, und daß die Anordnung der Elemente die strukturellen Bedingungen für eine Nutzung als Unterwasserflügel erfüllt. Die Flossenstrahlen sind kurz und gegliedert und weisen distale Verzweigungen auf. Sie sind im Gegensatz zu denen von *Neoceratodus* knöchern und entsprechen typischen Lepidotrichia. Die Flossenbeschuppung reichte wahrscheinlich bis auf den kurzen ungliederten Teil der Flossenstrahlen, so daß nur ein schmaler Saum von außen sichtbar war. Insgesamt erinnert die Brustflosse äußerlich an die des fleurantiiden Formtyps.

Reste des Beckens sind ebenfalls nur bei *Glyptolepis* überliefert. Auch hier gibt es nur wenige Stücke, deren Erhaltung zudem sehr fragmentarisch ist, und die daher nicht sicher rekonstruiert werden können (BMNH 37984, QUB 11242: AHLBERG 1989, Fig. 8, 9, 11; MGUH VP P1489a, MGUH VP P149a: AHLBERG 1989, ohne Abb.). Nach AHLBERG (1989) bestand das Becken aus zwei gebogenen, stabartigen Teilen, die, an ihren cranialen Enden miteinander verbunden, eine hufeisenförmige Struktur bilden (Abb. 4.13 d). Dabei sollen sich die Beckengelenke, deren Form unbekannt ist, an den

caudalen Enden befinden. Die äußere Gestalt der Bauchflossen unterscheidet sich deutlich von der der Brustflossen. Sie sind im Gegensatz zu letzteren kurz und breitbasig und besitzen einen gerundeten Umriß (AHLBERG 1989, Fig. 11). Der ungegliederte Teil der Flossenstrahlen macht grob ein Viertel der Gesamtlänge aus. Der gegliederte Teil weist leichte Verzweigungen auf. Die Flossenbeschuppung reichte wahrscheinlich bis auf den ungegliederten Abschnitt. Reste des Bauchflossenendoskeletts sind von einigen wenigen Stücken bekannt, deren mangelhafte Erhaltung eine sichere Rekonstruktion nicht zuläßt (QUB 11242, MGUH VP P1516a: AHLBERG 1989, Fig. 9-11, BMNH 37984, MGUH VP P1489a: AHLBERG 1989, ohne Abb.). Nach AHLBERG (1989) gibt es jedoch Hinweise, daß eine gegliederte Achse vorlag, von der zur Vorderkante zahlreiche Skelettstäbe abzweigten, während die Hinterkante, abgesehen vom distalen Bereich, wahrscheinlich frei von abzweigenden Skelettstäben war (Abb. 4.16 f). Über die mechanischen Restriktionen bzw. die Bewegungsoptionen der Bauchflossen lassen sich auf der Grundlage des bestehenden Materials keine Aussagen machen.

Quebeciider Formtyp:

Diesem vorläufig aufgestellten Formtyp kann ausschließlich die Gattung *Quebecius* (Abb. 4.3 o) zugeordnet werden.

Der Körper wirkt wie beim glyptolepididen Formtyp gedrungen. Kopf und Rumpf sollen dagegen nach SCHULTZE & ARSENAULT (1987) lateral abgeflacht sein. Die Körperlänge variiert im Bereich des glyptolepididen Formtyps. Komplette Fossilien, die eine Rekonstruktion der Körperform zulassen, liegen jedoch nur von zwei juvenilen Exemplaren mit einer Länge von 7 cm bzw. 18 cm vor (KUPV 10891a, b: SCHULTZE 1973, Fig. 1 b, 2 b, Pl. 31/1; NMC 4328: SCHULTZE & ARSENAULT 1987, Fig. 1, 9). Hiernach zu urteilen, entspricht die Verteilung der unpaaren Flossen, ihre äußere Form sowie ihr Größenverhältnis zueinander etwa dem des glyptolepididen Formtyps. Die ebenfalls asymmetrische Schwanzflosse ist jedoch weniger stark epizerk und besitzt einen vergleichsweise großen epichordalen Abschnitt, der etwa ein Viertel der Gesamtfläche der Caudalis ausmacht. Die Flossenstrahlen aller Flossen weisen einen gegliederten und verzweigten Aufbau auf. Da das Endoskelett des Postcraniums beim quebeciiden Formtyp bislang völlig unbekannt ist, können über das Axialskelett und die interne Flossenstruktur keine Angaben gemacht werden. Vermutlich bestand das Endoskelett der 1. Dorsalen wie bei *Glyptolepis* aus nur einem einzigen Skelettelement, an das sich distal die Flossenstrahlen anschlossen. Da die Flossenstrahlen der Analen und der 2. Dorsalen bei dem Exemplar NMC 4328 direkt am Kör-

perumriß ansetzen, sollen diese Flossen nach SCHULTZE & ARSENAULT (1987) keine Loben besessen haben. Dies wäre innerhalb des porolepididen Konstruktionsstyps allerdings einzigartig. Hinzu kommt, daß die Flossen, biomechanisch betrachtet, aufgrund der langen, ungestützten Flossenstrahlen mechanisch instabil wären. Da sich aus der Literatur nicht ersehen läßt, wie lang der ungegliederte Teil der Flossenstrahlen ist, kann auch nicht abgeschätzt werden, wie weit eine stützende Beschuppung auf die Flossen reichen konnte.

Aufgrund der genannten Widersprüche stellt sich hier die Frage, ob der von SCHULTZE & ARSENAULT (1987) auf der Basis eines unzureichend erhaltenen Fossils gezogene Schluß wirklich zwingend ist. Zu bedenken ist, daß es sich bei dem Fossil um ein juveniles Exemplar handelt, bei dem das postcraniale Endoskelett offenbar nicht verknöchert war. Betrachtet man die Mehrzahl der ebenfalls meist kleinen Fossilien von *Dipterus*, könnte man auch hier zu dem Schluß kommen, daß die Anale und die 2. Dorsale keinen Lobus besaßen. Inzwischen ist jedoch aufgrund gut erhaltenen Materials bekannt, daß *Dipterus* über ein ausgedehntes Flossenendoskelett verfügte, also deutliche Loben aufwies (AHLBERG & TREWIN 1995). Würden neue Funde von *Quebecius* ebenfalls auf ein ausgedehntes Flossenendoskelett hinweisen, wäre der quebeciide Formtyp nicht mehr gegen den glyptolepididen konstruktiv abgrenzbar. Die Berechtigung der gesonderten Stellung von *Quebecius* als distinkter Formtyp bleibt daher solange fraglich, bis besser erhaltene Fossilien sichere Schlüsse zulassen.

Der Körper ist von cosminosen Cycloidschuppen bedeckt. Der Schultergürtel scheint in seinem prinzipiellen Aufbau dem des glyptolepididen Formtyps zu entsprechen (SCHULTZE 1973, Fig. 1 b, 4, Pl. 31/1, SCHULTZE & ARSENAULT 1987, Fig. 1, 3, 5, 6, 9). Reste der Brustflossen sind nur bei einigen wenigen Stücken überliefert (ØRVIG 1957: SMNH P2503, Fig. 11, SCHULTZE & ARSENAULT 1987: NMC 4328, Fig. 1, 9, MHNM 6-410, MHNM 6-134C, ohne Abb.). Sie entsprechen äußerlich denen des glyptolepididen Formtyps. Wahrscheinlich gilt das auch für den nicht überlieferten internen Aufbau. Vom Becken gibt es bislang keine Überlieferungen. Die Bauchflossen scheinen wie bei *Glyptolepis* mit einer breiten Basis am Rumpf anzusetzen (SCHULTZE 1973, Fig. 1 b, 2 b, Pl. 31/1, SCHULTZE & ARSENAULT 1987, Fig. 1, 8, 9). Während die Radian der kleinen Exemplare nicht von Schuppen bedeckt sind, ist die Basis der Flossenstrahlen bei einem Fragment eines großen Exemplars deutlich beschuppt. Wie im Fall der Analen und der 2. Dorsalen gehen SCHULTZE & ARSENAULT (1987) davon aus, daß kein Lobus vorlag. Diese Interpretation muß auch hier mit Vorsicht behandelt werden, zumal die Flossenbeschuppung ähnliche Verhältnisse wie bei *Glyptolepis* vermuten läßt.

Canowindrider Formtyp:

Dieser vorläufig aufgestellte Formtyp basiert auf nur einem einzigen Stück, das von THOMSON (1973 a) als *Canowindra grossi* beschrieben wurde. Es handeltet sich dabei um den natürlichen Abguß eines kompletten, dorsoventral eingebetteten Exemplars. Originalsubstanz ist daher nicht überliefert. Aufgrund der Erhaltung können oft keine genauen Angaben zu den Strukturen gemacht werden.

Nach THOMSON weist das Schädeldach große Ähnlichkeiten mit dem der Holoptychiidae (Porolepiformes) auf. Dagegen verweist LONG (1985 c, 1987) auf Übereinstimmungen mit den Osteolepiformes. Unter diesem Gesichtspunkt werden von YOUNG et al. (1992) zwei als osteolepiforme Crossopterygier identifizierte Formen

(*Beelarongia* und *Koharalepis*) aufgrund von Schädelmerkmalen in eine enge Beziehung zu *Canowindra* gebracht. Danach bilden *Beelarongia* und *Koharalepis* zusammen mit *Canowindra* eine eigene Familie, die Canowindridae (Liste 4.1). Im Gegensatz zu dieser Sichtweise wird *Canowindra* hier in Anlehnung an die THOMSONsche Deutung als porolepidider Konstruktionsstyp aufgefaßt. Diese Einschätzung basiert überwiegend auf der Interpretation des Postcranialskeletts, die nach den neuen Erkenntnissen über die Flossenstruktur von *Glyptolepis* (AHLBERG 1989) eine bessere Vergleichsbasis erhält. Dagegen werden *Beelarongia* und *Koharalepis*, aufgrund von Konstruktionsähnlichkeiten der Brustflossen und des endoskeletalen Schultergürtels (LONG 1987, Fig. 3 A-D, F, YOUNG et al. 1992, Fig. 12-14), dem rhipidistiiden Konstruktionsstyp zugeordnet.

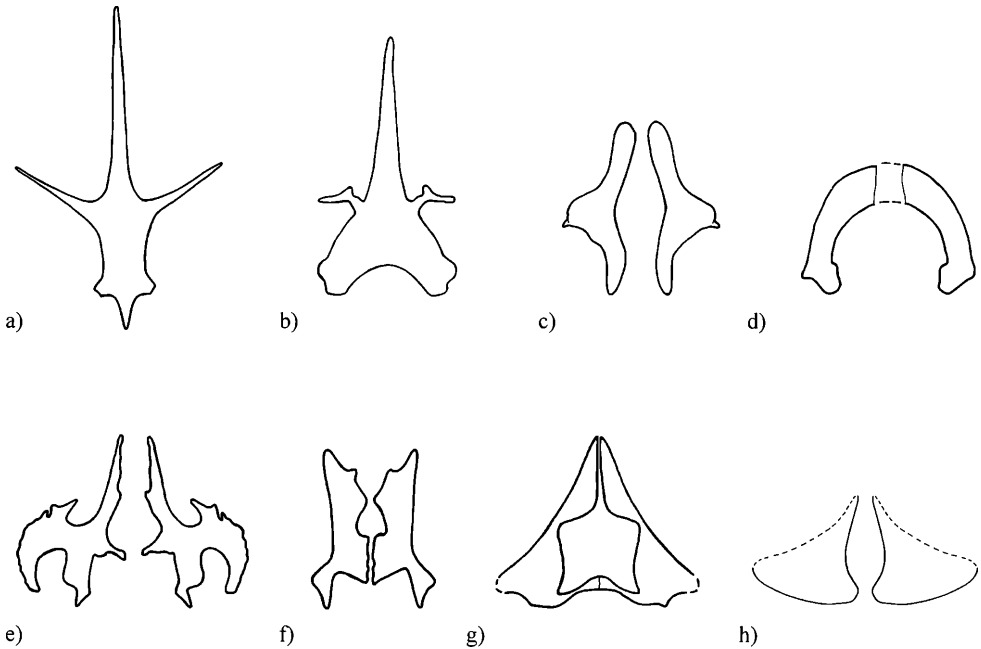


Abb. 4.13 Becken (von ventral, craniales Ende zeigt nach oben): a) *Protopterus*, b) *Neoceratodus*, c) *Eusthenopteron*, d) *Glyptolepis*, e) *Latimeria*, f) *Hainbergia*, g) *Laugia*, h) *Alenypterus*. (Umgezeichnet bzw. rekonstruiert nach Vorlagen von: GÜNTHER 1871, Pl. 36/6, DAVIDOFF, 1884, Fig. 1, JARVIK 1980 a, Fig. 106, AHLBERG 1989, Fig. 11, MILLOT & ANTHONY 1958 b, Fig. 27, SCHWEIZER 1966, Fig. 5 b, STENSIÓ 1932 b, Fig. 24, LUND & LUND 1984, Fig. 4).

Der Körper von *Canowindra* weist eine fusiform gestreckte Gestalt auf, die im Gegensatz zum glyptolepididen und quebeciiden Formtyp nicht gedrungen wirkt (Abb. 4.3 p). Die Körperlänge liegt bei etwa 55 cm. Die Dorsalia sind sehr unterschiedlich ausgebildet. Während die wesentlich kleinere, kurz vor der Höhe der Bauchflossen befindliche 1. Dorsale nur aus Flossenstrahlen zu bestehen scheint, besitzt die 2. Dorsale einen großen Lobus, der auf ein entsprechend ausgedehntes Flossen-

endoskelett hinweist. Bei beiden sind keine Scuta an den Basen ausgebildet. Über die Struktur der Flossenstrahlen gibt es in der Literatur keine Angaben. Die Anale ist nicht bekannt. Aufgrund der caudalen Lage der 2. Dorsale kann jedoch davon ausgegangen werden, daß sie mit dieser ein vertikales Flossenpaar bildete. Es ist daher zu vermuten, daß die Anale in Aufbau, Form und Größe etwa dem Spiegelbild der 2. Dorsalen entspricht. Über die Struktur des Axialskeletts gibt es keine Hinweise.

Die asymmetrische Schwanzflosse besitzt einen stark epizerken Aufbau, bei dem die Fläche des hypochordalen Abschnitts groß und die des epichordalen sehr klein ist. Es gibt auch hier keine Angaben über die Struktur der Flossenstrahlen. Den Körper bedeckten Cycloidenschuppen, die wahrscheinlich cosminlos waren. Der dermale Teil des Schultergürtels ist nur sehr fragmentarisch überliefert und der endoskeletale Teil ist gänzlich unbekannt. Von der Lage der Brustflossenfragmente geschlossen, setzen die Brustflossen wie beim *glyptolepiden* Formtyp relativ hoch am Schultergürtel an.

Auch die Interpretation der Brustflossenfragmente (Abb. 4.15 o) erweist sich als äußerst schwierig. Es ist nicht einmal sicher, welche Seite der Vorderkante entspricht. Aufgrund dieser Unsicherheitsfaktoren bietet THOMSON (1973 a, Fig. B-D) gleich drei Rekonstruktionsmöglichkeiten an. Alle drei sind, vom biomechanischen Standpunkt betrachtet, zumindest problematisch. In Anbetracht, daß weder eine sichere Zuordnung der Fragmente möglich ist, noch eine Analyse der taphonomischen Situation vorliegt, und es sich bei dem Stück nur um einen Abdruck handelt, kann über den endoskelettalen Aufbau nur vage spekuliert werden. Selbst die Länge und die Form der Brustflossen läßt sich nicht sicher rekonstruieren. THOMSON (1973 a) vermutet aufgrund der teilweise erhaltenen Flossenbeschuppung und der Lage der Flossenstrahlen, daß die Brustflosse kurz und gerundet war. Das überlieferte Arrangement des schlecht erhaltenen Materials scheint jedoch nach meiner Einschätzung nicht den Urzustand zu repräsentieren. Zumindest läßt der Erhaltungszustand auch andere Interpretationen zu. Wie bei den unpaaren Flossen gibt es auch bei den Brustflossen keinerlei Hinweise auf basale Scuta.

Für eine Einordnung von *Canowindra* zum prolepididen Konstruktionstyp spricht neben den von THOMSON genannten Ähnlichkeiten im cranialen Aufbau das Fehlen von Skelettstäben in der 1. Dorsalen, die Großflächigkeit der 2. Dorsalen und der Analen, die stark epizerke Schwanzflosse, das Fehlen von basalen Scuta und der hohe Ansatz der Brustflossen. Danach wäre zu vermuten, daß die Brustflossen denen von *Glyptolepis* ähnlich waren und dementsprechend bei dem vorliegenden Stück nur ein kleiner Teil von diesen überliefert wurde. Da bei *Beelarongia* und *Koharalepis* Hinweise auf basale Scuta vorliegen und auch viele andere Strukturen Ähnlichkeiten mit den osteolepididen bzw. eusthenopteriden Formtypen aufweisen, erscheint mir eine Zuordnung in eine gemeinsame Familie mit *Canowindra* äußerst problematisch.

4.2.4 Actinistiider Konstruktionstyp

Der actinistiide Konstruktionstyp (Abb. 4.14) kann in drei Formtypen untergliedert werden: den coelacanthiden, den laugiiden und den allenypteriden Formtyp. Verglichen mit den anderen Sarcopterygier-Konstruktionen zeigt der actinistiide Konstruktionstyp eine außerordentlich hohe Artenvielfalt, wobei sich jedoch die konstruktive Variationsbreite als äußerst gering erweist. Der grundsätzliche Aufbau ist in dieser Gruppe geradezu einheitlich. So unterscheiden sich die hier aufgestellten Formtypen auch mehr in ihrem äußeren Erscheinungsbild als in ihrer internen Strukturierung. Die Körperlänge variiert von knapp 10 cm bis zu 300 cm. Die Gestalt des Körpers ist, abgesehen vom allenypteriden Formtyp, bei allen bekannten Formen sehr ähnlich. Kennzeichnend ist der kurze Kopf, der gedrungene Rumpf, der Aufbau der Flossenstrahlen und die einzigartige dreiteilige Schwanzflosse.⁴³ Die restliche unpaare Beflossung untergliedert sich in zwei Dorsalia und eine Analis, wobei letztere, abgesehen von *Alenypterus*, mit der 2. Dorsalen generell ein vertikales Flossenpaar bildet. Insgesamt variiert die Lagebeziehung der einzelnen unpaaren Flossen bei den verschiedenen Formen nur sehr wenig. Dagegen kann die Anordnung der paarigen Flossen verschieden sein. Der laugiide Formtyp, der auf nur wenigen Gattungen beruht, wird hier ausschließlich aufgrund der speziellen Anordnung seiner paarigen Flossen als gesonderter Formtyp behandelt. Der allenypteride Formtyp, der sogar auf nur einer einzigen Art (*Alenypterus montanus*) basiert, unterscheidet sich im Gegensatz zum laugiiden Formtyp äußerlich deutlich von allen anderen bekannten Formen des actinistiiden Konstruktionstyps. Aus diesem Grund wurde *Alenypterus* von MELTON (1969) zunächst gar nicht als „Quastenflosser“ erkannt, sondern als dorypterider Palaeoniscide beschrieben. Die große Masse der bekannten Gattungen, die dem actinistiiden Konstruktionstyp zugeordnet werden können - dazu gehört auch die rezente Gattung *Latimeria* - entsprechen dem coelacanthiden Formtyp. Die folgenden Ausführungen beziehen sich daher im wesentlichen auf diese Gruppe.

⁴³ *Miguashaia bureaui*, die taxonomisch zu den Coelacanthiformes gezählt wird, besitzt nach SCHULTZE (1973) und CLOUTIER (1996 b) eine epizerke Schwanzflosse (Abb. 4.29). Da diese Gattung aufgrund vieler struktureller Eigenarten nicht in den actinistiiden Konstruktionstyp integriert werden kann, müßte sie vermutlich als eigener Konstruktionstyp aufgeführt werden. Dazu fehlt jedoch, aufgrund der meist mangelnden Erhaltung der wenigen Exemplare die Datengrundlage. *Miguashaia* kann daher in der vorliegenden Konstruktionsanalyse vorerst nicht berücksichtigt werden.

Das Schädeldach besteht wie beim rhipidistiiden Konstruktionstyp aus wenigen, regelmäßig angeordneten, großen Platten. Ein offenes Pinealforamen ist nicht vorhanden. Choanen liegen nicht vor. Im Schnauzenbereich findet sich ein einzigartiges Rostralorgan. Die Kiefermechanik funktioniert bei der rezenten *Latimeria* nach einem komplizierten Mechanismus, an dem bis zu fünf Gelenke beteiligt sind (MILLOT & ANTHONY 1958 b, THOMSON 1966 a, b, 1967 a, 1969, 1970, 1973 b, ALEXANDER 1973, LAUDER 1980 b). Das Neurocranium ist wie beim rhipidistiiden, porolepididen und struniiden Konstruktionstyp in zwei Teile gegliedert (divisio cranialis anterior bzw. divisio cranialis posterior). Diese sind über ein Intracranialgelenk miteinander verbunden, das bei *Latimeria* nachweislich beweglich ist. Wange, Schnauze und Kiemendeckel sind damit gegen das Schädeldach beweglich. Wahrscheinlich gilt dies auch für die fossilen Formen. Das Gebiß besteht aus vielen kleinen, nach hinten gebogenen Zähnen. Es ist daher anzunehmen, daß es sich hierbei nicht um ein Schnappgebiß handelt, bei dem die Zähne die Beute mit großer Wucht penetrieren. Wahrscheinlich ist, daß sich der Kiefermechanismus zum Einsaugen von Beute eignet, und die nach hinten gebogenen Zähne nur zum Festhalten genutzt werden. Die Zahnstruktur ist einfach, das heißt es liegen keine Schmelzeinfaltungen vor (SCHULTZE 1969).

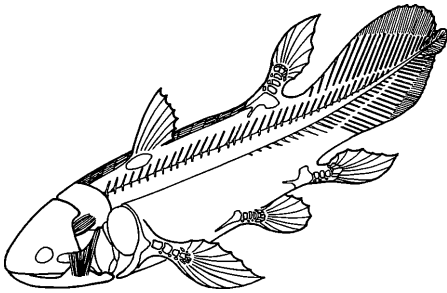


Abb. 4.14 Actinistiider Konstruktionstyp.

Die Beschuppung besteht generell aus cosminlosen Cycloidschuppen. Basale Scuta liegen nicht vor. Der aus bis zu neun Elementen bestehende dermale Schultergürtel ist oft ganz oder zumindest teilweise in den Körper versenkt. Er ist bei den allermeisten Formen sehr schmal. Die generell weit dorsal ansetzenden endoskelettalen Schultergürtel Elemente besaßen wahrscheinlich bei allen Formen einen nach caudal bzw. caudolateral weisenden Gelenkzapfen, mit dem die Brustflosse artikuliert, so wie es bei der rezenten *Latimeria* der Fall ist. Die Chorda dorsalis ist wahrscheinlich bei allen Formen nicht eingeschnürt. In keinem Fall bilden die Wirbelelemente einen geschlossenen Kanal. Von einigen Formen wie *Diplurus* und *Axelrodichthys* sind Pleuralrippen bekannt.

Die rezente *Latimeria* besitzt in der Leibeshöhle einen langgestreckten, unpaaren Fettkörper, der ventral des Ösophagus beginnt und bis in den Bereich der Bauchflossen reicht (MILLOT & ANTHONY 1958 b). Dieser wird von *Latimeria* als Auftriebskörper genutzt. Es ist bislang unklar, ob es sich dabei um eine verfettete Schwimmblase handelt oder um einen verfetteten Lungenflügel. Es stellt sich also die Frage, ob der Auftriebskörper unpaarig angelegt wird oder paarig, wie im Fall der Lunge von *Neoceratodus*, bei dem während der Ontogenese ein Flügel degeneriert. Da über die Ontogenese von *Latimeria* zur Zeit nahezu keine Kenntnisse bestehen, kann hierzu keine Entscheidung getroffen werden. Bei einigen fossilen Formen (z.B. *Undina*, *Coelacanthus*, *Holophagus*, *Macropoma* und *Hainbergia*) treten im Bereich der Bauchhöhle kalzifizierte Strukturen auf, die in ihrer Form, ihrer relativen Lage und Größe dem Fettkörper von *Latimeria* entsprechen. Ob diese kalzifizierten Körper überwiegend aus Fett bestanden oder mit einem Gas gefüllt waren ist nicht bekannt. In jedem Fall kann jedoch davon ausgegangen werden, daß diese als Auftriebskörper genutzt werden konnten. Eine respiratorische Nutzung erscheint dagegen unwahrscheinlich.

Coelacanthider Formtyp:

Diesem Formtyp kann die rezente Gattung *Latimeria* (Abb. 4.8 g) und zahlreiche fossile Gattungen zugeordnet werden: *Coelacanthus*, *Diplocercides*, *Diplurus* (Abb. 4.8 h), *Hadronector* (Abb. 4.8 i), *Holophagus*, *Heptanema*, *Libys*, *Lochmocerus*, *Macropoma*, *Macropomoides*, *Caridosuctor*, *Polyosteorhynchus*, *Rhabdoderma*, *Undina*, *Ticinepomus*, *Whiteia*, *Hainbergia*, *Axelrodichthys*, *Mawsonia* und viele andere.

Der Körper weist eine fusiforme Gestalt auf. Er wirkt aber meist nicht so schlank wie bei den Formtypen des rhipidistiiden Konstruktionstyps, sondern eher etwas gedrungen. Stark gedrungen wirken vor allem Formen wie *Hadronector* (Abb. 4.8 i), *Polyosteorhynchus* und *Macropomoides*, die einen kurzen Körper mit hochovalem Rumpfquerschnitt besitzen. Die Körperlänge variiert von kleinen, nur etwa 10 cm langen Formen wie *Macropomoides*, *Diplurus* und *Lochmocerus* über mittelgroße Formen von 20-40 cm wie *Caridosuctor*, *Coelacanthus* und *Axelrodichthys* bis zu großen Formen wie *Latimeria* und *Mawsonia*, die Körperlängen von 2-3 m erreichen können (FRICKHINGER 1991, MAISEY 1991 b, LONG 1995). Im Gegensatz zum rhipidistiiden, porolepididen und den allermeisten Formtypen des dipnoiden Konstruktionstyps macht der Schwanzabschnitt beim coelacanthiden Formtyp etwa die Hälfte der Gesamtlänge aus. Die Schwanzflosse weist bei allen Formen eine charakteristische dreiteilige Gestalt auf (Abb. 4.8 g-i). Sie bildet ein großflächiges, ovales bis rautenförmiges Flossenblatt, das nach caudal spitz ausläuft. Die gerade

verlaufende Chorda dorsalis untergliedert die Schwanzflosse in zwei gleich große, sich spiegelbildlich zueinander verhaltende Teile. Sie bilden zusammen den Hauptteil der Schwanzflosse. Die Chorda dorsalis reicht über diesen Flossenteil hinaus. An ihrem terminalen Ende setzt sich ein dritter Flossenteil von der restlichen Schwanzflosse ab. Diese Extraflosse besitzt einen runden bis querovalen Umriß und wirkt gegenüber dem Hauptteil der Schwanzflosse sehr klein. Die generell unverzweigten Flossenstrahlen treten in diesem Bereich mit den kurzen Wirbelelementen, die der Chorda dorsalis dorsal und ventral aufsitzen, in direkten Kontakt. Dagegen sitzen die Flossenstrahlen der restlichen Schwanzflosse auf einer Reihe parallel zueinander stehender, dünner Skelettstäbe auf, die das Flossenendoskelett bilden (WOODWARD 1916, Pl. 4/1, MOY-THOMAS & WESTOLL 1935, Fig. 1, MOY-THOMAS 1937, Pl. 1 A, STENSIÖ 1937, Pl. 6/2, 6/3, SCHAEFFER 1941 a, Fig. 3 B, 1948, Fig. 1, 1952, Fig. 9, Pl. 5, 6/1, MILLOT & ANTHONY 1958 b, Fig. 1, Pl. 74-80, SCHWEIZER 1966, Fig. 1, Pl. 1/1, JESSEN 1973, Fig. 2 B, 3 B, Pl. 25/1, ANDREWS 1977, Fig. 4, Pl. 1, 3 B, RIEPPEL 1980, Fig. 4, 6, 8, CARVALHO 1982, Pl. 5-8, LUND & LUND 1984, Fig. 1-3, 5, MAISEY 1986 a, Fig. 12, 14, 1991 a, S. 303-305, 308, 312). Bei *Latimeria* und vielen geologisch spät auftretenden Formen artikuliert jeweils ein Skelettstab mit nur einem einzigen massiven Flossenstrahl (Abb. 4.9 h). Da die einzelnen Skelettstäbe einen gewissen Abstand zueinander aufweisen, sind auch die Flossenstrahlen deutlich voneinander getrennt. Bei den geologisch frühen Formen ist die Zahl der Flossenstrahlen im Verhältnis zu den Flossenstützen deutlich höher (Abb. 4.9 h), doch finden sich immer noch Abstände zwischen den einzelnen Flossenstrahlen. An den proximalen Enden setzen bei *Latimeria* von der Rumpfmuskulatur abgesetzte Muskelbündel an, die die Flossenstrahlen auf- und einklappen können.

Bei sämtlichen Flossen sind die Flossenstrahlen deutlich voneinander getrennt und weisen keine Verzweigungen auf. Zwischen den Flossenstrahlen spannt sich eine Flossenhaut. Dies unterscheidet den actinistiden Konstruktionstyp von allen anderen Sarcopterygier-Konstruktionen. Die Zahl der Flossenstrahlen ist daher auch wesentlich geringer als bei letzteren. Der ungegliederte Teil der Flossenstrahlen macht etwa ein Drittel der Gesamtlänge aus. Bis dahin reicht auch die Beschuppung, die bei allen Formen aus cosminlosen Cycloid-schuppen besteht. Die 1. Dorsale liegt meist unmittelbar caudal der Höhe der Brustflossen. Ihre äußere Gestalt gleicht einem aufgezogenen Fächer, bei dem die Flossenstrahlen die Fächerstäbe und die Flossenhaut die Bspannung darstellt. Durch die Abstände zwischen den Flossenstrahlen besteht die Möglichkeit, die Flosse zusammenzuklappen. Die Fläche der 1. Dorsalen entspricht etwa der der zweiten. Das Flossenendoskelett der 1. Dorsalen besteht aus nur einem einzigen flächigen Basalelement, dem die Flossenstrahlen direkt, ohne die

Vermittlung durch Skelettstäbe aufsitzen (Abb. 4.4 f, g). Die beschriebenen Strukturen sind bei der Mehrzahl der fossilen Formen überliefert (z.B. REIS 1888, Pl. 1/1, 4/3, WOODWARD 1909, Fig. 49, Pl. 36/1, 36/2, BRYANT 1934, Pl. 5, 6, MOY-THOMAS & WESTOLL 1935, Fig. 1, 10, SCHAEFFER 1941 a, Fig. 7 B, C, E, F, 1948, Fig. 1, 3 B, 4 C, 1952, Fig. 9, 11 A, Pl. 5, 6/1, SCHWEIZER 1966, Fig. 1 Pl. 1/1, RIEPPEL 1980, Fig. 4-6, 8, LUND & LUND 1984, Fig. 1-3, 5, MAISEY 1986 a, Fig. 12, 14, 1991 a, S. 303, 304, 305, 308). Bei *Latimeria* entspringt die Flossenmuskulatur beiderseits am Basalelement und setzt, nach dorsal ziehend, an den proximalen Enden der Flossenstrahlen an (MILLOT & ANTHONY 1958 b, Pl. 56). Diese Anordnung kann auch für die fossilen Formen angenommen werden.

Die 2. Dorsale entspricht in ihrer äußeren Gestalt und ihrem inneren Aufbau der Analen. Beide befinden sich auf derselben Höhe, etwa am Ende des zweiten Drittels der Körperlänge und bilden gemeinsam ein vertikales Flossenpaar. Das Endoskelett der 2. Dorsalen und der Analen ist von der rezenten *Latimeria* bekannt (MILLOT & ANTHONY 1958 b, Fig. 1, 24 C, D, 28 B, C, Pl. 59 A, B). Abgesehen von einer fragmentarisch erhaltenen 2. Dorsalen von *Hainbergia* (SCHWEIZER 1966, Fig. 5 d, Pl. 1/1) sind meines Wissens innerhalb des coelacanthiden Formtyps keine fossilen Überlieferungen des Flossenendoskeletts bekannt (Abb. 4.5 k). Dieses zeigt wie bei *Latimeria* einen axialen Aufbau. Eine sichere Rekonstruktion ist jedoch auf der Basis des unzureichend erhaltenen Materials nicht möglich. Die folgenden Angaben zum Endoskelett des vertikalen Flossenpaares beziehen sich daher auf *Latimeria* (Abb. 4.5 j, 4.6 k). Bei dieser weist das weit ausladende basale Element, von dem auch bei anderen Gattungen Reste überliefert sind (REIS 1888, Pl. 1/1, 4/4, WOODWARD 1909, Fig. 49, Pl. 36/1, 36/2, 1916, Pl. 4/1, BRYANT 1934, Pl. 5-7, 8/1, MOY-THOMAS & WESTOLL 1935, Fig. 1, 11, MOY-THOMAS 1937, Fig. 11, 12, SCHAEFFER 1941 a, Fig. 8, B, C, E, F, Fig. 9, B, C, E, F, 1948, Fig. 1, 3 C, E, 1952, Fig. 9, 11 B, D, Pl. 5, LUND & LUND 1984, Fig. 1-3, 5, MAISEY 1986 a, Fig. 12, 14, 1991 a, S. 303), eine gegabelte bis vielstrahlige Gestalt auf. Es bietet eine große Ansatzfläche für die kräftige Flossenmuskulatur. An seinem distalen Ende steht das basale Element mit der Achse in Verbindung. Diese ist bei *Latimeria* in drei kurze, breite Elemente untergliedert. Sie weisen auf der rechten und linken Seite je einen quer zur Achse verlaufenden Grat auf, der bis in einen, am postaxialen Ende befindlichen, spornartigen Fortsatz zieht. Die Grate bieten Ansatzstellen für die Flossenmuskulatur. Da sich die einzelnen Axialelemente in Richtung ihrer gemeinsamen Artikulationsstellen verjüngen, sind die Gelenkflächen deutlich schmaler als die Elementkörper. Dies gilt ebenfalls für die Gelenkfläche zwischen dem basalen und dem ersten Axialelement. Aufgrund der genannten Verhältnisse ist sowohl die Biagsamkeit, als auch die Rotationsfähigkeit der Achse hoch. Die Beweglichkeit in caudocranialer Richtung wird jedoch

durch drei kleine, keilförmige Skelettelemente restringiert, die auf der praeaxialen Seite jeweils vor den interaxialen Gelenken bzw. dem Gelenk mit dem Basalelement liegen. An das dritte Axialelement schließen sich zahlreiche lückenlos miteinander verbundene Skelettelemente an, die, eine kompakte Einheit bildend, in postaxialer, distaler und praeaxialer Richtung flach auslaufen. An ihrem äußeren Rand sitzen die Flossenstrahlen auf, die dieselben Charakteristika wie die der Schwanzflosse aufweisen. Durch die weit auf die Flossenstrahlen reichende Beschuppung wird die Flosse mechanisch stabilisiert.

Die Muskulatur des vertikalen Flossenpaares besteht bei *Latimeria* aus zwei Hälften, die durch das Septum, in dem das Flossenendoskelett liegt, voneinander getrennt sind (MILLOT & ANTHONY 1958 a, b). Sie entspringt proximal beiderseits des Basalelements und zieht, auf die Axialelemente übergreifend, bis an die proximalen Enden der Flossenstrahlen. Jede Hälfte weist einen dreilagigen Aufbau auf. Die oberflächliche Muskellage (*M. abductor superficialis* et *M. adductor superficialis*) zeigt einen achsenparallelen Verlauf. Sie wird von querverlaufenden Bindegewebsbändern, die mit den Graten der Axialelemente in Verbindung stehen, in zahlreiche Segmente untergliedert (MILLOT & ANTHONY 1958 b, Pl. 51, 1958 a, Fig. 1842). Die ebenfalls achsenparallel verlaufende mittlere Lage (*M. abductor profundus* et *M. adductor profundus*) ist dagegen unsegmentiert. Die tiefe Muskellage (*M. rotatorius dexter* et *M. rotatorius sinister*) entspringt an den postaxialen Fortsätzen der Axialelemente sowie am caudalen Rand des Basalelements und zieht in disto-postaxialer Richtung, schräg zur Achse verlaufend, bis an die praeaxialen und distalen Skelettelemente. Diese Anordnung ermöglicht Rotationsbewegungen in der Längsachse, bei der die Flosse (Anale bzw. 2. Dorsale) in sich verdrillt wird. Im Gegensatz dazu kann die Flosse durch Kontraktion der beiden anderen Muskellagen einer Seite nach rechts bzw. links gebogen werden. Durch abwechselnde Kontraktionen der rechten und linken Muskelhälften bei gleichzeitiger aktiver Verdrillung der Achse kann ein Flügelschlag erzeugt werden, der als Antrieb genutzt werden kann (Unterwasserflug). Eine Aufrichtung des vertikalen Flossenpaares kann durch Kontraktion des cranialen Teils der oberflächlichen und mittleren Muskellage erzeugt werden. Das Einklappen erfolgt dagegen durch die Aktion des caudalen Teils derselben Muskellagen. Es ist zu vermuten, daß der geschilderte muskuläre Aufbau bei den anderen Formen vom Prinzip gleich war.

Das Axialskelett ist von *Latimeria* bestens bekannt (MILLOT & ANTHONY 1958 b, Fig. 1, Pl. 49, 50, 74-76, 1958 a, Fig. 1838, ANDREWS 1977, Fig. 1-4, 5 A, Pl. 1 B, 2, 3). Wie bei dieser war die Chorda dorsalis wahrscheinlich bei allen Formen über die gesamte Länge uneingeschnürt. Ihre Gestalt und Lage ist in den allermeisten Fällen gut überliefert. Sie verlief schnurgerade na-

hezu in der Körpermitte und besaß einen verglichen mit anderen Sarcopterygiern außergewöhnlich großen Durchmesser. Nach caudal nahm die Größe des Querschnittes jedoch deutlich ab, so daß die Chorda dorsalis im Schwanzbereich sehr dünn wurde. Wirbelelemente sind sehr häufig überliefert (REIS 1888, Pl. 1/1, 4/19, WOODWARD 1916, Pl. 4/1, BRYANT 1934, Pl. 5-7, 8/1, 8/2, MOY-THOMAS & WESTOLL 1935, Fig. 1, 7, MOY-THOMAS 1937, Pl. 1 A, STENSIÖ 1937, Fig. 16, Pl. 5/1, SCHAEFFER 1941 a, Fig. 2 D, 3 A, 1948, Fig. 1, 4 C, 1952, Fig. 9, Pl. 5, 6/1, LEHMAN 1952, Pl. 1, SCHWEIZER 1966, Fig. 1, 5 a, Pl. 1/1, JESSEN 1973, Fig. 2 B, 3 B, Pl. 25/1, RIEPPEL 1980, Fig. 4, 5, 8, LUND & LUND 1984, Fig. 1-3, 5, MAISEY 1991 a, S. 303, 304, 308). Dorsal sitzen der Chorda dorsalis dünne verknöcherte Neuralbögen auf. Bei *Latimeria* wird der Kontakt über jeweils zwei Knorpelfüßchen hergestellt (Abb. 4.10 t). Es ist anzunehmen, daß dies bei den anderen Formen auch der Fall war, bei denen die knorpeligen Bestandteile jedoch nicht erhalten blieben. Dasselbe gilt wahrscheinlich auch für die paarigen Knorpelmente (Pleurozentra), die bei *Latimeria* jeweils zwischen den aufeinanderfolgenden Neuralbögen liegen und mit den gleich großen Knorpelfüßchen eine ununterbrochene Reihe bilden. Im Rumpfbereich sitzen der Chorda dorsalis ventral paarige Skelettstäbe auf, die bei einigen Formen wie *Diplurus* und *Axelrodichthys* rippenartig verlängert sein können (BRYANT 1934, Pl. 5, 6, SCHAEFFER 1941 a, Fig. 1, 2 D, 3 A, 1948, Fig. 1, 1952, Fig. 9, Pl. 5, 6/1, MAISEY 1991 a, S. 303). Sie entsprechen interseptalen Mineralisierungen des Bauchcoelomseptums. Bei *Latimeria* sind diese jedoch sehr kurz. Wie im Fall der Neuralbögen artikulieren sie mit der Chorda dorsalis über kleine Knorpelfüßchen, die bei den fossilen Formen wahrscheinlich nicht erhalten geblieben sind. In caudaler Richtung, wo sich die beiden Schenkel des Bauchcoelomseptums zum medianen Septum des Hinterkörpers vereinigen, verschmelzen die distalen Teile der ventralen Wirbelelemente zu Hämalbögen. Im Bereich der Schwanzflosse artikuliert der distale Fortsatz jedes Hämal- bzw. Neuralbogens mit einem einzigen Flosselement. Der über den Hauptteil der Schwanzflosse hinausragende Abschnitt der Chorda dorsalis trägt bei *Latimeria* zahlreiche, dichtstehende knorpelige Skelettelemente, die bei den fossilen Formen wahrscheinlich nicht erhalten geblieben sind. Es handelt sich dabei um kurze Neural- und Hämalbögen, auf denen die Flossenstrahlen der kleinen Extraflosse ansetzen.

Der dermale Schultergürtel ist von *Latimeria* (Abb. 4.11 m) und von vielen fossilen Formen (Abb. 4.11 k, l) bekannt (REIS 1888, Pl. 1/1, 1/4, 1/24, 2/1, 4/2, WOODWARD 1891, Pl. 3, 1909, Fig. 49, Pl. 35/9, 36/1, 38/1, 38/2, WATSON 1921, Fig. 5, STENSIÖ 1922, Pl. 3/1, 3/3, 4, 5/1, 1932, Fig. 21, 23, 1937, Fig. 17, 19, Pl. 1-4, 5/1, 8/2, BRYANT 1934, Pl. 5, MOY-THOMAS & WESTOLL 1935, Fig. 1, 8, MOY-THOMAS 1937, Fig. 9, Pl. 2, 4 D, SMITH 1941, Fig. 1, Pl. 31, SCHAEFFER 1941 a, Fig. 1, 1948, Fig. 1, 2, 4 C, 1952, Fig. 4, 8-10, Pl. 8,

9, 16/2, MILLOT & ANTHONY 1958 b, Fig. 1, 25, 26, Pl. 59 D, 60-69, LEHMAN 1952, Fig. 13, 15, Pl. 1, 2 B, 4 A-C, 5 E, SCHWEIZER 1966, Fig. 1, 5 a, Pl. 1/1, 1/2, JESSEN 1973, Fig. 2 B, 3 A, Pl. 24/1, RIEPPEL 1980, Fig. 2, 3, 6, 8, FOREY 1981, Fig. 7, 9, 11, 13, LUND & LUND 1984, Fig. 1-3, 5, MAISEY 1991 a, S. 303, 304, 306, 308). Er besteht je nach Form aus sechs bis acht, eventuell sogar neun Elementen. Zusammen bilden sie eine nach oben offene U-förmige Struktur, die, von lateral betrachtet, schmal und sichelförmig erscheint. Der Schultergürtel ist ganz oder zum allergrößten Teil in den Körper versenkt. Den Hauptanteil machen die paarigen lateralen und ventrolateralen Elemente (Cleithra und Claviculae) aus. Viel kleiner sind dagegen die ebenfalls paarigen, triangulär bis splintförmigen Elemente (Anocleithra), die sich dorsal an die lateralen Elemente anschließen. Bei einigen Formen wie *Latimeria*, *Coelacanthus* und *Diplurus* sowie bei wenigen Stücken von *Rhabdoderma* befindet sich am Hinterrand der lateralen und ventrolateralen Elemente ein weiteres paariges Element (Extracleithrum). Dieses kann nicht bei allen actiniitiden Gattungen nachgewiesen werden. Die beiden ventrolateralen Elemente stehen miteinander ventral in direkter Verbindung. Bei *Laugia*, *Whiteia* und *Macropoma* befindet sich nach FOREY (1981) dorsal der Fusionsstelle ein kleines, unpaariges Skelettelement (Interclavicula), das möglicherweise auch bei anderen fossilen Formen vorhanden gewesen sein könnte. Bei *Latimeria* ist dieses Element jedoch nicht nachgewiesen.

Der endoskelettale Teil des Schultergürtels besitzt bei *Rhabdoderma* und *Latimeria* eine trianguläre Gestalt. Er sitzt mit seiner Basis dem lateralen Element von innen großflächig auf. Das zapfenartige Schultergelenk zeigt nach caudal bis caudolateral. Bei *Latimeria* artikuliert es mit einer Gelenkpfanne am proximalen Element des Brustflossenendoskeletts. Es ist anzunehmen, daß diese Art der Gelenkung bei allen Gattungen des actiniitiden Konstruktionstyps vorlag, auch wenn sie nur bei wenigen Formen überliefert ist. Von der Ansatzstelle der Brustflosse geschlossen, liegt das Schultergelenk bei einigen Formen wie *Caridosuctor* und *Hadronector* lateral, etwa auf mittlerer Körperhöhe, während es sich bei Formen wie *Latimeria*, *Diplurus* und *Coelacanthus* etwas weiter ventrolateral befindet. Das Endoskelett der paarigen Flossen ist, abgesehen von einer fragmentarischen Erhaltung einer Bauchflosse von *Rhabdoderma huxleyi* (MOY-THOMAS 1937, Fig. 8), von keiner fossilen Form des coelacanthiden Formtyps bekannt. Diese zeigt einen axialen Aufbau (Abb. 4.16 h). Der Erhaltungszustand läßt aber eine sichere Rekonstruktion nicht zu. Es scheint jedoch, daß es aus weniger Elementen als bei *Latimeria* bestand, und daß die Ansätze der Flossenstrahlen auf der praeaxialen Seite bis weit auf die proximalen Skelettelemente reichten. Vermutlich war die Flossenvorderkante durch diese Anordnung mechanisch stärker gegen Biegungen stabilisiert als bei *Latimeria*, so daß auch die Beweglichkeit geringer war.

Bei *Latimeria* entspricht der prinzipielle Aufbau des Endoskeletts der paarigen Flossen dem des vertikalen Flossenpaares. Unterschiede bestehen allerdings in der Form der Axialelemente und ihrer Skulpturierung. Gegenüber dem vertikalen Flossenpaar wirken die Axialelemente der etwa gleich großen sowie äußerlich gleich geformten Brustflossen gestreckt (Abb. 4.15 p). Die Grate, an denen Teile der Flossenmuskulatur angreifen, verlaufen nicht quer zur Achse und reichen damit auch nicht bis auf die postaxialen Fortsätze. Diese sind prominenter ausgebildet als bei den unpaaren Flossen. Dabei ist der postaxiale Fortsatz des proximalen Elements besonders stark ausgeprägt. Ein entscheidender Unterschied zum endoskelettalen Aufbau der unpaaren Flossen besteht in dem Fehlen eines praeaxialen Skelettelements zwischen dem proximalen Element und dem Gelenkfortsatz des endoskelettalen Schultergürtels. Die Beweglichkeit vor allem in cranialer Richtung ist dadurch erheblich weniger restringiert. Aufgrund des zapfenartigen Schultergelenks kann die Brustflosse, wie Filmaufnahmen zeigen (FRICKE 1988 b, 1993, FRICKE & HISSMANN 1992), ungehindert in nahezu alle Raumrichtungen bewegt werden.

Die äußere Gestalt der Brustflossen ist bei nahezu allen Formen bekannt, da die Flossenstrahlen häufig als Substanzerhaltung oder als Abdruck überliefert sind. Bei einigen Formen wie *Latimeria* und *Rhabdoderma* sind die Brustflossen flügelartig gestreckt und laufen spitz aus, während sie bei anderen Formen wie *Hadronector* und *Polyosteorhynchus* kurz wirken und einen nahezu kreisrunden Umriß aufweisen. Zwischen diesen beiden Extremen existieren zahlreiche Zwischenformen. Bei den kurzflössigen Formen ist die Zahl der Flossenstrahlen in der Regel wesentlich geringer. Insgesamt zeigen die Flossenstrahlen die gleiche Anordnung und denselben Aufbau wie bei den unpaaren Flossen. Der ungliederte Abschnitt macht auch hier einen großen Teil der Gesamtlänge aus, so daß die Flossenbeschuppung bis weit auf die Flossenstrahlen reicht.

Die Muskulatur der Brustflossen von *Latimeria* entspricht in ihrem prinzipiellen Aufbau dem des vertikalen Flossenpaares (MILLOT & ANTHONY 1958 b, Pl. 60, 66-69). Wie bei diesem wird sie durch das Septum, in dem das Flossenendoskelett liegt, in zwei Hälften geteilt, hier jedoch in eine dorsale und eine ventrale. Die oberflächliche und mittlere Muskellage (M. abductor superficialis, M. abductor profundus, M. adductor superficialis et M. adductor profundus) entspringt überwiegend an der Innenseite und am Hinterrand des dermalen Schultergürtels, während der proximale Teil der tiefen Muskellage (M. pronator et M. supinator) am endoskelettalen Schultergürtelteil entspringt. Wie im Fall des vertikalen Flossenpaares kann durch die Kontraktion der tiefen Muskellage eine Rotation um die Längsachse erzeugt werden, die zu einer Verdrehung der Brustflosse führt. Die oberflächliche und mittlere Muskellage der dorsalen

und ventralen Hälfte kann dagegen für Auf- und Abbewegungen sowie für das Abspreizen und Anlegen der Brustflossen eingesetzt werden. Wie bei dem vertikalen Flossenpaar sind auch hier die strukturellen Bedingungen für eine Nutzung als Unterwasserflügel gegeben. Es ist anzunehmen, daß der beschriebene muskuläre Aufbau der Brustflossen auch für die anderen Formen gilt.

Das Becken besteht aus zwei spiegelsymmetrischen Hälften (Abb. 4.13 e, f). Ihre Gestalt variiert stark bei den verschiedenen Formen (REIS 1888, Pl. 4/7, 4/8, MOY-THOMAS & WESTOLL 1935, Fig. 9, MOY-THOMAS 1937 Fig. 8, 10 A, SCHAEFFER 1941 a, Fig. 6 B, C, E, F, 1948, Fig. 1, 3 D, 1952, Fig. 9, 11 C, SCHWEIZER 1966, Fig. 1, 5 b, Pl. 1/1, FOREY 1981, Fig. 9, LUND & LUND 1984, Fig. 1-3, 5, MAISEY 1991 a, S. 303). Sie sind in den meisten Fällen vielstrahlig und bieten große Ansatzflächen für die Bauchflossenmuskulatur. Bei *Latimeria* weist jede Beckenhälfte einen nach caudal zeigenden, kugligen Gelenkzapfen auf, mit dem das proximale Axialelement des Bauchflossenendoskeletts mit einer Gelenkpfanne artikuliert (MILLOT & ANTHONY 1958 b, Fig. 1, 27, Pl. 59 C, 70, 71). Es ist zu vermuten, daß das Beckengelenk der anderen Formen ebenso aufgebaut war. Die Bauchflossen sind bei *Latimeria*, verglichen mit der Brustflosse, breit und besitzen eine gerundete Form. Das Bauchflossenendoskelett zeigt denselben prinzipiellen Aufbau wie das des vertikalen Flossenpaares (Abb. 4.16 g). Durch die kürzeren, aber breiteren Axialelemente, die über große gewölbte Gelenkflächen miteinander verbunden sind, wirkt es jedoch gedrungener. Die distalen Skelettelemente, die sich an das dritte Axialelement anschließen, bilden eine große, breite Fläche, an deren äußeren Rand sich die Flossenstrahlen anschließen. Wie beim vertikalen Flossenpaar verlaufen die Grate auf den Axialelementen quer zur Achse. Sie reichen jedoch nicht bis auf die postaxialen Fortsätze, die hier weniger stark ausgeprägt sind. Auch die praeaxialen Skelettelemente entsprechen in Form und Lage denen des vertikalen Flossenpaares. Anders als bei letzterem befinden sich jedoch zwischen dem zweiten und dritten Axialelement nicht ein praeaxiales Element, sondern zwei. Ebenfalls abweichend schließen sich hieran Flossenstrahlen an. Diese reichen daher auf der praeaxialen Seite weiter nach proximal als bei den Brustflossen und beim vertikalen Flossenpaar. Die Flossenstrahlen sind bei nahezu allen Formen in ihrem ursprünglichen Zusammenhang überliefert, so daß die äußere Gestalt und die Größe der Bauchflossen sowie deren Position am Körper gut bekannt ist. Sie liegen etwa auf der Höhe zwischen der 1. und 2. Dorsalen und besitzen etwa dieselbe Fläche wie die Brustflossen und weisen einen gerundeten Umriß auf.

Die Muskulatur der Bauchflossen zeigt bei *Latimeria* denselben Aufbau wie die der Brustflossen (MILLOT & ANTHONY 1958 b, Pl. 73). Sie besteht ebenfalls aus zwei Hälften, einer dorsalen und einer ventralen, die einen dreischichtigen Aufbau zeigen (M. elevator superficialis, M. depressor superficialis, M. elevator profundus, M. depressor profundus, M. pronator et M. supinator). Es wird davon ausgegangen, daß dieser muskuläre Aufbau vom Prinzip auch bei den anderen Formen gegeben war. Der für *Latimeria* beschriebene skelettale und muskuläre Aufbau der Bauchflossen erlaubt sowohl Rotationsbewegungen um die Längsachse als auch Auf- und Abbiegungen. Diese Bewegungsoptionen sind jedoch durch die breiten Endoskelettelemente, die großflächigen Interaxialgelenke, die große Anzahl praeaxialer Elemente und die weit nach proximal reichenden Ansätze der Flossenstrahlen stärker mechanisch restringiert als bei den Brustflossen und beim vertikalen Flossenpaar. Vor allem Biegebewegungen in praeaxialer Richtung sind stärker eingeschränkt, so daß die Bauchflossen nicht so stark vom Körper abgespreizt werden können. Diese Einschätzung wird durch Filmaufnahmen bestätigt (FRICKE 1988 b, 1993, FRICKE & HISSMANN 1992).

Laugiider Formtyp:

Diesem Formtyp können die Gattungen *Laugia* (Abb. 4.8 j), *Coccoderma* und *Piveteauiia* zugeordnet werden.

Die Körpergestalt entspricht dem coelacanthiden Formtyp, doch kommen hier keine extrem gedrungenen Formen wie *Hadronector* vor. Die Körpergröße variiert meist zwischen etwa 10 cm und 45 cm. Der auffälligste Unterschied zum coelacanthiden Formtyp besteht in der Form und Anordnung der paarigen Flossen. Die länglichen Brustflossen sind im Vergleich zum Rumpf wesentlich kleiner und liegen weiter dorsal als bei den meisten Repräsentanten des coelacanthiden Formtyps, etwa auf mittlerer Körperhöhe. Das Becken liegt direkt unterhalb der Brustflossen. Es stand wahrscheinlich in direkter bindegewebiger Verbindung mit dem Schultergürtel. Die lang ausgezogenen Bauchflossen sind hier deutlich größer als die Brustflossen (2-3 mal so groß). Die Flossenstrahlen sind gegenüber den übrigen Flossen und gegenüber denen der anderen Formen außerordentlich massiv. In ihrem prinzipiellen Aufbau unterscheiden sich die Flossenstrahlen des laugiiden Formtyps jedoch nicht von denen des coelacanthiden Formtyps. Reste des Endoskeletts der paarigen Flossen sind nur bei *Laugia* überliefert (STENSJÖ 1932 b, Fig. 21, 23, Pl. 1/3, 2/3, 3, 4, 5/1, 6/1, 6/2, 7/1, 8/1).

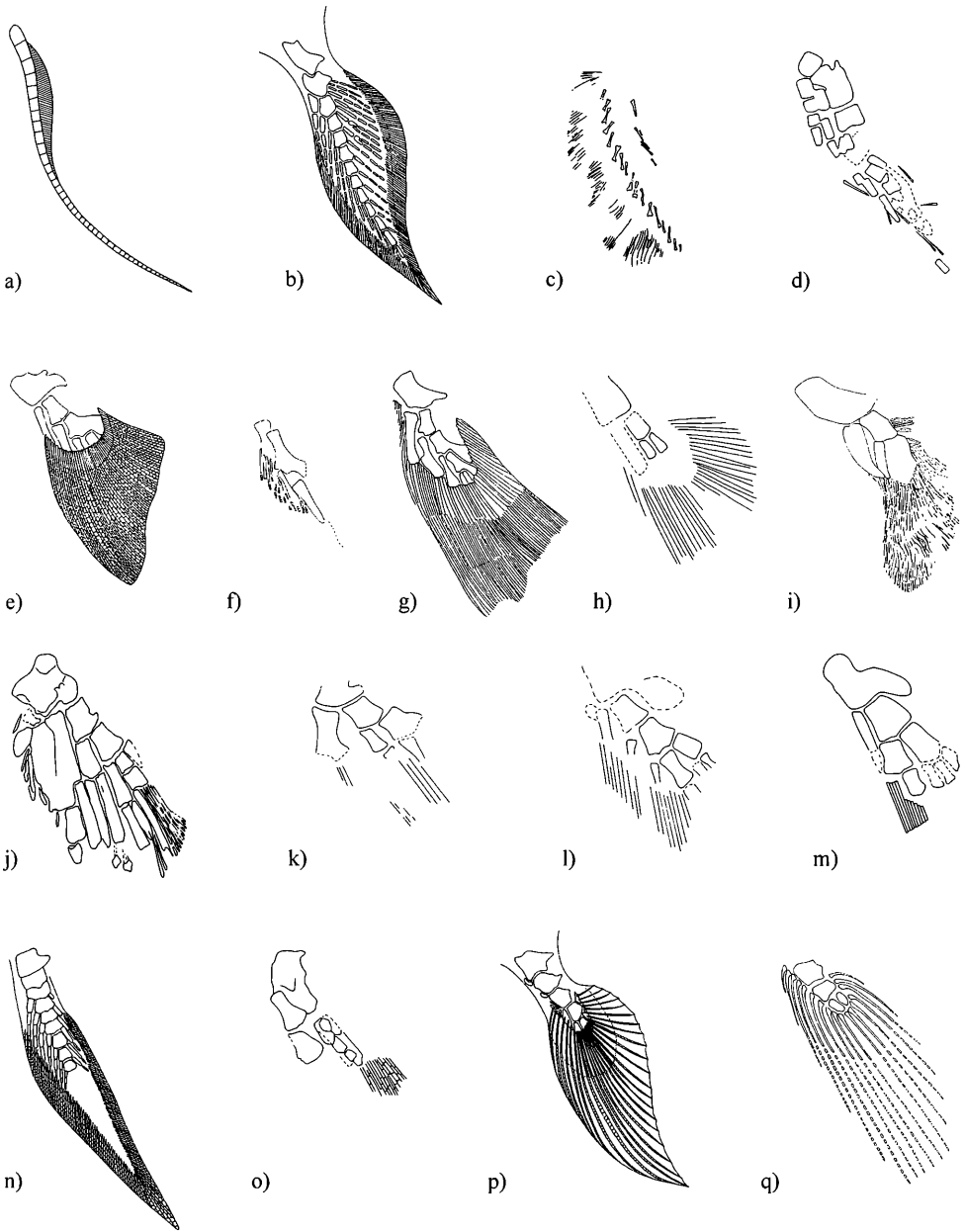


Abb. 4.15 Brustflossen (linke Flosse von dorsal): a) *Protopterus*, b) *Neoceratodus*, c) *Conchopoma*, d) *Dipterus*, e) *Sterropterygion*, f) *Megalichthys*, g) *Eusthenopteron*, h) *Tristichopterus*, i) *Panderichthys*, j) *Sauripterus*, k) *Screbinodus*, l) *Strepsodus*, m) *Barameda*, n) *Glyptolepis*, o) *Canowindra*, p) *Latimeria*, q) *Laugia*. (Umgezeichnet bzw. rekonstruiert nach Vorlagen von: DEAN 1895, Fig. 122, ROSEN et al. 1981, Fig. 30, SCHULTZE 1975, Abb. 9, AHLBERG & TREWIN 1995, Fig. 2, RACKOFF 1980 Fig. 2, 4, ANDREWS & WESTOLL 1970 b, Fig. 3, 13, Pl. 1 C, 11 D, JARVIK 1980 b, Fig. 102, VOROBYEVA 1992, Fig. 4, LONG 1989, Fig. 11, AHLBERG 1989, Fig. 5, THOMSON 1973, Fig. 4 B, MILLOT & ANTHONY 1958 b, Fig. 1, 24 A, STENSIÓ 1932 b, Fig. 23).

Die Interpretation des Brustflossenendoskeletts von *Laugia* (Abb. 4.15 q) erweist sich als äußerst schwierig. Nach STENSIÖ (1932 b) ist der distale Teil des endoskelettalen Schultergürtellements zu einem nach caudal gerichteten langen Stab ausgezogen (Abb. 4.11 n), der an seinem Ende zwei flache, senkrecht zur Achse stehende Fortsätze aufweist, so daß eine gekreuzte Struktur vorliegt (GGUC Exemplar 7 u. 9: STENSIÖ 1932 b, Pl. 6/2, 7,1). In der fossilen Überlieferung sind diese flügelartigen Fortsätze, die als Ansatzstelle für Teile der Brustflossenmuskulatur gedeutet werden, parallel zur Sagittalebene ausgerichtet. Dies scheint der natürlichen Raumlage zu entsprechen. Aus biomechanischen Gründen ist jedoch zu vermuten, daß das Flossenblatt, in vom Körper abgespreizter Haltung, senkrecht zu den flügelartigen Fortsätzen stand, also anders als bei der fossilen Erhaltung, bei der das Flossenblatt und die Fortsätze in einer Ebene liegen. Das Brustflossenendoskelett besteht nach STENSIÖ (1932 b) aus nur vier Elementen, wovon zwei die Achse bilden. Die anderen beiden, etwa gleich großen Elemente, die sich distal an das zweite Axialelement anschließen, stehen parallel zueinander. Die langen Flossenstrahlen umsäumen nahezu das gesamte Flossenendoskelett, lediglich die Hinterkante des proximalen Elements ist frei von diesen. Auf der praeaxialen Seite reichen die Flossenstrahlen sogar, das Schultergelenk überbrückend, bis auf den endoskelettalen Teil des Schultergürtels (Scapulocoracoid) und setzen an diesem an.

Durch die Überbrückung des Schultergelenks wird die Flosse sowohl gegenüber Biegungen als auch gegenüber Rotationen in der Längsachse in ihrer Mobilität stark eingeschränkt. Außerdem wäre ein Abspreizen vom Körper nahezu unmöglich. Die geschilderte Situation würde daher biomechanisch sowie biologisch keinen Sinn machen. Außerdem sind mir keine Fische bekannt, bei denen die Flossenstrahlen dem Schultergürtel direkt aufsitzen. Einen Ausweg aus diesen Widersprüchen ergibt sich möglicherweise durch eine Uminterpretation des von STENSIÖ (1932 b) als endoskelettaler Teil des Schultergürtels gedeuteten Elements. Sofern dieses aus zwei Teilen bestünde, was anhand der Erhaltung der Exemplare 7 und 9 nicht auszuschließen ist, würde der distale, mit flügelartigen Fortsätzen versehene Teil einem weiteren Axialelement entsprechen. Nur der verbleibende proximale Teil entspräche dann dem endoskelettalen Schultergürtelteil. Dieser besitzt eine trianguläre Gestalt, wie sie von den entsprechenden Strukturen bei *Latimeria* und *Rhabdoderma* bekannt ist. Nach der hier vorgeschlagenen Interpretation würde der endoskelettale Schultergürtelteil keinen, gegenüber dem coelacanthiden Formtyp ungewöhnlichen Aufbau mehr aufweisen. Außerdem bestünde die Achse des Brustflossenendoskeletts nicht mehr aus nur zwei, sondern aus drei Elementen. Dadurch wäre das Schultergelenk nicht mehr blockiert, und die Flossenmobilität wäre wie bei *Latimeria* hoch. Für die genannte Interpretation spricht

auch, daß das Exemplar 6 (STENSIÖ 1932 b, Pl. 2/3, 4) mehr als zwei Axialelemente besitzt. Bei diesem ist jedoch der endoskelettale Teil des Schultergürtels nicht erhalten. Insgesamt bleibt die Interpretation der Brustflosse von *Laugia* schwierig und unsicher. Eine erneute Untersuchung des originalen Fossilmaterials unter den genannten Aspekten sowie eine Klärung der Taphonomie würde hier sicher mehr Klarheit bringen.

Die Erhaltungen des Bauchflossenendoskeletts ist zu fragmentarisch, um sichere Aussagen über ihren Aufbau machen zu können (STENSIÖ 1932 b, Pl. 1/3, 3, 6/2, 7/1, 8). Es scheint jedoch wie bei *Rhabdoderma huxleyi* (siehe oben), aus weniger Elementen als bei *Latimeria* zu bestehen (Abb. 4.16 h). Auch bei *Laugia* reichen die Ansätze der Flossenstrahlen auf der praeaxialen Seite bis weit auf die proximalen Skelettelemente, so daß eine stärkere Stabilisierung der Flossenvorderkante als bei *Latimeria* zu vermuten ist. Das gleiche gilt für das vertikale Flossenpaar von *Laugia*. Hier setzen die Flossenstrahlen auf der praeaxialen Seite etwa auf der Höhe des zweiten Axialelements an (STENSIÖ 1932 b, Fig. 21, 26 A, 27, Pl. 1/3, 2/3, 5/1, 6/1, 6/2, 7/1, 8). Der endoskelettale Aufbau des vertikalen Flossenpaares, der bei *Laugia* fragmentarisch überliefert ist (Abb. 4.5 l, 4.6 l), entspricht im Prinzip dem von *Latimeria*. Eine fragmentarische Erhaltung des Endoskeletts der 2. Dorsalen liegt auch von *Coccoderma* vor (Abb. 4.5 m). Diese scheint ebenfalls nicht von dem von *Latimeria* bekannten Bauprinzip abzuweichen. Während das basale Element des Endoskeletts der 2. Dorsalen bei *Laugia* wie bei *Coccoderma* innerhalb der Variationsbreite des coelacanthiden Formtyps liegt, zeigt das Basalelement der Analen, das nur bei *Laugia* erhalten ist, einen einzigartigen Aufbau (STENSIÖ 1932 b, Fig. 21, 27, Pl. 1/3, 2/3, 5/1, 6/1, 6/2, 7/1, 8). Im Gegensatz zu allen bekannten Repräsentanten des coelacanthiden Formtyps, bei denen sich das Basalelement der Analen flächig in der Sagittalebene des medianen Septums ausdehnt, erstreckt sich das Basalelement bei *Laugia* in verschiedene Raumrichtungen (Abb. 4.6 l). Während der flächige posteriore Teil, der die gelenkige Verbindung zu den Axialelementen der Analis herstellt, in der Sagittalebene liegt, verläuft der ebenfalls flächige anteriore Teil in der Transversalebene, so daß die beiden Abschnitte senkrecht zueinander stehen. Aufgrund dieser Strukturierung ist zu vermuten, daß sich der posteriore Teil beim lebenden Tier im medianen Septum befand, wogegen sich der anteriore Teil im transversal verlaufenden Septum der Bauchhöhle ausbreitete. Dieser Unterschied zum coelacanthiden Formtyp läßt sich durch die craniale Lage des Beckens und der Bauchflossen bei *Laugia* erklären. Während sich das Basalelement der Analen beim coelacanthiden Formtyp aufgrund der caudalen Beckenlage nicht in die Septen der Bauchhöhle bzw. der Bauchmuskulatur ausdehnen kann, ist der Weg in diese Richtung beim *laugiiden* Formtyp frei. Es ist daher zu vermuten, daß bei *Coccoderma* und *Piveteaui* ein ähnlich gebau-

tes Basalelement vorlag, auch wenn hiervon keine fossilen Überlieferungen vorliegen. Das Becken besteht aus zwei spiegelsymmetrischen Hälften, die zusammen eine trianguläre Struktur bilden (Abb. 4.13 g). Der Aufbau aller anderen Strukturen von *Laugia*, *Coccoderma* und *Piveteauiia*, wie etwa der des Schultergürtels, der 1. Dorsalen, des Axialskeletts und der Schwanzflosse, fallen in den Variationsbereich des coelacanthiden Formtyps (Abb. 4.4 h, 4.9 j, 4.10 u, 4.11 n) (STENSIÖ 1932 b, LEHMAN 1952).

Allenptyerider Formtyp:

Diesem Formtyp kann nur die Gattung *Allenptyerus* zugeordnet werden (Abb. 4.8 k). Dieser weicht äußerlich so stark von den anderen Formen des actinistiiden Konstruktionstyps ab, daß er, wie schon erwähnt, zunächst für einen Palaeonisciden gehalten wurde. Der Körper ist ungewöhnlich stark lateral abgeflacht und viel hochrückiger als bei irgendeinem anderen Sarcopterygier. Die Höhe macht etwas mehr als zwei Fünftel der Körperlänge aus. Letztere variiert meist zwischen 5 cm und 15 cm. Insgesamt wirkt der Körper von lateral betrachtet stark gedungen. Der Kopf ist kurz im Verhältnis zu seiner Höhe, und die Kopf-Rumpf-Länge entspricht etwa der Länge des Schwanzabschnitts. Letzterer besitzt eine, im Gegensatz zu allen anderen Formen des actinistiiden Konstruktionstyps, asymmetrische Gestalt. Der epichordale Abschnitt ist nicht nur etwa doppelt so breit wie der hypochordale, sondern auch deutlich länger. Dabei verläuft die Chorda dorsalis schräg von craniodorsal nach caudoventral. Insgesamt verjüngt sich der Schwanzabschnitt nach caudal keilförmig und läuft schließlich spitz aus. Das terminale Ende bildet die Chorda dorsalis, die wie beim coelacanthiden und laugiiden Formtyp über das Körperende ein Stück hinausreicht. Dieser Abschnitt trägt jedoch keine Flossenstrahlen, so daß hier im Gegensatz zu allen anderen Formen des actinistiiden Konstruktionstyps keine Extraflosse vorliegt. Das Axialskelett unterscheidet sich dagegen nicht von dem allgemeinen Bauprinzip des actinistiiden Konstruktionstyps (Abb. 4.10 v). Hier tragen jedoch ausschließlich die Skelettstäbe des epichordalen Abschnitts der Caudalis Flossenstrahlen, während der kürzere hypochordale Abschnitt frei von Flossenstrahlen bleibt (Abb. 4.9 k). Die Flossenstrahlen selbst entsprechen bei allen Flossen dem allgemeinen Bauprinzip des actinistiiden Konstruktionstyps. Die Beschuppung besteht aus kleinen, wahrscheinlich cosminlosen Cycloidschuppen (MELTON 1969, Fig. 6).

Die 1. Dorsale liegt sehr weit cranial etwa auf der Höhe der Brustflossen. Sie unterscheidet sich in ihrer Gestalt und ihrem Aufbau grundsätzlich nicht von denen des coelacanthiden und laugiiden Formtyps (Abb. 4.4 i). Sie ähnelt am stärksten der von *Hadronector* (LUND & LUND 1984, Fig. 2). Die 2. Dorsale und die Anale bilden

kein vertikales Flossenpaar. Während sich die 2. Dorsale kurz vor der Höhe der Bauchflossen befindet, liegt die Anale deutlich caudal von diesen. Beide Flossen sind sehr kleinflächig (kleinflächiger als die 1. Dorsale) und weisen nur wenige Flossenstrahlen auf. Die äußere Form der Flossen entspricht etwa einem Kreisviertel. Vom Endoskelett der 2. Dorsalen und der Analen sind nur die Basalelemente überliefert (MELTON 1969, Fig. 7, LUND & LUND 1984, Fig. 4), deren Gestalt nicht aus der Variationsbreite des coelacanthiden Formtyps herausfällt. Aufgrund des vergleichsweise geringen Abstandes zwischen den Basalelementen und den Basen der Flossenstrahlen ist zu vermuten, daß sich das restliche, wahrscheinlich axial aufgebaute Endoskelett aus nur wenigen, kleinen Elementen zusammensetzte. Die Loben waren danach entsprechend klein. Über die Beweglichkeit der Analen und der 2. Dorsalen kann aufgrund der unzureichenden Datenbasis nur spekuliert werden. Möglicherweise konnten mit diesen Flossen kurze, oszillierende Bewegungen ausgeführt werden. Mit hoher Wahrscheinlichkeit kann dagegen angenommen werden, daß die Mobilität aufgrund der kurzen Loben stärker limitiert war als bei *Latimeria*. Direkt hinter der 2. Dorsalen beginnen die kurzen Flossenstrahlen des Schwanzabschnitts, die zusammen einen niedrigen Flossensaum bilden, der bis zum Schwanzende reicht, aber nicht auf den darüber hinausragenden Chordaabschnitt übergreift.

Die paarigen Flossen liegen auf maximaler Distanz zueinander. Die Brustflosse setzt hoch an, etwa auf mittlerer Körperhöhe. Sie ist verglichen mit den restlichen Flossen großflächig. Ihre äußere Form entspricht etwa einem Halbkreis. Wie die Anale und die 2. Dorsale weist sie nur wenige Flossenstrahlen auf. Vom Brustflossenendoskelett gibt es bislang keine Überlieferungen. Aufgrund der Anordnung der proximal konvergierenden Flossenstrahlen, die auf einen sehr kurzen Lobus hinweisen, bestand es jedoch vermutlich aus nur wenigen Elementen, vielleicht sogar aus nur einem einzigen. Über die Beweglichkeit läßt sich auch hier nur spekulieren. Sie war aufgrund der kurzen Loben sicherlich stärker limitiert als bei *Latimeria*. Vom dermalen Schultergürtel existieren fragmentarische Überlieferungen (MELTON 1969, Fig. 4, 5, 7, 8, Pl. 1, 2, LONG 1995). Der Erhaltungszustand der mir bekannten Exemplare läßt jedoch keine detaillierte Rekonstruktion zu. Seine äußere Form ist jedoch gut zu erkennen. Sie unterscheidet sich nicht grundsätzlich von der für den actinistiiden Konstruktionstyp charakteristischen Gestalt. Vom endoskelettalen Schultergürtel sind meines Wissens bislang keine Überlieferungen bekannt. So gibt es auch keine Hinweise auf die Artikulation mit der Brustflosse. Das Becken besteht aus zwei voneinander getrennten triangulären Teilen (Abb. 4.13 h). Ihre räumliche Lage und ihre Anordnung zueinander wurde bislang nicht rekonstruiert. Auch die Artikulationsweise mit den Bauchflossen ist nicht bekannt. Die Bauchflossen selbst entsprechen in ihrer Größe, ihrer äußeren Form sowie der Zahl und

Anordnung der Flossenstrahlen der Analen und der 2. Dorsalen. Ihr Endoskelett ist nicht überliefert. Vermutlich bestand es aber wie bei den anderen Flossen aus nur wenigen Elementen. Für die Beurteilung der Beweglichkeit der Bauchflossen gilt dasselbe, was schon über die anderen Flossen gesagt wurde.

4.2.5 Onychodontider Konstruktionstyp

Die Kenntnisse über die Gruppe der Onychodontidae (Struniiformes) sind bislang sehr lückenhaft. Es ist daher schwierig, eine Konstruktionsanalyse durchzuführen bzw. einen Konstruktionstyp zu bestimmen. Bei den in Frage kommenden Gattungen (Liste 4.1) liegen meines Wissens nur bei einigen wenigen Stücken von *Strunius* und *Onychodus* Reste des Postcranialskeletts vor. Ganz selten scheinen Exemplare zu sein, bei denen die Körperform wenigstens ansatzweise erkennbar ist. Von diesen sind nur zwei Stücke, die *Strunius walteri* zugeordnet werden, in der Literatur abgebildet (P 4833, P 4800 a, b, JESSEN 1966 b, Pl. 13/1, 14/1, 14/2). Leider existiert bislang von dem exzellent erhaltenen *Onychodus*-Material aus der Gogo-Formation keine ausführliche Beschreibung. Nach LONG (1995) war der Körper von *Onychodus* lang und schlank und die Dorsalia lagen

wahrscheinlich weit caudal. Leider finden sich in diesem Buch keine Abbildungen des Postcranialskeletts von *Onychodus*, und LONG gibt nicht an, auf welches Stück er sich bezieht. Bei den vorläufigen und daher wenig detaillierten Angaben von ANDREWS (1973) zum Gogo-Material finden sich keine Hinweise auf die Körperform oder die Beflossung. Daher bleibt für die Bestimmung eines Formtyps nur das von JESSEN (1966 a, b) beschriebene *Strunius*-Material. Da es sich bei diesen, zwischen 5 cm und 10 cm langen Exemplaren möglicherweise um juvenile Formen handelt (ANDREWS 1973, JARVIK 1980 a), ist es fraglich, ob die hier vorliegende Gestalt charakteristisch für die gesamte Gruppe ist, insbesondere wenn man bedenkt, daß einige fossilisierte Reste von *Grossius* und *Onychodus* auf Körperlängen zwischen einem und zwei Metern schließen lassen (MOY-THOMAS & MILES 1971, SCHULTZE 1973, LONG 1995). Der hier aufgeführte struniide Formtyp kann hier also nur unter Vorbehalt aufgestellt werden. Das gleiche gilt für die folgenden Angaben zum onychodontiden Konstruktionstyp.

Das Schädeldach besteht wie beim rhipidistiiden Konstruktionstyp aus wenigen, symmetrisch angeordneten Platten (ANDREWS 1973). Weder ein Pinealfornen noch Choanen sind vorhanden. Da das Schädeldach wie beim rhipidistiiden Konstruktionstyp in einen fron-

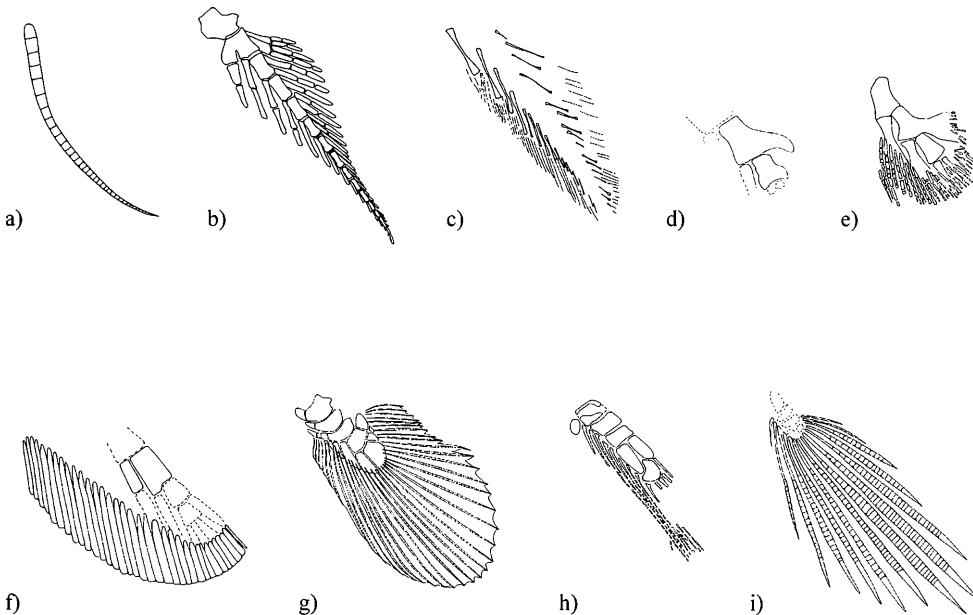


Abb. 4.16 Bauchflossen (linke Flosse von dorsal): a) *Protopterus*, b) *Neoceratodus*, c) *Conchopoma*, d) *Sterropterygion*, e) *Eusthenopteron*, f) *Glyptolepis*, g) *Latimeria*, h) *Rhabdoderma*, i) *Laugia*. (Umgezeichnet bzw. rekonstruiert nach Vorlagen von: DEAN 1895, Fig. 122, DAVIDOFF 1884, Fig. 1, SCHULTZE 1975, Abb. 8, RACKOFF 1980, Fig. 11, ANDREWS & WESTOLL 1970 a, Fig. 17, AHLBERG 1989, Fig. 11, MILLOT & ANTHONY 1958 b, Fig. 24 B, JARVIK 1980 a, Fig. 205, MOY-THOMAS 1937, Fig. 8, STENSIÓ 1932 b, Fig. 21).

toethmoidalen und einen parietalen Abschnitt gegliedert ist, wird von JESSEN (1966 b) ein entsprechend zweigeteiltes Neurocranium mit einem Intracranialgelenk vermutet. Nach LONG (1995) war der Schädel hoch kinetisch, und die beiden Schädelabschnitte des Neurocraniums waren durch ein großes Scharniergelenk miteinander verbunden. Die genaue Kiefer-Schädel-Mechanik ist meines Wissens bislang noch nicht rekonstruiert worden. Charakteristisch für den onychodontiden Konstruktionstyp ist die Bezahnung. Wie beim porolepididen Konstruktionstyp befinden sich an der Unterkiefersymphyse paarig angeordnete Zahnplatten (parasymphysiale Zahnplatten), die ganze Batterien stark nach hinten gekrümmt, spitzer Zähne tragen (GROSS 1956, Fig. 11, 120, 121, 1965, Fig. 1, 2, Pl. 5, ØRVIG 1957, F, G, JESSEN 1966 a, Fig. 84, 86, 1966 b, Fig. 10 A, B, D, 13, 14 E, H, J, Pl. 11/2, 12/1, 12/2, 15/1, 17/1, 17/4, 19/1, 20, 1967, Pl. 2, 3 A, B, LONG 1995, S. 188). Diese sind hier jedoch im Verhältnis zum Kiefer größer, und der Schmelz weist keine Einfaltungen auf. Das restliche Gebiß besteht dagegen aus zwei Größenkategorien kleiner, gleichmäßig angeordneter, spitzer Zähne, die, abgesehen von *Onychodus obliquidentatus* JESSEN, 1966 (b, Fig. 11 B, G, Pl. 17/5, 17/6), senkrecht auf den Kiefern stehen und keine nennenswerte Krümmung aufweisen (GROSS 1956, Fig. 8-10, JESSEN 1966 a, Fig. 84, 86, 1966 b, Fig. 9 F, 10, 11 A, C-F, H, 12, 13, Pl. 11, 12/1, 12/2, 15/5, 16/4, 18/4-6, 19/2-4, 20/1, 21/1, 1967, Pl. 2, 3 A, ØRVIG 1969, Fig. 11, LONG 1995, S. 188). Charakteristisch ist auch der gebogene Verlauf der Mundspalte, der wahrscheinlich im Zusammenhang mit den großen parasymphysialen Zahnplatten steht.

Über die Beflossung ist nur wenig bekannt. Abgesehen von dem schon erwähnten *Strunius*-Material läßt meines Wissens kein Fossil eine Rekonstruktion zu. Die Flossenstrahlen sind gegliedert und verzweigt und entsprechen Lepidotrichae (JESSEN 1966 b, ANDREWS 1973). Über Reste des Flossenendoskeletts finden sich in der Literatur keine Angaben. Ein Hinweis findet sich jedoch bei LONG (1995), nach dem die paarigen Flossen von *Onychodus* „Humeri“ besessen haben sollen, die auf eine kräftige Muskulatur schließen lassen. Leider gibt LONG nicht an, auf welches Stück er sich bezieht, und ob dieses möglicherweise beschrieben ist. Der dermale Schultergürtel besteht aus vier großen Elementen, die nicht in den Körper eingesenkt sind (Abb. 4.11 o). Auf der Innenseite der ventralen Elemente befindet sich jeweils eine einzige große Artikulationsfläche für die beiden endoskelettalen Schultergürtelglieder (ANDREWS 1973). Letztere sind meines Wissens nicht überliefert. Über das Axialskelett finden sich in der Literatur außer folgendem Satz von ANDREWS (1973, S.147) keine Angaben: „The vertebral column is composed of neural arches, intercentra, etc. on an unconstricted notochord (67/90a, 67/85); ribs and ring centra are unknown“. Der Körper ist von cosminlosen Cycloidschuppen bedeckt. Basale Scuta an den Flossenbasen kommen nicht vor.

Struniider Formtyp:

Diesem vorläufig aufgestellten Formtyp kann die Gattung *Strunius* (Abb. 4.8 l) zugeordnet werden.

Der fusiforme Körper von *Strunius* wirkt gegenüber den meisten anderen Sarcopterygier-Konstruktionstypen kurz und gedrungen. Der stumpfschnauzige Schädel weist vergleichsweise große Augenhöhlen auf. Kopf und Rumpf besitzen einen runden Querschnitt. Die äußere Gestalt erinnert oberflächlich betrachtet am ehesten an die des actinistiiden Konstruktionstyps. Dies gilt vor allem für die Form der Schwanzflosse. Wie bei diesen wird sie durch die gerade verlaufende Chorda dorsalis in zwei gleich große sowie gleich geformte Hälften untergliedert, wobei die Chorda dorsalis weit über diesen Flossenabschnitt hinausreicht. Aus der Literatur läßt sich nicht ersehen, ob die Flossenstrahlen einen ungegliederten proximalen Abschnitt besitzen und wenn ja, wie groß dieser ist (JESSEN 1966 b, Pl. 13/1, 14/1, 14/2). Aus diesem Grund und wegen der schlechten Erhaltung des Fossilmaterials kann keine genaue Aussage gemacht werden, ob und wie weit die Beschuppung auf die Flossenstrahlen reichte. Im Bereich der über den Hauptteil der Schwanzflosse hinausragenden Chorda dorsalis sind die Flossenstrahlen äußerst kurz, so daß sich dieser Flossenabschnitt deutlich vom Rest absetzt. Die Körperbeschuppung besteht aus dünnen cosminlosen Cycloidschuppen.

Die 1. Dorsale sitzt auf der Höhe der Körpermitte, kurz vor den Bauchflossen. Die 2. Dorsale befindet sich auf der Höhe zwischen der Analen und den Bauchflossen. Anale und 2. Dorsale weisen die gleiche Form und Größe auf, wogegen die 1. Dorsale ein wenig kleinflächiger ist. Alle Flossen, einschließlich der paarigen Flossen, weisen generell keine Loben auf, so daß die proximalen Enden der Flossenstrahlen direkt am Körper anzusetzen scheinen. Dies ist ein Zustand, der innerhalb der Sarcopterygier einzigartig ist. Basale Scuta treten generell nicht auf. Es ist meines Wissens nicht bekannt, ob die Flossenstrahlen auf einzelnen Skelettstäben aufsitzen oder auf einem einzigen Basalelement. Beides wäre denkbar. Sofern Skelettstäbe vorhanden gewesen sein sollten, müssen diese jedoch äußerst kurz und ungegliedert sowie unverzweigt gewesen sein.

Der dermale Schultergürtel besteht aus vier Teilen, einem Paar ventraler (Claviculae) und einem Paar ventrolateraler Elemente (Cleithra) (JESSEN 1966 a, Fig. 85 A, B, D, 87, 88, 1966 b, Fig. 6 A, B, D, 7, 8 A, 9 B-D, Pl. 11, 12/1, 13/1, 14, 15/3, 15/4, 17/2, 1967, Pl. 1 A, 29). Zusammen bilden sie eine nach oben offene U-förmige Struktur, die sich von lateral betrachtet mit ihrer sichelförmig konkaven Vorderkante dicht an den Hinter Schädel schmiegt (Abb. 4.11 o). Die ventralen Elemente besitzen eine trianguläre Gestalt. Deren breite Basen stehen ventral, ohne die Einschaltung eines unpaaren

ventralen Elements (Interclavicula) miteinander in Verbindung. Die oberen Abschnitte der ventrolateralen Elemente sind schmal und reichen ausgesprochen weit nach dorsal, wo sie auf je ein Dermalelement des Schädeldaches treffen. Auf der Innenseite der ventrolateralen Elemente, die in einigen Fällen zweigeteilt sein können, sitzt der endoskeletale Teil des Schultergürtels (Scapuloacoracoid) jeweils mit einer einzigen Artikulationsfläche auf. Dessen genaue Form und die Gestalt des Schultergelenkes ist meines Wissens nicht bekannt. Das Endoskelett der paarigen Flossen ist nicht bekannt, und auch deren äußere Form und Größe ist aufgrund des schlechten Erhaltungszustands nur sehr grob abschätzbar. Nach der Rekonstruktion von JESSEN (1966 a, Fig. 88) entsprechen sie in ihrer äußeren Gestalt etwa der 1. Dorsalen. Wäre dies der Fall, besäßen die paarigen Flossen keine Loben, so daß vermutet werden müßte, daß das Flossenendoskelett ungegliedert und unverzweigt war. Aufgrund des Erhaltungszustandes kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, daß die paarigen Flossen völlig anders aussahen. Das Becken ist meines Wissens bislang unbekannt.

4.3 Lokomotionsweisen der rezenten Sarcopterygier

Um auf der Grundlage der analysierten Konstruktions-typen die Entwicklung der Lokomotionsapparate der Sarcopterygier zu rekonstruieren, werden im folgenden die Lokomotionsweisen der rezenten Formen untersucht. Die gewonnenen Kenntnisse können dann zur Einschätzung der Fortbewegungsoptionen der fossilen Formen genutzt werden. Dabei wird auch die Bedeutung der Lokomotionsweise im Zusammenhang mit der kohärenten Bionomie der jeweiligen Konstruktion in die Betrachtung einbezogen. Die allgemeine Bedeutung der Lokomotion für die kohärente Bionomie der Wirbeltiere wurde in Kapitel 2 bereits behandelt.

4.3.1 *Neoceratodus*

Bei *Neoceratodus* können drei Antriebsformen der Schwimmfortbewegung unterschieden werden, ein axialer und zwei paraxiale. Der große, kräftige, lateral abgeflachte Schwanzabschnitt bildet zusammen mit dem Flossensaum eine große Antriebsfläche, die für die axiale Fortbewegungsweise genutzt werden kann. Da weder Wirbelkörper noch Rhomboidschuppen vorhanden sind, die sich restringierend auf die Beweglichkeit auswirken können, sind die mechanischen Freiheitsgrade hoch. Dieser Umstand, verbunden mit der gestreckten, schlanken Form und der starken lateralen Abflachung des Schwanzabschnitts, verschafft dem Körper einen hohen Grad an Flexibilität. Diese läßt sich im Zusammenwir-

ken mit der großen Antriebsfläche des Hinterkörpers sehr effektiv zur Beschleunigung einsetzen, indem der Körper kräftige, weit ausladende Schlägelbewegungen produziert. Die Nutzung dieser Fortbewegungsweise zur Beschleunigung wurde von RAMSAY (1876), SEMON (1899) und DEAN (1906) beschrieben. Durch die hohe Beteiligung großer Muskelmassen und die durch die große Oberfläche hohe Reibung mit dem Lokomotionsmedium, ist die dargelegte Antriebsweise jedoch sehr aufwendig und damit zur dauerhaften Aufrechterhaltung hoher Lokomotionsgeschwindigkeiten ungeeignet. Da der Reibungswiderstand mit dem Medium bei langsamer Fortbewegung nicht so sehr ins Gewicht fällt, und die Körperbiegungen nicht so weit ausladend sein müssen, ist der axiale Antrieb im geringen Geschwindigkeitsbereich für Dauerlokomotion ökonomischer als im hohen. Tatsächlich kann beobachtet werden, daß *Neoceratodus* die axiale Antriebsform auch bei langsamer Lokomotion nutzt, wobei hier jedoch die Körperwelle, anders als beim schnellen Beschleunigen, eine geringe Amplitude aufweist. Trotzdem scheint diese Fortbewegungsweise im Vergleich zu den beiden paraxialen Antriebsformen bei niedrigen Geschwindigkeiten nicht sonderlich ökonomisch zu sein.

Eine der beiden paraxialen Antriebsformen, die von *Neoceratodus* genutzt werden können, besteht in der Undulation des den Körper umlaufenden Flossensaumes. Die Wellenamplitude ist jedoch verglichen mit den von Teleosteen bekannten Flossenundulationen, wie sie beispielsweise bei Moränen oder Messerfischen beobachtet werden können, gering, aber immer noch groß genug, um effektiv Antrieb zu erzeugen. Dies geschieht in Form einer nach caudal verlaufenden wechselseitigen Kontraktionswelle der Flossensaummuskulatur. Dabei werden vermutlich die distalen Elemente der zweiteiligen Flossenstützen gegenüber den proximalen Elementen entlang ihrer Artikulationsstellen abgelenkt und somit lateral ausgelenkt. Um diese Auslenkung der distalen Skelettelemente des Flossensaumes in eine nutzbare Antriebswelle übertragen zu können, müssen die einzelnen Skelettstäbe bis zu einem gewissen Grad unabhängig von ihren direkten Nachbarn abknickbar sein. Da sich die Skelettstäbe (Radien) des Flossensaumes jedoch in einem gemeinsamen Septum befinden, sind diese mechanisch miteinander gekoppelt. Der Grad der Kopplung und damit der Grad der unabhängigen Auslenkungsfähigkeit wird vom Abstand bestimmt, den die parallel stehenden Skelettstäbe zueinander aufweisen. Je dichter die Skelettstäbe beieinander stehen, um so stärker ist danach die mechanische Kopplung. Eine totale Kopplung wäre dann der Fall, wenn starre, unflexible Skelettstäbe lückenlos nebeneinander stünden. Dann könnten die distalen Skelettelemente des Flossensaums nur gemeinsam im Verband entweder nach rechts oder nach links abgelenkt werden. Eine Wellenbewegung des Flossensaums wäre damit unmöglich.

Bei *Neoceratodus* befinden sich zwischen den parallelstehenden Skelettstäben des Flossensaums deutliche Lücken, die mindestens so groß sind wie die Breite eines einzelnen Skelettstabes, so daß der Grad der mechanischen Kopplung abgeschwächt ist. Außerdem weisen die Skelettstäbe des Flossensaumes von *Neoceratodus* eine knorpelige Struktur auf, die sich positiv auf die Undulationsfähigkeit auswirkt. Durch die Biegsamkeit der Knorpel Elemente könnte eine Wellenbewegung, wenn auch in geringerem Ausmaß, selbst dann noch erfolgen, wenn die Skelettstäbe eng beieinander liegen würden und nicht in sich abknickbar wären. Eine weitere wichtige Voraussetzung für die Undulationsfähigkeit des Flossensaumes ist die Beschaffenheit der Flossenstrahlen, da sie durch ihre distale Lage am weitesten ausgelenkt werden. Weil die Flossenstrahlen bei *Neoceratodus* eng beieinander liegen und mechanisch stark miteinander gekoppelt sind, müssen sie eine hohe Flexibilität aufweisen, um der Antriebswelle nicht entgegenzustehen. Dies ist durch die nicht knöcherne, fasrig-fädige Struktur der Flossenstrahlen von *Neoceratodus* gewährleistet. Da die Flossensaumbeschuppung bis weit auf die flexiblen Flossenstrahlen reicht, werden letztere gegenüber unkontrollierten Biegungen gestützt, ohne jedoch die Undulation zu behindern.

Mit dem undulierenden Flossensaum steht der Konstruktion ein durch seinen geringen muskulären Aufwand ökonomischer paraxialer Antriebsmechanismus zur Verfügung, der bei langsamen Lokomotionsgeschwindigkeiten mit dem axialen kombiniert werden kann. Diese Fortbewegungsweise, die durch Filmaufnahmen dokumentiert ist, kann beobachtet werden. Sie wird jedoch bei keinem der mir bekannten Autoren, die die Lokomotion von *Neoceratodus* beschrieben haben, erwähnt (RAMSAY 1876, SEMON 1899, DEAN 1906, ROSEN et al. 1981, RIESS 1986)

Neben der gerade dargelegten Lokomotionsform lassen sich auch die Paarflossen als paraxiale Antriebsorgane, hier im Sinne von Unterwasserflügeln, nutzen (zur Interpretation der *Neoceratodus*-Flosse als Unterwasserflügel siehe auch RIESS 1986). Dazu müssen die strukturellen Bedingungen für einen Unterwasserflügel erfüllt sein. Sie seien hier noch einmal kurz zusammengefaßt: Die Flossen müssen eine paarige Anordnung besitzen, die Antriebsfläche sollte ausreichend groß sein, Auf- und Abbewegungen sowie eine Verdrillung um die Längsachse müssen möglich sein, eine schmale, stabile Anströmkante (leading edge) im vorderen Flossenteil und ein zur Hinterkante (trailing edge) zunehmend flexibler werdender, breiter hinterer Flossenteil müssen vorhanden sein, und der Grad der Flexibilität sollte entlang der Flossenlängsachse zunehmen. Wie in der Konstruktionsanalyse des neoceratodiden Formtyps (Kapitel 4.2.1) dargestellt wurde, entsprechen bei *Neoceratodus* beide Flossenpaare in ihrem skelettalen Aufbau den konstruktiven Bedingungen eines Unterwasserflügels.

Sie können sowohl als Steuereinrichtungen als auch als paraxiale Antriebsorgane genutzt werden. Filmaufnahmen von *Neoceratodus* zeigen, daß die Brustflossen für beide Zwecke eingesetzt werden. Als Antriebsorgane schlagen die Brustflossen synchron auf und ab, wobei die Flossenspitzen von lateral betrachtet relativ zu einem Punkt an der Flossenbasis die Bahn einer Acht beschreiben. Dabei erfolgt sowohl eine äußerlich sichtbare Verdrillung als auch eine Biegung in der Flossenlängsachse. Diese Beobachtung wurde auch von DEAN (1906) und RIESS (1986) beschrieben.

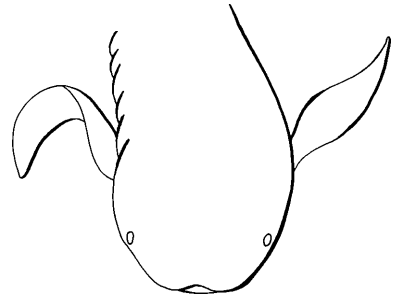


Abb. 4.17 *Neoceratodus* (von craniodorsal) mit stark gebogener rechter Brustflosse (nach einem Foto von E. FREY).

Die Bauchflossen werden trotz ihres zum Unterwasserflug geeigneten Aufbaus nicht als Antriebsorgane genutzt (RAMSAY 1876, SEMON 1899, DEAN 1906, RIESS 1986). Sie erzeugen ausschließlich Lenk- und Ausgleichsbewegungen. DEAN (1906, S. 174) schreibt hierzu: "In the following figure, however (fig. 4), the axis is bent somewhat upward and the fish is slowly moving forward; the pectoral fins are flapping up and down in a measured way accompanied by a marked rotation in the plain of the fin, the preaxial border first bending downward, and the undulation here produced passes around the border of the entire fin, terminating at the axil: there is hardly perceptible a movement of undulation of the entire body, and the pelvic fins lie closely opposed to the wall of the trunk." Auffällig ist die extrem hohe Flexibilität beider Flossenpaare. Sie können nicht nur aktiv verdrillt, sondern auch in sich so sehr gekrümmt werden, daß die Flossenspitze in einer 180° Biegung auf die Flossenbasis zurückzeigt (Abb. 4.17). Erstaunlich sind auch die Bewegungsmöglichkeiten der paarigen Flossen, die dem Tier eine hohe Manövrierfähigkeit auf engem Raum erlauben. Dies betrifft nicht nur den hohen Aktionsradius der einzelnen Flosse, der nur wenig unter 180° liegt, sondern auch die vielfältigen Bewegungsmuster und die unabhängige Beweglichkeit voneinander. Systematisierte graphische Darstellungen der Flossenbewegungsmöglichkeiten finden sich bei DEAN (1906, Fig. 53/1-8, 54/9-18, Fig. 55/19-23). Fast alle der dort dargestellten Bewegungsmuster konnten direkt im Aquarium und anhand von Filmaufnahmen beobachtet werden.

Wie gezeigt wurde eignen sich die drei dargelegten Antriebsformen für unterschiedliche Zwecke. Der axiale Antriebsmechanismus eignet sich aufgrund seiner hohen Antriebsleistung vor allem für Beschleunigungsphasen und für hohe Fortbewegungsgeschwindigkeiten, die aber wegen des hohen Aufwands nicht lange durchgehalten werden können. Um den Schlingelantrieb auch im niedrigen Geschwindigkeitsbereich ökonomisch einsetzen zu können, müßte der Körper von *Neoceratodus* länger sein, so daß für eine Antriebswelle mit entsprechend großer Wellenlänge genügend Raum zur Verfügung stünde. Im Gegensatz zum Axialantrieb eignen sich die beiden Paraxialantriebe ausschließlich für langsame Fortbewegungsgeschwindigkeiten, wo sie aufgrund ihrer geringen Reibung mit dem Medium, den kleinen bewegten Massen und der geringen inneren Reibung, äußerst kraftsparend sind. Alle genannten Antriebsweisen können bei langsamer Fortbewegung fließend ineinander übergehen und zum Teil auch miteinander kombiniert werden. Vor allem die Flossensaumundulation tritt bei langsamer Lokomotion regelmäßig in Kombination mit der axialen Fortbewegungsweise auf und vice versa.

Die dargestellte Interpretation der Antriebsmechanismen entspricht den beobachtbaren Phänomenen und der Bionomie des Fisches. *Neoceratodus* muß weder schnell große Strecken überwinden, um in neue Nahrungsgründe zu gelangen, noch muß er irgendeiner Beute längere Zeit hinterherjagen. Er gehört sicherlich nicht zu den bewegungsaktiven Fischen. Dazu schreibt SEMON (1899, S. 295): "*Ceratodus* ist ein Grundbewohner. Zwar pflegt er von Zeit zu Zeit an die Oberfläche zu kommen, um zu atmen, ferner schwimmt er auch sonst frei im Wasser umher und nimmt nicht nur die Grund-, sondern auch die Schwebbeangel. Für gewöhnlich aber liegt er bewegungslos auf dem Grunde des Wassers." Ähnliches berichtet DEAN (1906, S. 170): "As an example of the passiveness of the fish it may be mentioned that when the fish was photographed it was thrust about by the attendant until it was brought into the focus of the camera, and it would usually bear this treatment without excitement, behaving very much as would a Triton under similar circumstances." Die Nutzung der Brustflossen als Antriebsorgane bei langsamer Lokomotion wurde abgesehen von ROSEN et al. (1981) von allen mir bekannten Beobachtern beschrieben. RIESS (1986) weist, unter Berufung auf eine mündliche Mitteilung von RAYNER, darauf hin, daß sich Jungtiere von *Neoceratodus* möglicherweise ausschließlich axial fortbewegen. Hierzu liegen bislang keine eigenen Beobachtungen vor.

Auch wenn seit langer Zeit bekannt ist, daß für *Neoceratodus* die Möglichkeit der Landfortbewegung ausgeschlossen werden kann, halten sich trotzdem bis heute hartnäckig Gerüchte, die das Gegenteil behaupten. So berichtet KEMP (1986, S. 183) über *Neoceratodus*: „Lungfish are also able to slither through wet grass with the assistance of a downhill slope - but are much too heavy to support the body on the fins without addi-

tional support from the water (Illidge, 1894⁴⁴).“ Auch wenn KEMP einräumt, daß *Neoceratodus* nicht fähig ist, auf seinen Flossen zu laufen, so scheint er doch davon auszugehen, daß diese Fische auch an Land anzutreffen sind und sich dort sogar, unter günstigen Umständen, fortbewegen können. Abgesehen davon, daß sich wohl nahezu jeder Gegenstand auf einer entsprechend stark geneigten nassen Grasfläche vorwärtsbewegt, muß bezweifelt werden, daß *Neoceratodus* aus eigener Kraft das Wasser verlassen kann. Dies scheint schon lange bekannt zu sein, wie folgende, in chronologischer Reihenfolge aufgeführte, Zitate zeigen sollen:

Schon kurz nach der Entdeckung von *Neoceratodus* berichtet GÜNTHER (1871, S. 542): „It is not probable that this fish lives freely out of the water, the limbs being much to flexible for supporting the heavy and unwieldy body, and too feeble generally to be of much use in locomotion on land.“ Zum selben Schluß kommt auch RAMSAY (1876, S. 698/699): „I am beginning to doubt their ever going quite out of the water to 'graze', as has been reported, for simple reason that they are too bulky to progress by their fins, and not long enough in the body to go eal-fashion.“ Seine Verwunderung betreffend den Gerüchten einer möglichen Landfortbewegung von *Neoceratodus* drückt auch SEMON (1893 S. 21) aus: „Es ist mir unverständlich, wie der Irrthum hat aufkommen können, dass *Ceratodus* Nachts an Land gehe.“ Keinen Zweifel an der Unfähigkeit von *Neoceratodus* an Land zu gehen läßt SEMON, der die Tiere im Freiland fangen und beobachten konnte, auf S. 22 derselben Arbeit: „In der That ist *Ceratodus* ausser Wasser hülfloser, als die meisten anderen Fische, und zu jeder Bewegung unfähig, da es ihm nicht einmal gelingt, sich durch Schläge des Schwanzes eine Strecke weit fortzuschleppen.“ Dieselben Erfahrungen konnte auch ILLIDGE (1893, S. 40) machen: „Wonderful stories, mostly fables, are related of *Ceratodus*. One of these fables is that the fish can travel on land, and any one who has caught it can testify to its inability to do so“ und auf S. 41: „The *Ceratodus* has no power in its flappers or tail sufficient to move its weighty body. After capture it is really the quietest fish I have ever seen. It makes but a very feeble attempt to escape, and after a few struggles lies quite helpless. In a cool damp place it will live for several hours out of the water, but if left exposed to the sun it dies very quickly and its large scales speedily become sunburnt and assume a reddish-brown colour.“

Die aufgeführten Zitate sprechen für sich. Es kann also keine Rede davon sein, daß *Neoceratodus*, zu welcher Tageszeit auch immer, in die Situation kommt sich auf nassem Gras aufzuhalten, geschweige denn auf eine erhöhte Position zu gelangen von der er dann herabgleiten könnte. Die Vorstellung, daß *Neoceratodus* ein

⁴⁴ Das Erscheinungsjahr wurde von KEMP (1986) nicht korrekt angegeben. Der zitierte Aufsatz findet sich im Literaturverzeichnis der hier vorliegenden Arbeit unter ILLIDGE (1893).

mit einer echten Lunge versehener, daher „Verwandter“ der Tetrapoden sei, scheint so suggestiv zu sein, daß ihm bis heute amphibienhafte Verhaltensweisen und Landgangeigenschaften zugeschrieben werden. In diesem Zusammenhang steht, meiner Meinung nach, auch die Tatsache, daß die Extremitätenhaltung eines am Gewässergrund liegenden *Neoceratodus* in der Literatur häufig als amphibienhafte Stützhaltung interpretiert wird. Analog dazu werden die paarigen Flossen dann als Stützorgane bezeichnet (SEMON 1899, WAHLERT & WAHLERT 1962, LÜLING 1979, STERBA 1990). Aus den gleichen Gründen wird, wie mir scheint, auch die Lokomotion am Bodengrund oft als tetrapodenhafte Kriechfortbewegung (Bottomwalk) interpretiert, wenn das Tier mit den Spitzen der sich bewegenden paarigen Flossen in Kontakt mit festem Substrat kommt. Nicht selten wird diese sogenannte „Kriechfortbewegung“ als gängige, von *Neoceratodus* praktizierte, Antriebsweise angegeben (DEAN 1906, GREGORY & RAVEN 1941, THOMSON 1969, ROSEN et al. 1981, LITTLE 1983, STERBA 1990, POUGH et al. 1989, COLBERT & MORALES 1991). Von mir konnte weder während der direkten Betrachtung im Aquarium noch anhand von Filmaufnahmen eine Fortbewegungsweise beobachtet werden, die dahingehend interpretierbar wäre, daß eine, durch die Tätigkeit der paarigen Flossen, zum Antrieb nutzbare Bodenreaktionskraft auftreten würde, die also einem Laufen oder Kriechen auf dem Bodengrund gleich käme.

Ähnliche Erfahrungen scheinen auch schon vor fast hundert Jahren gemacht worden zu sein. So äußert sich SEMON (1899, S. 297) zur „Kriechfortbewegung“ von *Neoceratodus*: „Ein eigentliches »Kriechen« über den Grund hat Mr. Thomson bei den unter den oben beschriebenen Verhältnissen gehaltenen *Ceratodus* niemals beobachten können.“ Trotz dieser Aussage schreibt SEMON jedoch in derselben Arbeit (S. 299): „Daß Schreitbewegungen besonders aus der Ruhelage mit aufgestemmen Extremitäten heraus erfolgen, halte ich nicht für unwahrscheinlich trotz des negativen Resultats der Thomson'schen Beobachtungen in diesem Punkte.“ Das Festhalten SEMONS an der Möglichkeit einer „Kriechfortbewegung“, trotz fehlender Beobachtung, scheint mir auch hier nur mit der starken Suggestionskraft der angeblichen Amphibienhaftigkeit von *Neoceratodus* erklärbar zu sein. Am Anfang (S. 294) des genannten Aufsatzes äußert SEMON folgendes: „In einer späteren Arbeit wurde ich auf Grund der anatomischen Untersuchung der paarigen Flossen, besonders durch das genauere Studium ihrer Gelenkverhältnisse, zu dem Schlusse geführt, daß diese Organe nicht mehr bloße Schwimm- oder Steuerorgane seien, sondern daß sie schon begonnen hätten neuen Functionen zu dienen. Als eine solche neue Function bezeichnete ich die Aufgabe, den Körper über dem Grunde fortzuschieben.“ Die Kenntnis der Anatomie der *Neoceratodus*-Flosse läßt aber, meiner Meinung nach, gerade diesen Schluß nicht zu. Es scheint mir eher der Fall zu sein, daß SEMON *Neoceratodus* als evolutionäres Bindeglied zwischen

Fisch und Landwirbeltier ansieht und daher die Gelenkverhältnisse der paarigen Flossen entsprechend interpretiert.

Daß es nicht leicht ist, die Lokomotion am Bodengrund als „Kriechfortbewegung“ nachzuweisen, wird durch ein weiteres Zitat von SEMON (S. 299) deutlich: „Aber vielleicht ist es richtiger, auf eine solche Schreitfunction nicht zu ausschließlich Werth zu legen, weil sie doch immer mehr oder weniger mit einem Gleiten verbunden ist, besonders wenn mehrere »Schritte« nach einander erfolgen.“ In der Tat ist es *Neoceratodus*, aufgrund seiner als Flossenblätter ausgebildeten Extremitäten, nicht möglich, sich mit diesem vom Boden abstoßen ohne gleichzeitig flüssiges Lokomotionsmedium zu verdrängen. Dies wird deutlich, wenn das mit dem Bauch am Bodengrund aufliegende Tier versucht, sich rückwärts zu bewegen. Dazu werden alle vier Extremitäten unter Bodenkontakt und bei senkrecht gehaltenen Flossenblättern simultan nach vorne bewegt (DEAN 1906, Fig. 54/12, 54/13, eigene Beobachtung), so daß eine horizontale Reaktionskraft auftritt. Durch diese Aktion, die sich in einer Rückwärtsbewegung des Tieres auswirkt, erfolgt sowohl ein Abstoßen vom flüssigen Lokomotionsmedium nach dem Verdrängungsprinzip als auch ein Abstoßen vom festen Substrat. Es ist dabei schwer zu entscheiden, welche Reaktionskraft von größerer Bedeutung ist, die des festen Substrats oder die des flüssigen Mediums. Mir scheint jedoch der Anteil des flüssigen Mediums höher zu sein, da, um sich effektiv vom Bodengrund in horizontaler Richtung abstoßen zu können, Verankerungsstrukturen vorhanden sein müßten, die ein Festhalten am Substrat ermöglichen (zu diesem Problem siehe Kapitel 5.4.1). Entsprechende Einrichtungen finden sich aber bei der *Neoceratodus*-Flosse nicht. Außerdem kann davon ausgegangen werden, daß auch die durch die Gewichtskraft verursachte Reibung mit dem festen Substrat zu gering ist, um sich von diesem effektiv abstoßen zu können, da die Auftriebskraft des Körpers von *Neoceratodus* nur unwesentlich geringer ist als seine Gewichtskraft, der Fisch also nahezu schwebt (WAHLERT 1968, Abb. 54). Der Bodengrund müßte ansonsten erhebliche Unebenheiten aufweisen, um den Extremitäten genügend Widerhalt für die Fortbewegung zu bieten.

Aus den aufgeführten Gründen wird daher davon ausgegangen, daß die Fortbewegung auf festem Substrat bei *Neoceratodus* eine sehr untergeordnete Rolle spielt, und daß der Antrieb auch dann durch Nutzung des flüssigen Lokomotionsmediums erfolgt, wenn es vielleicht hin und wieder so aussehen mag, als würde *Neoceratodus* am Bodengrund laufen. Entsprechend kann auch das folgende Zitat von DEAN (1906, S. 174) interpretiert werden: „In fig. 9 and 10 the position of the fish suggests again the amphibian. In fig. 9 the weight of the body is delicately balanced, the fish resting on its fin-tips, its axis bent largely downward in a way strikingly un-fishlike. On one occasion, while in this position, it was

observed that a single pectoral moved as though the fish was about to "walk" forward." Es zeigt sich also, daß auch DEAN, der offenbar von der Amphibienhaftigkeit des *Neoceratodus* überzeugt ist, nicht definitiv sagen kann, ob *Neoceratodus* tatsächlich auf seinen Flossen geht, oder ob es nur so aussieht.

4.3.2 *Protopterus*

Wie in der Konstruktionsanalyse für den lepidosireniden Formtyp beschrieben (siehe oben), bilden die paarigen Flossen von *Protopterus* kein zum Schwimmantrieb geeignetes Flossenblatt (Abb. 4.15 a, 4.16 a). Auch wenn die Hinterkanten der Brustflossen einen kleinen Flossenstrahlensaum aufweisen, so ist dessen Fläche doch zu klein, um damit Antrieb leisten zu können. Die Brustflossen können daher im Zusammenhang mit der Schwimmfortbewegung nur als wenig effiziente Manövriervorgane, nicht aber wie bei *Neoceratodus* als paraxiale Antriebseinrichtungen genutzt werden. Damit stehen *Protopterus* nur zwei Antriebsformen bei der Schwimmfortbewegung zur Verfügung, eine axiale und eine paraxiale.

Wie bei *Neoceratodus* bildet der ausgedehnte, lateral abgeflachte Schwanzabschnitt zusammen mit dem Flossensaum eine große Antriebsfläche, die für die axiale Lokomotion genutzt werden kann. Auch hier sind keine Wirbelkörper vorhanden, die sich restringierend auf die axiale Beweglichkeit auswirken können. Da die Schuppen wesentlich kleiner sind als bei *Neoceratodus* ist deren bewegungslimitierende Wirkung entsprechend geringer als bei diesem. Vor allem aber durch die deutlich schlankere und gestrecktere Körperform (geringer Querschnitt im Verhältnis zur Länge) von *Protopterus*, sind die mechanischen Freiheitsgrade der axialen Beweglichkeit größer als bei *Neoceratodus*. Die Flexibilität des Körpers ist sogar so hoch, daß der Hinterkörper in einer 180° Biegung an den Vorderkörper angelegt werden kann (Abb. 4.18 g, h, 4.19 d-f, LÜLING 1979, Abb. 14). Diese Körperhaltung wird regelmäßig bei der Enzytierung eingenommen (CURRY-LINDAHL 1956, Fig. 5, 6, LÜLING 1961, Abb. 8, 9, BRIEN 1967, S. 221).

Neben der lateralen Flexibilität ist bei *Protopterus* auch ein hohes Maß an dorsoventraler Beweglichkeit gegeben, die vor allem bei an der Wasseroberfläche Luft holenden Tieren beobachtet werden kann. Bei entsprechender Wassertiefe bleibt oft der Hinterkörper beim Auftauchen am Boden liegen, während sich der Vorderkörper in einer 90° Biegung zur Wasseroberfläche krümmt (LÜLING 1979, Abb. 23). Es kann davon ausgegangen werden (die Beobachtungen sprechen dafür), daß der Körper in seiner Längsachse bis zu einem gewissen Grad verdrillbar ist, so daß die daraus resultierende Beweglichkeit zum Manövrieren genutzt werden kann. Auf diese Weise kann eine Steuerung auch ohne Hilfe der paarigen Flossen erfolgen. In der Tat ist zu be-

obachten, daß die paarigen Flossen unabhängig voneinander tastend in verschiedene Raumrichtungen bewegt werden, während das eingeleitete Schwimmanöver davon nahezu unbeeinflusst fortgeführt werden kann. Die paarigen Flossen spielen möglicherweise bei *Protopterus* in ihrer Nutzung als Tastorgane eine große Rolle beim Nahrungserwerb und bei der Orientierung (KRAUSS 1864, JOHNELS & SVENSSON 1954, CURRY-LINDAHL 1956, ARAMBOURG & GUIBÉ 1958, LÜLING 1979). Die Grundlage hierfür bildet eine nach WIEDERSHEIM (1880) reichliche Versorgung der Extremitäten mit Nerven und das Vorhandensein zahlreicher Geschmacksknospen in der Epidermis der paarigen Flossen (JOHNELS & SVENSSON 1954 im Gegensatz zu PARKER 1892).

Um die paarigen Flossen optimal zur Orientierung zu nutzen, müssen sie möglichst ungehindert und unabhängig voneinander in jede beliebige Raumrichtung bewegt werden können. Die Möglichkeit der unabhängigen Beweglichkeit wurde für *Protopterus* schon erwähnt. Der Aktionsradius einer einzelnen Extremität liegt bei diesem in allen Raumrichtungen bei mindestens 180° (Abb. 4.18, 4.19, LÜLING 1979, Abb. 14, 23, 28, 48, RIEHL & BAENSCH 1982, S. 208, 1990, S. 87). Da die Flossen kein Flossenblatt bilden, sondern eine dünne, gertenartige Gestalt aufweisen, bieten sie dem umgebenden flüssigen Medium nur wenig Widerstand, so daß sie sich nahezu ungehindert schnell und mit geringem Aufwand in jede Richtung bewegen lassen. Im Gegensatz zur Nutzung als Tastorgane müssen die paarigen Flossen als Manövriereinrichtungen so gebaut sein, daß sie den Widerstand mit dem Lokomotionsmedium zur Steuerung nutzen können. Es zeigt sich also, daß die Nutzung der paarigen Flossen als Tastorgane strukturell und funktionell konträr zur Nutzung als Manövriereinrichtungen steht. Eine Verbesserung der Tastfunktion der paarigen Flossen von *Protopterus* geht also immer auf Kosten der Manövrierefunktion und vice versa. Daraus ergibt sich, daß die Extremitäten, sofern die Manövrierefähigkeit nicht aufgegeben werden kann, nur dann als Tastorgane nutzbar sind, wenn die Steuerung von anderen Strukturen geleistet wird. Dies ist bei *Protopterus* durch die Beweglichkeit des Flossensaumes und aufgrund der Flexibilität und der Verdrillbarkeit des Körpers gegeben. Ein ähnlicher funktioneller Zusammenhang findet sich auch bei Fadenfischen (Trichogasterinae, Anabantoidei), die ihre fadenförmigen Bauchflossen als Tastorgane nutzen, während die Brustflossen zur Steuerung eingesetzt werden. Im Gegensatz zu den Fadenfischen, bei denen die Tastorgane nur an ihrer Basis beweglich sind, können die ausgesprochen flexiblen Extremitäten von *Protopterus* durch die Art ihrer Muskularisierung in hohem Maße aktiv gebogen werden. Es können sogar doppel-S-förmige Krümmungen erzeugt werden (LÜLING 1961, Abb. 11).

Wie bei *Neoceratodus* läßt sich die hohe Biegsamkeit des Körpers von *Protopterus* zusammen mit der

großen Antriebsfläche des Schwanzabschnittes effektiv zur schnellen Beschleunigung einsetzen, indem kräftige, weit ausladende Schlängelbewegungen erzeugt werden (BARTLETT 1856, KRAUSS 1864, PARKER 1892). Auch hier kann diese Antriebsform aufgrund des großen Kraftaufwands nicht dauerhaft bei hoher Geschwindigkeit eingesetzt werden. Durch die größere Körperlänge kann jedoch die Wellenlänge der Antriebswelle größer sein als bei *Neoceratodus*, so daß sich der Axialantrieb bei niedrigen Lokomotionsgeschwindigkeiten auch dauerhaft wirkungsvoll und ökonomisch einsetzen läßt. Die langsame axiale Lokomotionsform wird bei vielen Autoren erwähnt (z.B.: GRAY 1856, KRAUSS 1864, LÜLING 1979, ROSEN et al. 1981, GREENWOOD 1986). Da durch die große Körperoberfläche der Reibungswiderstand mit dem Medium bei zunehmender Lokomotionsgeschwindigkeit sehr schnell ins Gewicht fällt ist jedoch zu vermuten, daß der Axialantrieb zur Dauerfortbewegung schon bei mittleren Geschwindigkeiten unökonomisch wird. Der Axialantrieb eignet sich daher nur für kurze schnelle Beschleunigungsphasen und für langsame Lokomotion. Dies entspricht auch der Bionomie von *Protopterus*. Wie *Neoceratodus* ist er meist nicht sonderlich bewegungsaktiv und für seinen Nahrungserwerb sind keine hohen Lokomotionsgeschwindigkeiten nötig (CURRY-LINDAHL 1956, LÜLING 1979).

Als paraxialer Schwimmtrieb steht *Protopterus* der für *Neoceratodus* beschriebene Mechanismus der Flossensaumundulation zur Verfügung. Er steht hier auf derselben strukturellen und biomechanischen Basis wie bei *Neoceratodus*. Aufgrund der großen Körperlänge und der höheren Flexibilität läßt sich die Flossensaumundulation bei *Protopterus* besser nutzen als bei *Neoceratodus*, da zum einen mehr Raum für die Kontraktionswelle zur Verfügung steht, und zum anderen die Wellenamplitude größer sein kann. Auch bei *Protopterus* erfolgt die Flossensaumundulation meist in Kombination mit dem Axialantrieb. Alle dargelegten Lokomotionsformen konnten direkt in Aquarien oder anhand von Filmaufnahmen beobachtet werden. Wie im Fall von *Neoceratodus* wurde der Antriebsmechanismus durch Flossensaumundulation von keinem der mir bekannten Autoren, die die Lokomotionsweise von *Protopterus* beschrieben haben, erwähnt.

Über die Möglichkeit einer terrestrischen Lokomotion bei *Protopterus* finden sich in der Literatur nur wenige und zudem widersprüchliche Hinweise. Während einige Autoren (M'DONNELL 1860, SMITH 1930) behaupten, daß sich *Protopterus* nicht in größerem Maße an Land fortbewegen kann, er sogar außerhalb des Wassers hilflos wäre, berichten andere von der Fähigkeit zu einer schlangenartigen bzw. anguilliformen terrestrischen Landlokomotionsweise (NICHOLS & GRISCOM 1917, GREENWOOD 1986). CURRY-LINDAHL (1956, S. 483/484), der *Protopterus aethiopicus* im Freiland beobachten konnte, schreibt hierzu: „This species is able to wriggle on the ground as a snake, although it is much

stiffer than the reptile body. Several times I saw how captured lungfishes, when placed on the ground not far from the water's edge, were able to reach the wet element only by means of energetic, strong gliding movements.“ Aber auch unter den Befürwortern besteht Unklarheit über den Grad der Nutzung der schlängelnden Lokomotionsweise. So geht GREENWOOD (1986) davon aus, daß die Bewegungsweise eher wahllos als gerichtet sei. Ebenfalls unklar bleibt, ob und inwieweit die Extremitäten an Land eingesetzt werden.

Um die Frage nach der Fähigkeit zur Landlokomotion von *Protopterus* zu klären, wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit ein Experiment unternommen, bei dem ein etwa 42 cm langes und 450g schweres Exemplar von *Protopterus annectens* bei der Lokomotion außerhalb des Wassers auf einer ebenen benetzten Kiesfläche (Feinkies: 5-8 mm) beobachtet und gefilmt wurde. Die Abbildungen 4.18 und 4.19 zeigen zahlreiche aufeinanderfolgende Einzelbilder charakteristischer Bewegungssequenzen, in denen jeweils ein kompletter Lokomotionszyklus enthalten ist. Es konnte nachgewiesen werden, daß *Protopterus* fähig ist, sich an Land fortzubewegen. Das Tier bewegte sich bei allen Versuchen von der für die Videoaufnahmen benötigten Kunstlichtquelle (150 W HQI-Lampe) weg. Die durchschnittliche Lokomotionsgeschwindigkeit betrug etwa 5 m min^{-1} . Die Bewegungen waren dabei wohl geordnet sowie gerichtet, aber keinesfalls wahllos. Das Tier wirkte auch nicht panisch. Der Antrieb erfolgte durch axiales Schlängeln (laterale Undulation nach der Terminologie von GANS 1962) mit Hilfe einer vom Kopf zum Schwanz verlaufenden Kontraktionswelle (keine stehende Welle), die einer kompletten Sinuswelle entspricht. Dabei nahm die Wellenamplitude nach caudal zu, so daß der hintere Körperabschnitt, im Gegensatz zum vorderen, quer zur Lokomotionsrichtung über das Substrat rutschte. Durch diese mit Reibung verbundene Querbewegung kippte die senkrecht stehende Schwanzflosse häufig nach rechts bzw. links (Abb. 4.18 i, j, u. l-n, 4.19 g-i), während der Vorderkörper in der horizontalen Position blieb, wodurch der Körper leicht in seiner Längsachse verwunden wurde. Auffällig ist, daß regelmäßig neben den sinuösen Lokomotionsphasen (Abb. 4.18 a-e u. j-r, 4.19 a-c u. g-l) von Zeit zu Zeit starke Körperkrümmungen auftreten (Abb. 4.18 f-i, 4.19 d-f). Angesichts dieser Beweglichkeit kann im Gegensatz zu der oben zitierten Aussage von CURRY-LINDAHL (1956) kaum davon ausgegangen werden, daß der Körper von *Protopterus* wesentlich steifer ist als bei einer Schlange.

Während der schlängelnden Fortbewegung werden die vorderen und hinteren Extremitätenpaare jeweils in einer alternierenden Folge bewegt, wobei sich die Vorderextremitäten gegenüber den Hinterextremitäten gegengleich bewegen⁴⁵. Grob betrachtet wird also bei je-

⁴⁵ Obwohl in Abb. 4.18 meist eine Hinterextremität durch den Fischkörper verdeckt ist, war es möglich die Extremitätenbe-

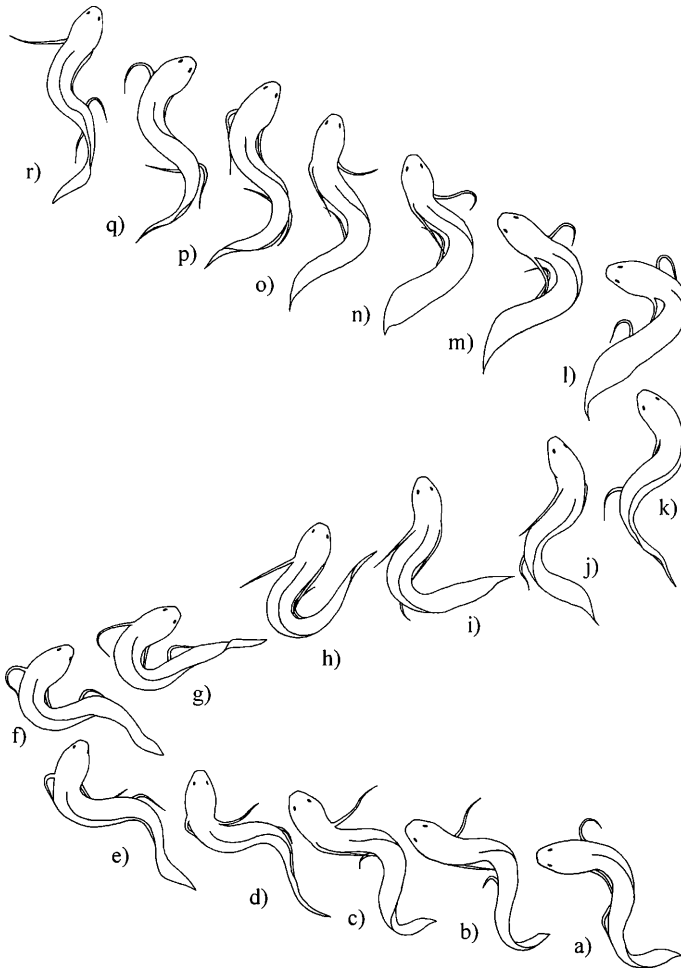


Abb. 4.18 Terrestrische Lokomotion von *Protopterus* (von dorsal). Erläuterungen siehe Text.

dem „Schritt“ jeweils eine Vorderextremität und die kontralaterale Hinterextremität gleichzeitig protrahiert bzw. retrahiert. Diese Bewegungsweise der Extremitäten entspricht einer Gangart, die nach der Terminologie von SUKHANOV (1974) und GAMBARYAN (1974) bei Tetrapoden als langsamer Trab (Abb. 4.20 a) bezeichnet wird. Die Extremitätenbewegungsfolge erfolgt danach symmetrisch diagonal (Abb. 4.20 Pfeildiagramm unten rechts). Im Gegensatz zum langsamen Trab abgestemmt laufender Tetrapoden, liegt der Körper von *Protopterus* bei der terrestrischen Lokomotion permanent auf dem Substrat auf, und die Extremitäten behalten ununterbrochen, auch während der Protraktionsphasen den Kontakt

wegungsweise, vor allem mit Hilfe der in Abb. 4.19 dargestellten lateralen Ansichten, zu rekonstruieren, so daß Gangartdiagramme erstellt werden konnten. Die Darstellungsweise der Gangartdiagramme entspricht der Methode von GAMBARYAN (1974) und SUKHANOV (1974).

zum Substrat bei. Die dünnen Flossen können offensichtlich nicht einmal frei in die Luft gehoben werden, geschweige denn den Körper unter voller Schwerkraftwirkung vom Boden abstemmen. Der Beitrag der paarigen Flossen von *Protopterus* zum Antrieb scheint bei der terrestrischen Lokomotion sehr gering zu sein. Während des Versuchs konnte nicht einmal beobachtet werden, daß durch die Wirkung der Extremitäten Kieselsteine verschoben wurden.

Auch wenn bei der terrestrischen Lokomotion von *Protopterus* der Hauptantrieb von der Körperachse erzeugt wird, so ist doch die Bewegungsweise der Extremitäten deutlich mit der Schängelbewegung koordiniert. Die Protraktionsbewegung⁴⁶, der einzelnen Extremität

⁴⁶ Da die Extremitäten während des gesamten Lokomotionszyklus nicht vom Boden abgehoben werden, ist es schwierig, die Protraktionsphasen zu bestimmen. Es sollen daher zur

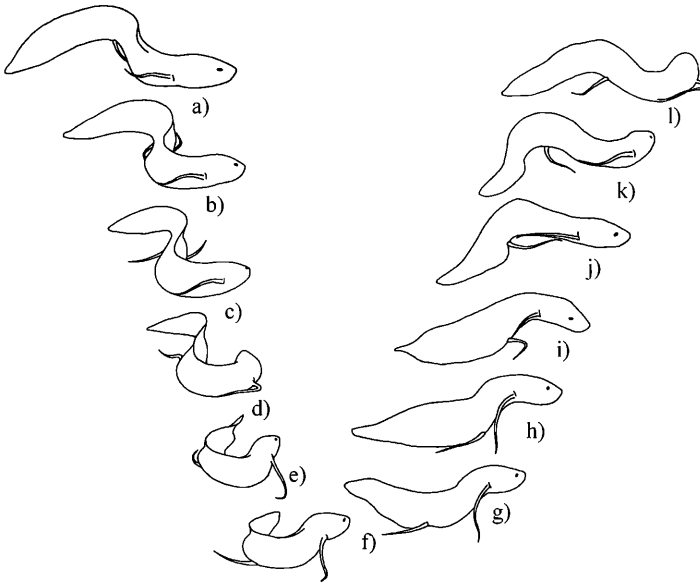


Abb. 4.19 Terrestrische Lokomotion von *Protopterus* (von lateral). Erläuterungen siehe Text.

wird immer dann eingeleitet, wenn der Körper an der jeweiligen Extremitätenansatzstelle von einer konkaven in eine konvexe Krümmung übergeht (Abb. 4.18, 4.19). Da es sich beim axialen Antrieb von *Protopterus* um eine wandernde Kontraktionswelle handelt, bewegen sich die kontralateralen Extremitäten nicht gleichzeitig, wie beim langsamen Trab (Abb. 4.20 a), sondern leicht phasenversetzt zueinander (Abb. 4.20 b, c). Dies drückt sich sowohl im Verhältnis zwischen Protraktions- und Retraktionsphasen innerhalb eines Lokomotionszyklus (Beinbewegungsrhythmus⁴⁷) als auch in der Zahl der gleichzeitig in einer Lokomotionsphase in Retraktion bzw. Protraktion befindlichen Extremitäten (Supportformel) aus (Abb. 4.20, Tabelle 4.1).

Bei genauer Analyse der Videoaufnahmen zeigt sich, daß auch die alternierenden Bewegungen der

Vereinfachung zunächst alle Phasen, die sich nicht als Retraktionsphasen deuten lassen, als Protraktionsphasen bezeichnet werden, unabhängig davon, ob sich die Extremität aktiv zurückbewegt oder passiv nachgeschleift wird.

⁴⁷ Da sich bei der Lokomotion mit abgehobenem Körper die jeweils tragenden Extremitäten zwangsläufig auch in Retraktion befinden, können die Retraktionsphasen der einzelnen Extremitäten mit den Supportphasen gleichgesetzt werden. Der Beinbewegungsrhythmus bezieht sich daher bei der terrestrischen Lokomotion von *Protopterus* nicht auf das Verhältnis zwischen gesetzten und abgehobenen Beinen, sondern auf das Verhältnis zwischen Retraktions- und Protraktionsphasen innerhalb eines Lokomotionszyklus. In gleicher Weise bezieht sich die Supportformel nicht auf die Zahl der den Körper in der jeweiligen Lokomotionsphase tragenden Beine, sondern auf die Zahl der gleichzeitig in Retraktion befindlichen Extremitäten (In Tabelle 4.1 fett gedruckt und in Abb. 4.20 als dunkle Balken bzw. dunkel gefüllte Ringe dargestellt).

rechten und linken Extremität des einzelnen Flossenpaares zueinander phasenversetzt ablaufen. Dies drückt sich nicht nur in der Supportformel und dem Beinbewegungsrhythmus, sondern auch im Lokomotionsrhythmus aus (Abb. 4.20 c, 4.21, Tabelle 4.1). Letzterer ist nach SUKHANOV (1974) als das Verhältnis der Zeitintervalle zwischen den einzelnen Bodenberührungsmomenten⁴⁸ definiert. Die phasenversetzte Bewegungsweise ist bei den Vorderextremitäten wesentlich stärker ausgeprägt als bei den Hinterextremitäten. So ist die rechte Vorderextremität in Phase „g“ (Abb. 4.18) immer noch in der Retraktionsphase, obwohl die linke Vorderextremität schon von der Protraktionsphase in die Retraktionsphase übergegangen ist (Abb. 4.20 c). Danach wird die rechte Vorderextremität (Abb. 4.18 h) durch die Bewegung des Schultergürtels an ihrer Basis nach vorne gebracht. Obwohl damit die Retraktionsphase beendet ist, setzt jedoch eine eigentliche Protraktionsbewegung der Extremität noch nicht ein. Diese beginnt erst nach Beendigung von Phase „k“ Bis dahin wird die am Körper anliegende rechte Extremität passiv nachgeschleift (Abb. 4.20 d), so daß beide Vorderextremitäten zwischen Phase „g“ und „k“ nach caudal zeigen. Die eigentlichen Protraktionsphasen der Vorderextremitäten sind häufig nur sehr kurz (Abb. 4.18 l u. p, q). Es zeigt sich also, daß ein großer Teil der Protraktionsphasen (=Nicht-Retraktionsphasen) der Vorderextremitäten aus Schleifphasen besteht und nur ein kleiner Teil aus tatsächlichen Protraktionsphasen (Abb. 4.20 d). Im Gegen-

⁴⁸ Da die Extremitäten bei der terrestrischen Lokomotion von *Protopterus* nicht abgehoben werden, werden statt der Bodenberührungsmomente die Umkehrmomente zwischen Protraktions- und Retraktionsphasen als Meßpunkte verwendet.

satz dazu treten bei den Hinterextremitäten keine Schleifphasen auf. Dies steht im Zusammenhang mit der Tatsache, daß die Hinterextremität aus der maximalen Extension um 180° retrahiert wird, während sich die Vorderextremität aus der am Körper anliegenden Position nur maximal um 90° nach vorne bewegt. Aus dem höheren „Schrittwinkel“ der Vorderextremität ergibt sich auch eine höhere „Schrittweite“. Der Unterschied in der Bewegungsweise der Vorder- und Hinterextremität steht außerdem noch im Zusammenhang mit der nach caudal steigenden Amplitude der Körperwelle. Da der Hinterkörper bei der Fortbewegung stärker ausgelenkt wird als der Vorderkörper, müssen die Hinterextremitäten auch größere Strecken abschreiten als die Vorderextremitäten.

Nach der dargestellten Lokomotionsanalyse wird klar, daß die Bewegungsweise der Extremitäten von *Protopterus*, grob betrachtet, große Ähnlichkeit mit ei-

ner von vielen Tetrapoden genutzten Gangart, dem langsamen Trab, aufweist, auch wenn im Detail wesentliche Unterschiede bestehen. Ein tieferes Verständnis der Lokomotionsweise von *Protopterus* könnte möglicherweise durch einen Vergleich mit der Fortbewegung von kurzbeinigen, schlangenartig gestreckten Reptilien (z.B. Skinke oder Schleichen) erbracht werden. Dies soll in diesem Rahmen jedoch nicht verfolgt werden. Trotz des positiven Ergebnisses bezüglich der Fähigkeit zur terrestrischen Lokomotion, scheint *Protopterus* nie freiwillig an Land zu gehen. Es ist bekannt, daß sich *Protopterus* bei sinkendem Wasserstand eingräbt und enzystiert, nie aber sucht er auf dem Landweg eine neue Wasserquelle auf (CURRY-LINDAHL 1956).

Ähnlich wie bei der Debatte um die Fähigkeit zur Landfortbewegung von *Protopterus* bestehen auch in bezug auf die Nutzung der Extremitäten zur Unterwasserfortbewegung auf festem Substrat (Bottomwalk) un-

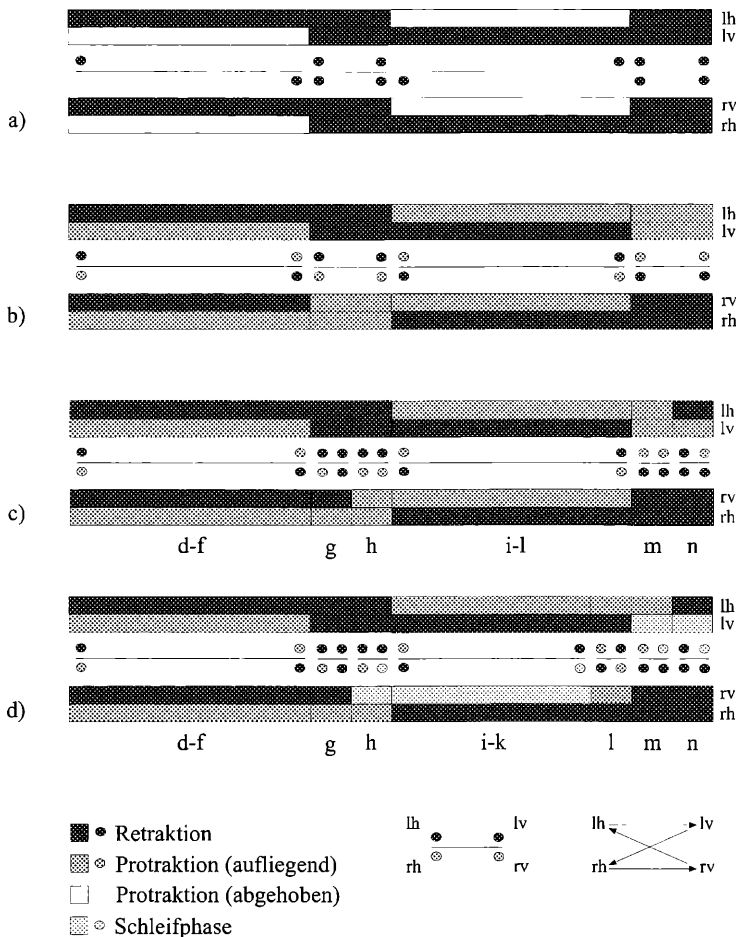


Abb. 4.20 Gangartdiagramme: a) langsamer Trab eines Tetrapoden, b) terrestrische Lokomotion von *Protopterus* (idealisiert), c) u. d) terrestrische Lokomotion von *Protopterus* mit verzögerten Protraktionsphasen (entsprechend Abb. 4.18 d-n). Das Pfeildiagramm unten rechts zeigt an, daß es sich in allen Fällen um eine symmetrisch diagonale Extremitätenbewegungsfolge handelt.

Tabelle 4.1

	Abb. 4.20 a:	Abb. 4.20 b:	Abb. 4.20 c:
LR:	4:0	4:0	3:1
BR:	1:1,66	1:1	1,13: 1
SF:	2-4-2-4	2(2)*-2(2)-2(2)-2(2)	3(1)-2(2)-2(2)-3(1)-2(2)

LR = Lokomotionsrhythmus, BR = Beinbewegungsrythmus, SF = Supportformel (Begriffe nach SUKHANOV 1974)

*Die in Klammern geschriebenen Zahlen beziehen sich auf die Zahl der in Retraktion befindlichen, jedoch trotzdem in Bodenkontakt stehenden Extremitäten.

verschiedliche und zum Teil widersprüchliche Ansichten. Während GRAY (1856) die Stützfunktion der Extremitäten von *Protopterus* betont, sie als eher bein-denn flossenähnlich bezeichnet und ihnen die Nutzung von festen Gegenständen als Widerlager zuschreibt, behauptet LÜLING (1979, S. 19): „Diese Flossen sind für Stütz- und Abstoßzwecke nicht geeignet.“ Schon WIEDERSHEIM (1880) bezweifelt die Lokomotionsfunktion der *Protopterus*-Extremitäten. Andere Autoren wie PARKER (1892), DEAN (1906), JOHNELS & SVENSSON (1954), CURRY-LINDAHL (1956), MARSHALL (1971) und FOREY (1990) gehen dagegen davon aus, daß *Protopterus* fähig ist, sich am Bodengrund mit Hilfe der Extremitäten fortzubewegen. Eine genaue Beschreibung der Lokomotionsweise findet sich bei den genannten Autoren allerdings nicht. Etwas deutlicher drücken sich ROSEN et al. (1981, S. 263) aus: „When progressing forward slowly, the weight of the body is transferred to the paired fins which lift the body and pull it forward by moving in a side-to-side alternating diagonal pattern. During each cycle of fin movement, the body changes in curvature (when LF-RH fins are protracted the right side of the body is concave, whereas when RF-LH fins are protracted the right side of the body is convex).“ In gleicher Weise äußert sich auch GREENWOOD (1986, S. 177): „When crawling in this fashion, the body is raised above the substrate and supported by the fins. A considerable length of each fin is closely applied to the bottom, thus providing necessary frictional resistance.“ Ganz anders werden diese Extremitätenbewegungen von STERBA (1990, S. 881) gedeutet: „Bei *Protopterus* sind diese Flossen schlank, gertenförmig und sehr beweglich und werden bei ruhiger Fortbewegung beinartig gesetzt. Dadurch entsteht der Eindruck, als ob die Tiere auf diesen Flossen laufen. Bei genauerem Hinsehen erkennt man freilich leicht, daß der Körper auf dem Bodengrund aufsitzt und nicht eigentlich gestützt wird, wie es eine Laufbewegung erfordert.“

Es zeigt sich hierbei, daß die Beobachtung des gleichen Phänomens oft ganz verschieden interpretiert wird. Wie oben schon diskutiert, ist die Deutung des Lokomotionsverhaltens von Lungenfischen durch das angeblich nahe „Verwandtschaftsverhältnis“ mit den Tetrapoden, nach meiner Ansicht, bei vielen Autoren von der Vorstellung der Amphibienhaftigkeit dieser Tiere geprägt. Die Beobachtungen stehen daher oft nicht unter

dem Aspekt einer Lokomotionsanalyse, sondern im Zusammenhang mit dem Nachweis oder der Zurückweisung einer Verwandtschaftshypothese. Entsprechend voreingenommen ist dann zwangsläufig auch die Wahrnehmung bei der Interpretation des Lokomotionsverhaltens. Welche Vorstellung auch immer bei den einzelnen Beobachtern vorliegen mag, ist nicht von der Hand zu weisen, daß *Protopterus* bei der Fortbewegung auf dem Bodengrund häufig seine Extremitäten in einer Weise bewegt, wie sie oben für die terrestrische Lokomotion beschrieben wurde. Auch hierzu wurden eigene Beobachtungen angestellt und die Bewegungssequenzen auf Videofilm aufgezeichnet und ausgewertet. Danach bewegen sich die Extremitäten bei dem beobachteten Exemplar in einer symmetrisch diagonalen Folge und in einer Gangart die nach der Terminologie von GAMBARYAN (1974) dem langsamen Trab vieler Tetrapoden nahekommt. Im Gegensatz zur terrestrischen Lokomotion von *Protopterus* werden die paarigen Flossen bei der Protraktion vom Boden abgehoben. Während der Retraktionsphase nehmen die Extremitäten Kontakt mit dem Boden auf. Es kann kein Zweifel daran bestehen, daß dabei Kraft auf das feste Substrat ausgeübt wird, da

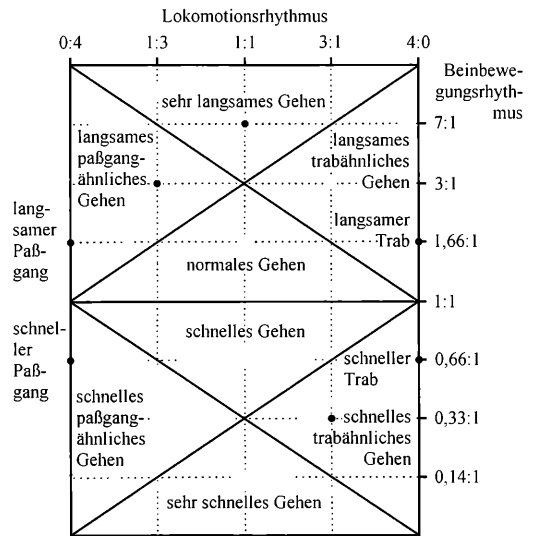


Abb. 4.21 System der symmetrischen Gangarten (nach SUKHANOV 1974).

deutlich sichtbar Kieselsteine entgegen der Lokomotionsrichtung verschoben wurden. Da sich die Kieselsteine (Feinkies: 5-8 mm) im dichten Medium Wasser leicht verschieben lassen, muß die ausgeübte Kraft nicht unbedingt groß sein. Der Antriebsbeitrag der Hinterextremitäten scheint höher zu sein als der der Vorderextremitäten. Dieser Eindruck konnte jedoch nicht quantitativ erfaßt werden.

Wie oben schon bei *Neoceratodus* erwähnt, muß bei der Bodenlokomotion die Krafteinleitung der Extremitäten möglichst horizontal auf das feste Substrat erfolgen, um horizontale Bodenreaktionskräfte für einen effektiven Vortrieb zu erzeugen. Dazu muß der Körper möglichst nahe an das feste Substrat gebracht werden, andernfalls würden die Extremitäten mehr Auftrieb als Vortrieb produzieren. Bei dem von mir beobachteten und gefilmten Exemplar befand sich der Körper bei der Lokomotion am Bodengrund fast ausnahmslos in unmittelbarer Nähe zum festen Substrat. Die Extremitäten wurden dabei in der Retraktionsphase nahezu horizontal bewegt. Stärkere Abweichungen von der horizontalen Bewegungsebene der Extremitäten (meist der Hinterextremitäten) führten sichtbar zu einem Abstoßen vom festen Substrat in vertikaler Richtung, so daß sich der Körper vom Bodengrund deutlich abhob. Es muß davon ausgegangen werden, daß sich die beschriebene vertikale Krafteinleitung negativ auf den Vortrieb auswirkt. Da die Kraftübertragung auf den Boden mit Hilfe der Extremitäten in vertikaler Richtung nur sehr wenig Reibung mit dem festen Substrat erfordert, ist ein Abstoßen in dieser Richtung auch ohne spezielle Verankerungsstrukturen effizient. Dagegen erfordert die Krafteinleitung in horizontaler Richtung ein hohes Maß an Reibung mit dem festen Lokomotionssubstrat. Obwohl die Extremitäten von *Protopterus* aufgrund ihrer schlanken Gestalt besser geeignet sind, Unebenheiten als Widerlager zu nutzen als die von *Neoceratodus*, kann auch hier nicht von zur Bodenlokomotion gut geeigneten Verankerungsstrukturen geredet werden. Bei entsprechend unebenem Substrat fällt dieser Mangel jedoch nicht so sehr ins Gewicht. Dies trifft offenbar besonders für sehr kleine Tiere zu, bei denen die Unebenheit des Bodens relativ zur eigenen Körpergröße stärker ist als bei großen, so daß ausreichend viele Erhebungen als Widerlager für die Lokomotion zur Verfügung stehen. GREENWOOD (1986) gibt an, daß sich Jungtiere unter 6 cm Körperlänge häufig und regelmäßig mit Hilfe der Extremitäten auf festem Substrat fortbewegen (siehe auch JOHNELS & SVENSSON 1954, BRIEN 1938, 1967).

Ein regelrechtes Laufen mit abgehobenem Körper konnte von mir bei dem mir zur Verfügung stehenden *Protopterus*-Exemplar nicht beobachtet werden. Nach den oben aufgeführten Überlegungen wäre dies auch sehr ineffektiv. Neben diesen Gründen ist ein Laufen mit abgehobenem Körper auch deswegen ineffektiv, weil sich die dünnen Extremitäten leicht verbiegen, und damit sehr viel Antriebskraft verlorenght. Es ist daher

wesentlich günstiger, wenn der Kontakt zum Boden mit den proximalen Extremitätenabschnitten hergestellt wird. Dies entspricht auch den Beobachtungen. Das Tier wurde auch nie, weder von mir noch von den Tierpflegern, bei dem oft in der Literatur erwähnten Ruhen auf den Extremitäten gesehen. Der Körper lag immer über seine gesamte Länge auf dem Boden auf, wobei die paarigen Flossen im rechten Winkel seitlich abgespreizt wurden. Auch SEMON (1899) berichtet von einem Tier, das nie beim Ruhen auf den Extremitäten beobachtet werden konnte. Den Mangel dieser Verhaltensweise erklärt SEMON durch den seiner Meinung nach verkümmerten Zustand des Tieres. Davon kann jedoch bei dem von mir beobachteten Exemplar keine Rede sein.

Obwohl nicht daran gezweifelt werden kann, daß *Protopterus* in der Lage ist, mit seinen paarigen Flossen Kraft auf ein festes Lokomotionssubstrat zu übertragen, stellt sich trotzdem die Frage wie hoch der Antriebsanteil der Extremitäten an der Unterwasserfortbewegung ist. Es muß nämlich in Betracht gezogen werden, daß die Extremitätenbewegungen auch im Wasser im Zusammenhang mit axialen Körperbiegungen stehen, mit denen diese, wie bei der terrestrischen Lokomotion, koordiniert sind. Da es sich auch hier um eine wandernde, wenn auch schwächer ausgeprägte, Körperwelle mit nach caudal steigender Amplitude handelt, kann gar nicht verhindert werden, daß der Extremitätenantrieb von axialem Antrieb begleitet wird. Selbst wenn also die Extremitäten bei der Fortbewegung am Boden gar nicht in Kontakt mit dem festen Substrat kämen, würde sich das Tier effektiv vorwärts bewegen. Obwohl bei der Fortbewegung auf einem Glasuntergrund die sich in gleicher Weise wie auf Kiesboden bewegenden Extremitäten keinen Halt fanden und permanent abrutschten, bewegte sich das Tier sichtbar mühelos vorwärts. Der Unterschied zwischen den Fortbewegungsweisen auf den beiden verschiedenen Lokomotionssubstraten ist sogar so gering, daß er kaum wahrnehmbar ist. Es ist daher oft schwer zu beobachten, ob überhaupt Kraft auf das feste Substrat übertragen wird, oder ob es nur so aussieht als ob die Extremitäten Antrieb leisten. Das gleiche gilt für die Beurteilung der Antriebskraft und des Antriebsanteils der Extremitäten an der Unterwasserfortbewegung. Aufgrund der hohen Effizienz des Axialantriebs und dem Umstand, daß die Extremitätenbewegungen fast immer von wirkungsvollen Flossensaumundulationen begleitet waren, wird hier jedoch von einem geringen Antriebsanteil ausgegangen. Zumindest spielt der Extremitätenantrieb bei ausgewachsenen Tieren unter den von *Protopterus* genutzten Antriebsformen die geringste Rolle. Bei kleinen Jungtieren jedoch könnte der Antriebsanteil der Extremitäten durchaus größer sein.

Für eine eher geringe Bedeutung der paarigen Flossen im Lokomotionsspektrum von *Protopterus* spricht auch die Tatsache, daß die Extremitätenbewegungen bei der Unterwasserfortbewegung wesentlich unregelmäßi-

ger sind als bei der terrestrischen Lokomotion. Es konnten deswegen auch keine Gangartdiagramme erstellt werden. Häufig werden die Extremitätenpaare bei der Fortbewegung auch synchron oder völlig irregulär bewegt, ohne daß das Tier in seiner Lokomotion gestört wird. Es sei hier an die oben diskutierte Möglichkeit der Nutzung der Extremitäten als Tast- bzw. Orientierungsorgane erinnert. Bei Erhöhung der Lokomotionsgeschwindigkeit werden die Flossen an den Körper angelegt, was bezogen auf den ansteigenden Reibungswiderstand mit dem flüssigen Medium auch sinnvoll ist.

4.3.3 *Lepidosiren*

Zur Fortbewegungsweise von *Lepidosiren* findet sich in der Literatur nur sehr wenig. Bei den wenigen Autoren, die hierzu etwas berichten, sind die Angaben meist sehr spärlich. So schreiben BREDER (1926) und LÜLING (1979) zu diesem Thema jeweils nur einen einzigen Satz. Wobei im Fall von BREDER nicht einmal klar ist, ob sich seine Aussage wirklich auf *Lepidosiren* und nicht etwa auf *Protopterus* bezieht. Die einzige mir bekannte, nicht gerade sehr ausführliche, Beschreibung der Lokomotionsweise von *Lepidosiren* findet sich bei KERR (1900, S. 302, 318/319): „In habits it is normally sluggish, wriggling slowly about at the bottom of the swamp, using its hind limbs in irregular alternation as it clambers through the dense vegetation. More rapid movement is brought about by lateral strokes of the large and powerful posterior end of the body. [...] At the same time the young *Lepidosiren* becomes markedly livelier in its habits, cursing round and round the vessel, exploring in eel-like fashion. [...] The hind limbs are strikingly long compared with the fore limbs. They are used a good deal in clambering about the water plants, etc., in irregular alternation. [...] The young *Lepidosiren* swims by lateral strokes of the hind part of the body, the hind limbs are then folded close to the body, the fore limbs are merely inclined backwards somewhat.“ Eigene Beobachtungen konnten bislang noch nicht angestellt werden, da sich das einzige mir zugängliche Exemplar während des gesamten Beobachtungszeitraums (mehrere Stunden an verschiedenen Tagen im Zoo Stuttgart) nicht nennenswert bewegte. Neben der beschriebenen anguilliformen Lokomotionsweise ist *Lepidosiren* vermutlich genau wie *Protopterus* auch in der Lage, sich mit Hilfe der Flossensaumundulation fortzubewegen, so daß auch hier ein paraxialer und ein axialer Antriebsmodus zur Verfügung steht. Da die paarigen Flossen kein Flossenblatt bilden und auch keine Flossenstrahlen aufweisen, kann davon ausgegangen werden, daß sie nicht als Lokomotionsorgane für die aquatische Fortbewegung genutzt werden können. Aufgrund ihrer geringen Größe die Brustflossen reichen nicht einmal bis zum Boden kann auch eine Nutzung auf festem Substrat ausgeschlossen werden. Über die Möglichkeit einer terrestrischen Lokomotion sind mir keine Berichte bekannt. Es erscheint jedoch denkbar, daß sich *Lepidosiren* an Land

schlängelnd fortbewegen kann. Der Beweis hierfür müßte aber erst erbracht werden. Bislang stand mir kein Exemplar für einen entsprechenden Versuch zur Verfügung.

4.3.4 *Latimeria*

Die Lokomotionsweise von *Latimeria* ist seit den von FRICKE und seinen Mitarbeitern im natürlichen Habitat vorgenommenen Lebendbeobachtungen gut dokumentiert (FRICKE & SCHAUER 1987, FRICKE et al. 1987, 1991 a, b, FRICKE 1988 a, b, 1993, FRICKE & PLANTE 1988, FRICKE & HISSMANN 1990, 1992). Während der drei Expeditionen in den Gewässern vor den Komoren konnte das Team zahlreiche Exemplare (darunter 41 identifizierte Individuen) beobachten und zum Teil filmerisch dokumentieren. Vor diesen Forschungsergebnissen war die Schwimmweise von *Latimeria* nur ungenügend bekannt, obwohl auch schon vereinzelt dokumentierte Lebendbeobachtungen vorlagen (Tabelle 4.2). Bei diesen handelte es sich jedoch um frisch gefangene und an die Oberfläche gebrachte Tiere, die spätestens nach ein bis zwei Tagen, meist jedoch wenige Stunden nach dem Fang verendeten. Die Tiere waren daher geschwächt und litten vermutlich unter Dekompressionerscheinungen (MILLOT 1955, THOMSON 1973 c, FRICKE et al. 1987). Unter diesen Umständen war nicht zu beurteilen, inwieweit die gemachten Beobachtungen dem natürlichen Lokomotionsspektrum von *Latimeria* entsprachen. Anscheinend kommt es durchaus häufig vor, daß gefangene Tiere, nachdem sie an die Oberfläche gebracht wurden, noch leben (CCC no.* 1, 2, 8, 21, 67, 79, 80, 83, 84, 99, 102, 107, 108, 112, 116, 122, 135, 136, 139, 147, 154, 157 von 172 bis 1991 registrierten gefangenen Exemplaren BRUTON & COUTOUVIDIS 1991). Ein Exemplar (CCC no. 106) wurde nicht geangelt, sondern an der Oberfläche schwimmend gefangen (SUZUKI et al. 1985). Bei diesem winzigen Tier (25 cm) handelte es sich möglicherweise um eine Frühgeburt (BRUTON & COUTOUVIDIS 1991).

Die Berichte über die Lokomotionsweise gefangener Tiere ähneln sich alle sehr (MILLOT 1955, STEVENS 1966, LOCKET & GRIFFITH 1972, GRIFFITH & THOMSON 1973, ATTENBOROUGH 1979, LOCKET 1980, BRUTON 1987, UYENO 1991). Als Hauptantrieb werden synchrone Ruderschläge des vertikalen Flossenpaares angegeben, wogegen die paarigen Flossen als Steuereinrichtungen interpretiert werden. Die Beweglichkeit der paarigen wie auch der unpaaren Flossen wird generell als außerordentlich hoch bezeichnet. Ausnahmslos konnte keine axiale Fortbewegung beobachtet werden. Die auf diesen Erfahrungen beruhenden Beschreibungen sind jedoch insgesamt sehr grob und entbehren einer genauen Lokomotionsanalyse. Bestrebungen, die Lokomotionsweise von *Latimeria* im Zusammenhang mit den strukturellen Eigenschaften der Konstruktion zu betrachten, sind offenbar die Ausnahme. Der einzige mir bekannte

Versuch wurde von WAHLERT (1968) unternommen. Im nachhinein zeigt sich jedoch, daß nur einige seiner Schlußfolgerungen verifiziert werden konnten. Da die Datenbasis durch die detaillierten Lokomotionsanalysen von FRICKE & HISSMANN (1992) inzwischen groß ist und genaue Kenntnisse zur Anatomie von *Latimeria* vorliegen (MILLOT & ANTHONY 1958 a, b, siehe auch Bibliographie von BRUTON et al. 1991), kann der Zusammenhang zwischen den Strukturen und den lokomotorischen Nutzungsmöglichkeiten anhand der mechanischen Restriktionen rekonstruiert werden.

Latimeria verfügt über drei Antriebsmodi, einen axialen und zwei paraxiale. Diese können vielfältig genutzt werden. FRICKE & HISSMANN (1992) unterscheiden auf der Basis ihres reichhaltigen Filmmaterials zwölf verschiedene Lokomotionsweisen. Der axiale Antrieb wird offenbar nur für kurze Beschleunigungspha-

sen bei Schnellstarts genutzt (GRIFFITH & THOMSON 1973, THOMSON 1973 c, FRICKE et al. 1987, UYENO 1991, FRICKE & HISSMANN 1992, BELLES-ISLES 1992). Dafür sprechen auch die anatomischen Gegebenheiten sowie die allgemeine Physiologie von *Latimeria*. Der lateral stark abgeflachte Hinterkörper bildet zusammen mit der Schwanzflosse und dem vertikalen Flossenpaar eine große Antriebsfläche. Sie macht, von lateral betrachtet, etwa ein Drittel der Gesamtfläche aus. Die massive Axialmuskulatur spricht für die Möglichkeit, kraftvolle horizontale Körperbiegungen erzeugen zu können. Vermutlich ist die Muskulatur anaerob, so daß einer lang anhaltenden und zugleich schnellen axialen Fortbewegung die physiologische Grundlage fehlt (siehe auch THOMSON 1980, 1993). Dafür spricht auch die geringe Sauerstofftransportkapazität des Blutes von *Latimeria* (HUGHES & ITAZAWA 1972).

Tabelle 4.2

Dokumentierte Lebendbeobachtungen bei *Latimeria chalumnae*:

November 1954:	1 Exemplar (CCC no.* 8) 142 cm (MILLOT 1955)
vor 1967 (Foto):	1 Exemplar 120 cm (STEVENS 1966)
März 1972 (Film):	1 Exemplar (CCC no. 80) 85 cm, (LOCKET & GRIFFITH 1972)
vermutlich 1979 (Fotos u. Film):	1 Exemplar 150 cm (ATTENBOROUGH 1979, 1989, SCOONES 1980)
Juli 1986 (Filme):	2 Exemplare (CCC no. 135, 136) 125 cm bzw. 140 cm (UYENO 1991)
Januar u. April-Mai 1987 (Filme):	6 Exemplare 120-180 cm (FRICKE et al. 1987, FRICKE & SCHAUER 1987, FRICKE 1988 a, b)
Juni 1987 (Film):	1 Exemplar (CCC no. 147) 160 cm (BRUTON 1987)
Oktober-Dezember 1989 (Filme):	41 Exemplare, eines davon (CCC no. 155) 176,5 cm (FRICKE et al. 1990, 1991 a, b, FRICKE & HISSMANN 1990, 1992, FRICKE 1993)

*CCC no. = Coelacanth Conservation Council number (BRUTON & COUTOUVIDIS 1991)

Auch die Form und Größe der Schwanzflosse spricht gegen eine Nutzung des Axialantriebs für die Dauerfortbewegung. Durch ihre große Oberfläche ist der Reibungswiderstand mit dem umgebenden Medium entsprechend hoch, was sich vor allem bei schneller Fortbewegung negativ auf die Lokomotionsökonomie auswirkt (siehe auch SCHAEFFER 1948). Erhöht wird dieser Effekt durch die gerundete Form der Schwanzflosse, durch die, im Gegensatz zu in zwei Zipfeln auslaufenden Schwanzflossen, vermutlich keine reibungsminimierende und damit energiesparende Ringwirbel erzeugt werden können. Der vergleichsweise hohe Widerstand kann allerdings hervorragend dazu genutzt werden, im flüssigen Medium Halt zu finden und sich von diesem zur schnellen Beschleunigung abzustößen. Der axiale Antrieb von *Latimeria* ist daher zwar aufwendig aber sehr effektiv. Da dieser wahrscheinlich nicht sehr häufig und dann auch nur kurzzeitig eingesetzt wird, fällt der hohe Aufwand in der Gesamtenergiebilanz des Tieres nicht sehr ins Gewicht.

FRICKE & HISSMANN (1992) haben bei der Analyse eines filmisch dokumentierten Schnellstarts von *Latimeria* eine mittlere Geschwindigkeit von $3,1 \text{ m s}^{-1}$ bzw. ei-

ne mittlere Beschleunigung von $2,6 \text{ g}$ ($25,5 \text{ m s}^{-2}$) errechnet. Diese Beschleunigungsleistung entspricht nach FRICKE et al. (1987) in ihrer Größenordnung etwa der von Hechten und Forellen. Da bei *Latimeria*, wie bei allen Coelacanthiformen, zwischen den Flossenstrahlen Lücken vorhanden sind, zwischen denen sich eine Flossenhaut spannt, besteht die Möglichkeit, die Flossenstrahlen anzulegen oder abzuspitzen, so daß die Fläche der Schwanzflosse aktiv verkleinert bzw. vergrößert werden kann. Bei Schnellstarts werden die Flossenstrahlen der Schwanzflosse zur Vergrößerung der Antriebsfläche maximal abgespreizt. Das von FRICKE & HISSMANN (1992) festgestellte Abspreizen der 1. Dorsalen während eines Schnellstarts steht wahrscheinlich weniger im Zusammenhang mit der von denselben Autoren vermuteten Erhöhung der Antriebsfläche, sondern dient eher der Erzeugung eines Raumankers, also der Stabilisierung des Vorderkörpers gegen unerwünschte laterale Auslenkungen.

Die Möglichkeit, auf ökonomische Weise axiale schnelle Dauerlokomotion betreiben zu können, ist auch durch die geringe Verknöcherung des Axialskeletts, insbesondere durch das Fehlen von Wirbelkörpern, limi-

tiert. Die Antriebsbewegung ist durch die damit vergleichsweise hohen mechanischen Freiheitsgrade, die aktiv unterdrückt werden müssen, auf Dauer aufwendig. Auch Mechanismen zur Energiespeicherung, wie sie beispielsweise von der Wirbelsäule von Thunen bekannt sind, können auf der Basis der uneingeschnürten Chorda dorsalis von *Latimeria* nicht genutzt werden. All dies erhöht den Aufwand einer schnellen axialen Dauerlokomotion. Aber auch zur langsamen Lokomotion ist der axiale Antrieb von *Latimeria* vermutlich ungeeignet, da zum einen der Körperquerschnitt im Verhältnis zur Länge groß ist, so daß die innere Reibung entsprechend hoch sein muß, und zum anderen der Körper im Verhältnis zum Durchmesser so kurz ist, um einer langen sowie weit ausladenden Antriebswelle Platz zu bieten. Der Körper ist nur im Schwanzbereich flexibel. Auf alle Fälle kann davon ausgegangen werden, daß die von *Latimeria* genutzten paraxialen Lokomotionsweisen bei langsamen und mittleren Geschwindigkeiten ökonomischer sind als der axiale Antrieb.

WAHLERT (1968) schloß, aufgrund der torpedoförmigen Gestalt von *Latimeria* und der Möglichkeit, die Anale und die 2. Dorsale zur Reibungsminimierung in jeweils eine Körpervertiefung anlegen zu können, auf eine schnelle axiale Lokomotionsweise. Aufgrund der oben aufgeführten Konstruktionseigenschaften und den bisherigen Beobachtungen ist dies jedoch in hohem Maße unwahrscheinlich. Zum einen minimiert die fusiforme Gestalt auch bei niedrigen Lokomotionsgeschwindigkeiten den Widerstand mit dem Medium, und zum anderen stehen die Vertiefungen an den Basen des vertikalen Flossenpaares wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Optimierung des paraxialen Antriebs. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß *Latimeria* nach einem ausgeführten Schnellstart kurzzeitig noch weiter beschleunigen kann und dabei das vertikale Flossenpaar zur Reibungsminimierung anlegt. Dabei würde dann wahrscheinlich auch die 1. Dorsale eingeklappt werden. Entsprechende Beobachtungen konnten bislang jedoch nicht gemacht werden, weil die Tiere, wie auf Filmaufnahmen zu sehen ist (FRICKE 1988 b), nach einem Schnellstart in der Dunkelheit des von den Scheinwerfern des Tauchbootes nicht ausgeleuchteten Bereichs verschwanden und sich damit einer weiteren Beobachtung entzogen.

Als paraxiale Antriebsmechanismen stehen *Latimeria* die paarigen Flossen sowie das vertikale Flossenpaar zur Verfügung. Alle sechs Flossen sind etwa gleich groß und besitzen eine nahezu identische Gestalt. Wie oben in der Konstruktionsanalyse angegeben, sind sie auch intern prinzipiell gleich aufgebaut, so daß sie aufgrund ihrer strukturellen mechanischen Engführungen auch eine prinzipiell gleiche Funktionsweise aufweisen. So sind alle Flossen fähig, einen zum Antrieb nutzbaren Flügelschlag zu erzeugen, bei dem der Flossenstiel in sich gebogen sowie verdrillt wird. Dadurch kann das Flossenblatt in einem Anstellwinkel von etwa 45° zur Lokomotionsrichtung (LOCKET & GRIFFITH 1972, FRICKE &

HISSMANN 1992) so hin und her bewegt werden, daß ein zum Antrieb nutzbares Abgleiten vom flüssigen Lokomotionssubstrat erfolgt. Bei diesem Unterwasserflug⁴⁹ werden alle sechs Flossen, in einer Art „Allradantrieb“, gleichzeitig in einer wohl koordinierten Folge bewegt (FRICKE et al. 1987, FRICKE & SCHAUER 1987, FRICKE & HISSMANN 1992), wobei das vertikale Flossenpaar synchron und die paarigen Flossen jeweils alternierend schlagen. Währenddessen bleibt der Körper gestreckt, so daß kein axialer Antrieb erfolgt. Trotz des gleichzeitigen Einsatzes ist der Anteil am Antrieb bei den einzelnen Flossenpaaren verschieden.

Nach FRICKE & HISSMANN (1992) tragen die Brustflossen und das vertikale Flossenpaar bei der langsamen Fortbewegung (etwa 2-3 m min⁻¹) den Hauptanteil. Dabei ist vermutlich der Antriebsanteil des vertikalen Flossenpaares höher als der der Brustflossen. Dies kann daraus geschlossen werden, daß bei gefangenen und dadurch geschwächten Tieren das vertikale Flossenpaar allein Vortrieb erzeugt. Auf einer von SCONES (1980) gedrehten kurzen Filmsequenz ist ein geschwächtes Tier zu sehen, bei dem die paarigen Flossen schlaff herunterhängen, während das vertikale Flossenpaar Antriebsbewegungen ausführt (zu sehen in ATTENBOROUGH 1989, siehe auch Fotos in ATTENBOROUGH 1979, S. 135 und SCONES 1980). Dieser offensichtlich häufigen Erfahrung entsprechend wurde das vertikale Flossenpaar bei allen Beschreibungen der Lokomotionsweise gefangener Exemplare als Hauptantriebsorgan interpretiert (STEVENS 1966, LOCKET & GRIFFITH 1972, GRIFFITH & THOMSON 1973, LOCKET 1980, UYENO 1991). Die bedeutende Antriebsbeteiligung der Brust- und Bauchflossen unter natürlichen Bedingungen konnte erst durch die Lebendbeobachtungen von FRICKE und seinem Team nachgewiesen werden. Danach scheinen die Bauchflossen den geringsten Antriebsanteil zu tragen. Sie werden bei der geradlinigen Vorwärtsbewegung offenbar mehr als Antagonisten der Brustflossen genutzt, indem sie sich um 180° phasenversetzt zu diesen bewegen. Für diese Interpretation spricht wie folgt auch die Form und der Aufbau der beiden Flossenpaare.

Wie beim vertikalen Flossenpaar besitzen die Brustflossen einen langen Flossenstiel und ein schmales Flossenblatt, das nach distal spitz ausläuft. Durch die lange gegliederte Achse des Flossenskeletts und die geringe Fläche ihrer Interaxialgelenke ist die Biegsamkeit der Flosse hoch (siehe Konstruktionsbeschreibung), so daß entsprechend ausladende Flügelschläge produziert werden können. Das schmale Flossenblatt bietet dabei dem Lokomotionsmedium wenig Reibungswiderstand. Aufgrund seiner hohen Flexibilität wird es beim Antriebschlag durch den Gegendruck des Mediums konträr zur Flossenbewegungsrichtung verbogen, so daß die Flossenspitze passiv nachgezogen wird. Auf diese Weise

⁴⁹ Die Interpretation des vertikalen Flossenpaares als Tragfläche wird auch schon von LOCKET (1980) angedeutet.

können sich kleine Wirbel an der fein ausgezogenen Spitze optimal ablösen und größere, für den Vortrieb schädliche Verwirbelungen verhindert werden. Insgesamt bewegt sich die Flossenspitze bei der Fortbewegung, von lateral betrachtet, relativ zu einem Punkt an der Flossenbasis auf der Bahn einer Acht (FRICKE & HISSMANN 1992).

Da sich die beiden Brustflossen durch ihre alternierende Arbeitsweise immer zueinander in gleicher Drehrichtung bewegen, also gleichzeitig im Uhrzeigersinn oder gleichzeitig gegen den Uhrzeigersinn, wird durch den Antriebschlag im Zusammenwirken mit dem Widerstand des Lokomotionsmediums ein Drehimpuls erzeugt, der den Fischkörper um seine Längsachse rotieren läßt. Eine solche Rotation würde zu einem hohen Verlust an Antriebskraft führen. Zu einem gewissen Grad werden Rotationsbewegungen um die Körperlängsachse auch schon durch die große Fläche der als stabilisierenden Kiel wirkenden Schwanzflosse verhindert. Dies gilt um so mehr, je höher die Lokomotionsgeschwindigkeit ist. Effektiver, und aufgrund der geringeren Reibung wahrscheinlich auch ökonomischer, sind dagegen Ausgleichsbewegungen der Bauchflossen, indem diese, gleichzeitig Antrieb erzeugend, in einer den Brustflossen jeweils entgegengesetzten Schlagrichtung einen Gegendrehimpuls gleichen Betrags bewirken. Die Flossenenden beschreiben bei einem vollen Schlagzyklus, von lateral betrachtet relativ zu einem Punkt an der Flossenbasis, eine elliptische Bahn (FRICKE & HISSMANN 1992).

Die Vortrieb erzeugende Wirkung der Bauchflossen kann auch deshalb nur geringer sein als die der Brustflossen und die des vertikalen Flossenpaares, weil sie durch ihre ventrale Lage einen zu geringen Abstand voneinander aufweisen, um, ohne sich gegenseitig zu behindern, entsprechend ausladende Flügelschläge ausführen zu können. Die äußere Form und die innere Struktur der Bauchflossen kann daher stärker auf die Nutzung als Brustflossenantagonisten zugeschnitten sein. Ihr Flossenstiel ist kurz und breit und in seiner Beweglichkeit durch die großflächigeren Interaxialgelenke stärker mechanisch eingeführt als die Brustflossen und das vertikale Flossenpaar. Das Flossenblatt ist breit und gerundet und bildet eine große Fläche, die durch ihren entsprechend großen Widerstand mit dem Medium gut zur Erzeugung eines Gegendrehimpulses geeignet ist. Da der laterale Aktionsradius der Bauchflossen in dorsaler Richtung (insgesamt weniger als 120°)⁵⁰ aufgrund ihrer ventralen Lage beschränkt ist, ist deren antagonistische Wirkung ebenfalls limitiert, so daß die Brustflossen bei der geradlinigen Fortbewegung nicht voll nach ventral abgeschlagen werden können, ohne der antagonistischen Wirkung der Bauchflossen verlustig zu

werden. Darum liegt der laterale Aktionsradius der Brustflossen bei der geradlinigen Fortbewegung bei nur etwa 120° , obwohl auf der Basis der internen Struktur ein größerer Aktionsradius möglich wäre (vermutlich 180° , zur Abschätzung des Aktionsradius siehe auch WAHLERT 1968).

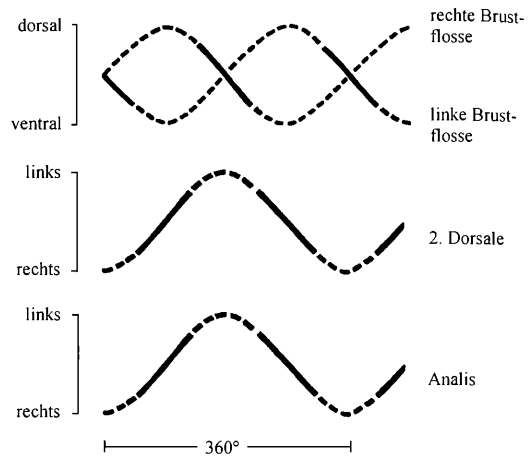


Abb. 4.22 Flossenbewegungsfolge bei *Latimeria chalumnae* (verändert nach FRICKE & HISSMANN 1992). Erläuterungen siehe Text.

Es zeigt sich also, daß zwischen Brust- und Bauchflossen eine funktionelle Kopplung besteht, bei der eine voneinander getrennte Nutzung zur Fortbewegung ausgeschlossen ist. Die Lokomotion mit Hilfe der paarigen Flossen wird daher nicht als aus zwei paraxialen Antriebsmodi bestehend interpretiert, sondern als eine einzige paraxiale Antriebsform, die sich in zwei Antriebsaspekte unterteilen läßt. Neben dieser steht *Latimeria* wie schon erwähnt noch eine zweite paraxiale Antriebsweise in Form des vertikalen Flossenpaares zur Verfügung. Durch den langen Flossenstiel und die geringe Größe der Interaxialgelenke ist die laterale Beweglichkeit der Anale und der 2. Dorsalen hoch. Bei geradliniger Fortbewegung durch Unterwasserflug liegt der laterale Aktionsradius der einzelnen Flosse bei 180° (LOCKET 1980, FRICKE & HISSMANN 1992). Dabei beschreibt die Flossenspitze eine bogenförmige Bahn. Der Anstellwinkel des Flossenblattes beträgt wie oben erwähnt etwa 45° zur Lokomotionsrichtung. Wie bei den Brustflossen ist das Flossenblatt schmal und läuft spitz aus, so daß Verwirbelungen klein gehalten werden können, und diese sich leicht ablösen. Von lateral betrachtet steht die Anale und die 2. Dorsale bei geradliniger Fortbewegung in einem Winkel von 45° - 75° zur Körperlängsachse (LOCKET & GRIFFITH 1972). Die interne Struktur des Flossenstiels läßt ein Anlegen der Flosse an den Körper zu, ein Abspreizen über 75° ist jedoch durch die keilförmigen paraxialen Skelettelemente limitiert (siehe Kapitel 4.2.4).

⁵⁰ Aktionsradien nach FRICKE & HISSMANN (1992) und nach eigenen Beobachtungen anhand der Filmaufnahmen von FRICKE (1988 b, 1993).

Auch wenn das vertikale Flossenpaar, wie an gefangenen Tieren sichtbar ist, unabhängig von anderen Antrieben Vortrieb erzeugen kann, sind dessen synchrone Flügelschläge bei der geradlinigen Lokomotion jedoch auf die Bewegungen der paarigen Flossen abgestimmt. Tatsache ist, daß das vertikale Flossenpaar in einem Bereich von etwa 90°-120° phasenversetzt zu den paarigen Flossen bewegt wird (FRICKE & HISSMANN 1992). Die Flossen des vertikalen Flossenpaares kreuzen also immer ungefähr dann die Sagittalebene, wenn die paarigen Flossen an ihren Umkehrpunkten angelangt ihre Schlagrichtung wechseln (Abb. 4.22, 4.23). Dies erscheint auch sinnvoll, denn würde sich das vertikale Flossenpaar synchron zu den paarigen Flossen bewegen, würde vermutlich ein Ungleichgewicht in der antagonistischen Wirkungsweise zwischen Brust- und Bauchflossen entstehen. Inwiefern diese Vermutung zutrifft, ist jedoch schwer einzuschätzen, da die Arbeitsweise des „Sechsflossenantriebs“ von *Latimeria* trotz genauer Bewegungsanalysen immer noch nicht befriedigend verstanden worden ist. So ist nach wie vor unklar, warum die Anale bei der geradlinigen Fortbewegung eine größere Schlagamplitude aufweist als die 2. Dorsale und warum die Phasenverschiebung des vertikalen Flossenpaares zu den paarigen Flossen nicht bei einer halben Phasenlänge von etwa 90°, sondern zwischen 90° und 120° liegt. Möglicherweise hängt das eine mit dem anderen zusammen. Eine experimentelle Untersuchung mit Hilfe eines mit sechs Flossen bestückten Modells könnte hierbei mehr Klarheit bringen. Ein entsprechender Versuch konnte jedoch im Rahmen dieser Arbeit aufgrund des hohen Aufwandes nicht durchgeführt werden. Trotz der genannten Unklarheiten, kann aber mit großer Sicherheit davon ausgegangen werden, daß es sich bei dem „Sechsflossenantrieb“ durch Unterwasserflug um eine im niedrigen Geschwindigkeitsbereich (etwa 2–10 m min⁻¹ nach Angaben von UYENO 1991 und FRICKE & HISSMANN 1992) äußerst energiesparende Fortbewegungsweise handelt, auch wenn dem Betrachter die Koordination der Flossen nicht gerade einfach anmutet (Abb. 4.23).

Neben der Nutzung als Antriebsorgane stehen *Latimeria* die drei beschriebenen Flossenpaare auch als effektive Manöviereinrichtungen zur Verfügung. Dabei erlaubt der große Aktionsradius der einzelnen Flossen einen hohen Grad an Wendigkeit auf engstem Raum. Dazu trägt auch die hohe Verdrillbarkeit der einzelnen Flossen in ihrer Längsachse bei. Sie ist entsprechend den in der Konstruktionsanalyse angegebenen strukturellen Bedingungen bei den Brustflossen am höchsten. Beim toten Tier liegt sie in Supinationsrichtung bei etwa 100° und in Pronationsrichtung bei etwa 200° (THOMSON 1966 b). Dies entspricht einer Gesamtrationsfähigkeit von geradezu unglaublichen 300°! Von FRICKE & HISSMANN (1992) wurden am lebenden Tier allerdings „nur“ Verdrillungen von maximal 180° beobachtet. Sicher ist, daß die Brustflossen gegenüber den anderen Flossenpaaren die höchsten mechanischen Freiheits-

grade aufweisen und sich daher zum Manövrieren auf engem Raum am besten eignen. Auch wenn die Beweglichkeit der Anale und der 2. Dorsalen aufgrund ihrer internen Struktur stärker eingengt ist als bei den Brustflossen, so beträgt deren Rotationsfähigkeit um die Längsachse immer noch etwa 180° (MILLOT & ANTHONY 1958 a,b, THOMSON 1966 b, FRICKE & HISSMANN 1992). Etwas geringer ist die Verdrillbarkeit bei den noch stärker mechanisch restringierten Bauchflossen. Trotzdem ist die Rotationsfähigkeit in der Längsachse bei allen Flossen hoch genug, um das Flossenblatt so zu verstellen, daß es zum Rückwärtsschwimmen durch Unterwasserflug genutzt werden kann (FRICKE & HISSMANN 1992).

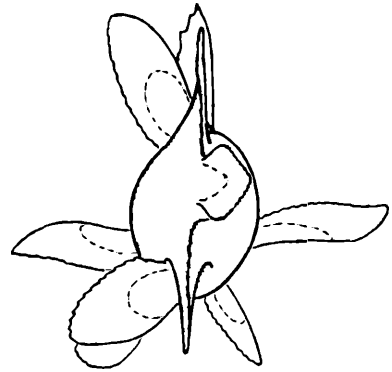


Abb. 4. 23 Schwimmende *Latimeria chalumnae* (von caudal, nach FRICKE & HISSMANN 1992). Erläuterungen siehe Text.

Die Grundlage für die hohe Manövrierfähigkeit von *Latimeria* bildet, neben der extremen Beweglichkeit der Flossen, der aufgrund der geringen durchschnittlichen Körperdichte nahezu neutrale Auftrieb. Nach MILLOT (1954) und NEVENZEL et al. (1966) besteht ein hoher Anteil der Körpergewebe aus Fetten, überwiegend Wachsestern, die je nach Gewebe zwischen etwa 20% und 99% des jeweiligen Naßgewichtes ausmachen können. Der höchste Anteil findet sich in Form des meist als „Schwimmlase“ bezeichneten Fettkörpers. Durch die hohen Fettgehalte sinken tote Tiere nicht ab, sondern schweben scheinbar schwerelos im Wasser (LOCKET & GRIFFITH 1972). Aus den genannten Gründen gehen die meisten Autoren bei *Latimeria* von einem nahezu neutralen Auftrieb aus (WAHLERT 1968, THOMSON 1969, 1973 c, 1980, 1993, GRIFFITH & THOMSON 1973, MCCOSKER 1979, LOCKET 1980, FRICKE & SCHAUER 1987, FOREY 1990, BELLES-ISLES 1992). Der neutrale Auftrieb ermöglicht *Latimeria* eine vergleichsweise kurze, gedrungene Körperform und eine craniale Lage der Bauchflossen, etwa auf der Höhe der Körpermitte. Dies sind Faktoren, die ebenfalls zu einer hohen Manövrierfähigkeit auf engem Raum beitragen. Nach ALEXANDER (1977) geht ein hoher Fettgehalt der Körpergewebe mit einer Körpervolumenvergrößerung gegenüber fettarmen Fischen von etwa 32% einher, was sich während der Lo-

komotion in einem erhöhten Reibungswiderstand von etwa 20% niederschlägt (siehe auch BELLES-ISLES 1992). Der massige Körper von *Latimeria* steht daher möglicherweise auch im Zusammenhang mit dem hohen Fettgehalt der Gewebe. Da der dadurch hohe Reibungswiderstand mit dem Medium vor allem bei hohen Geschwindigkeiten ins Gewicht fällt, kommt mit dem hohen Fettgehalt noch ein weiterer Faktor hinzu, der bei *Latimeria* die Möglichkeit einer schnellen ökonomischen Fortbewegungsweise einschränkt.

Der neutrale Auftrieb ermöglicht neben der hohen Wendigkeit auf engem Raum auch ungewöhnlich wirkende Verhaltensmuster, wie das von FRICKE und seinen Mitarbeitern beobachtete und gefilmte Kopfstehen und das Driften (FRICKE & SCHAUER 1987, FRICKE 1988 a, b, FRICKE et al. 1987, FRICKE & HISSMANN 1992, FRICKE 1993). Das langsame Driften bei etwa 2-6 m min⁻¹ (FRICKE & HISSMANN 1992) scheint eine bedeutende Rolle im Lebenszyklus von *Latimeria* zu spielen. Es handelt sich dabei um eine Lokomotionsform, bei der die sechs Flossen, das Prinzip des Unterwasserflugs nutzend, nur sehr langsam in der oben beschriebenen, wohl koordinierten Weise bewegt werden. Durch den geringen Bewegungsaufwand und die hohe Ökonomie des Unterwasserflugs bei niedrigen Geschwindigkeiten ist diese Fortbewegungsform extrem energiesparend. Die Tiere scheinen sich den größten Teil ihrer ausschließlich nächtlichen Aktivitätsphase in dieser Weise fortzubewegen und nur beim Zusammentreffen mit Beutetieren kurze axial angetriebene Sprints einzulegen. In diesem Zusammenhang bezeichnet FRICKE *Latimeria* als Driftjäger (FRICKE & SCHAUER, FRICKE et al. 1987, FRICKE et al. 1991 b). Die Beutetiere werden vermutlich durch Erweiterung der Mundhöhle eingesaugt (THOMSON 1980) und dann mit den spitzen Zähnen gepackt. Insgesamt scheint das Lokomotionsverhalten von *Latimeria* auf einen geringen Energieumsatz ausgelegt zu sein. Dies entspricht auch der Bionomie des Tieres. Neben den schon erwähnten physiologischen Limitierungen, ist der Energieumsatz auch durch den speziellen Lebensrhythmus beschränkt. So verbringt *Latimeria* den Tag im Gegensatz zu den nächtlichen Aktivitätsphasen ruhend in Höhlen, wo der Stoffwechsel bei geringen Wassertemperaturen vermutlich auf ein Minimum abgesenkt ist (FRICKE & HISSMANN 1990, FRICKE et al. 1991 a, b). Der niedrige Energieumsatz äußert sich auch in einer, wie es scheint, geringen Fortpflanzungsrate und einer vergleichsweise langen Lebenszeit. Möglicherweise ist der geringe Energiebedarf die Voraussetzung, in einem Lebensraum existieren zu können, der nur eine geringe Nahrungsdichte aufweist.

Zusammenfassend kann zur Lokomotion von *Latimeria* gesagt werden, daß sich die Konstruktion offenbar am besten für langsame Geschwindigkeiten bis etwa 10 m min⁻¹ und für axiale Schnellstarts eignet. Um im mittleren Geschwindigkeitsbereich ökonomisch arbeiten zu können, sind im Fall der paraxialen Fortbewegung wahr-

scheinlich die mechanischen Freiheitsgrade der Flossen zu groß und im Fall der axialen Lokomotion die Körperproportionen zu ungünstig. Für eine schnelle Dauerlokomotion fehlt wie oben dargelegt sowohl die physiologische als auch die strukturelle Grundlage. Es handelt sich bei *Latimeria* offenbar um einen extremen Langsamschwimmer, dem seine hohe Flossenbeweglichkeit im Zusammenwirken mit seinem neutralen Auftrieb zu einer außerordentlichen Manövrierfähigkeit verhilft. So erinnert das Lokomotionsverhalten von *Latimeria* trotz der Nutzung des Prinzips des Unterwasserfluges eher an das langsame Dahingleiten eines Luftschiffes als an den Flug eines Vogels oder an die Schwimmbewegungen eines Fisches.

Seit ihrer Entdeckung im Dezember 1938 wurde *Latimeria* immer wieder in Verbindung mit der Evolution der Tetrapoden gesehen. Bis zu den Lebendbeobachtungen von FRICKE und seinen Mitarbeitern im natürlichen Habitat gingen viele Wissenschaftler, wahrscheinlich sogar die Mehrheit, davon aus, daß sich *Latimeria* mit Hilfe ihrer paarigen Flossen auf dem Meeresgrund laufend bzw. kriechend fortbewegen könne oder zumindest eine bodenbezogene Lebensweise zeige (SCHAEFFER 1948, SMITH 1956, MILLOT & ANTHONY 1958 a, b, WAHLERT & WAHLERT 1962, THOMSON 1969, 1973 c, GRIFFITH & THOMSON 1973, McCOSKER 1979, ATTENBOROUGH 1979, DIAMOND 1985). Dies äußert sich auch in dem von SMITH (1956) gewählten Buchtitel „Old Fourlegs“ und in den Titelbildern bestimmter Ausgaben des gleichnamigen Werkes (SMITH 1956, 1958, abgebildet in BRUTON et al. 1991 bzw. FRICKE & HISSMANN 1992), die *Latimeria* mit senkrecht zum Boden weisenden Extremitäten zeigen. Ähnliche Darstellungen finden sich auch in „Grzimek's Tierleben“ (GRZIMEK 1980, S. 271) und bei WAHLERT & WAHLERT (1962, Abb. 7), bei denen sich *Latimeria* sogar mit den Flossen auf dem Boden abstützt. Dagegen konnte FRICKE anhand seiner umfangreichen Beobachtungen nachweisen, daß *Latimeria* weder bodenbezogen lebt noch sich in irgendeiner Weise mit den Flossen an festem Substrat abstützt (FRICKE & SCHAUER 1987, FRICKE et al. 1987, 1991 a, FRICKE 1988 a, b). *Latimeria* scheint sogar Kontakte mit dem Boden aktiv zu vermeiden (FRICKE & HISSMANN 1992).

Es ist erstaunlich und für mich unverständlich, daß erst mit diesen Beobachtungen eine Bodenfortbewegung für *Latimeria* ausgeschlossen wurde, denn anatomisch spricht geradezu alles gegen eine Nutzung der Extremitäten zur Fortbewegung auf festem Substrat. Durch den neutralen Auftrieb besteht, wie schon oben bei *Neoceratodus* diskutiert, gar nicht die Möglichkeit ohne Verankerungsstrukturen horizontale Bodenreaktionskräfte zu erzeugen (siehe dazu auch HERKNER 1989 u. Kapitel 5.4.1). Entsprechende Verankerungsstrukturen fehlen aber an den Extremitäten von *Latimeria*. Erschwerend kommt hinzu, daß sich die Brustflossen in einer zu weit dorsalen Position befinden, um wirksam mit dem Boden

Kontakt aufnehmen zu können. Außerdem würde sich die große Analflosse störend auf einen Substratkontakt auswirken (UYENEMO 1991). Schließlich erschwert die gesamte Körperform den Substratkontakt. Daß *Latimeria* trotz dieser offensichtlich erkennbaren Ungeeignetheit für die Lokomotion auf festem Substrat die Möglichkeit einer Bodenfortbewegung zugeschrieben wurde, läßt sich wahrscheinlich nur psychologisch erklären. Da *Latimeria* als Coelacanthide den Crossopterygiern zugeordnet wird und sich in dieser Gruppe die von den meisten Wissenschaftlern als Vorläufer der Landwirbeltiere angesehenen Rhipidistier befinden, wurde *Latimeria* als einzige lebende Repräsentantin der Crossopterygier quasi stellvertretend für die eigentlich als Tetrapodenvorläufer favorisierte fossile Gruppe in einen Zusammenhang mit dem Ursprung der Tetrapoden gebracht. Dabei wurden offenbar oft die großen morphologischen und wahrscheinlich auch physiologischen Unterschiede zwischen Coelacanthiformen und Rhipidistiern vergessen. Die Freude darüber, endlich einen lebenden Crossopterygier vor sich zu haben, war offenbar so groß, daß dieses Faktum immer wieder ignoriert wurde. Dazu schreibt THOMSON (1993, S. 162): „Tatsächlich sahen die Zoologen in den paarigen Flossen primär den Ursprung der Tetrapodengliedmaßen, statt sie erst einmal als Flossen zu betrachten. Man verwandte zu viele Gedanken darauf, in *Latimeria* den Prototetrapoden, den Vorläufer der vierfüßigen Wirbeltiere, zu suchen, statt einfach einen anderen Typ Fisch.“

Trotz der Erkenntnis, daß sich *Latimeria* nicht als Modell für einen Prototetrapoden eignet und keinesfalls ein „missing link“ darstellt (WESTOLL 1961, FOREY 1980, 1988, 1990, FRICKE & HISSMANN 1992), werden deren Flossenbewegungen nach wie vor häufig als tetrapodenhaft interpretiert (FRICKE & SCHAUER 1987, FRICKE 1988 a, b, FRICKE et al. 1987, 1991 a, FOREY 1988, 1990, POUGH et al. 1989). So schreibt beispielsweise LONG (1995, S.180): „The coelacanth live at depths of between 100 and 300 metres and can operate their lobed pectoral and pelvic fins in independent movements, in exactly the same manner as a four-legged land animal.“ Durch solche Aussagen wird implizit wieder der Zusammenhang mit dem Ursprung der Tetrapoden hergestellt. Angesichts der oben dargelegten Lokomotionsanalyse von *Latimeria* und der Kenntnis der ungeheuren Vielfalt von Tetrapodengangarten würde eine Gleichsetzung mit der Fortbewegung von Tetrapoden eine viel zu weit gehende Vereinfachung darstellen. Die Tatsache, daß *Latimeria* die paarigen Flossen alternierend bewegt, wie es zweifellos auch von einigen Tetrapoden praktiziert wird, rechtfertigt noch lange keine Gleichsetzung der Lokomotionsweisen, zumal alternierende Flossenbewegungen auch bei *Lepisosteus* und bei zahlreichen Teleosteen auftreten. *Antennarius* und *Gastromyzon* nutzen die alternierenden Flossenbewegungen sogar zur Lokomotion auf festem Substrat (WICKLER 1972). Es zeigt sich also, daß alternierende Extremitätenbewegungen keinesfalls tetrapodenspezi-

fisch sind und daher nicht als Argument für eine Tetrapodenvorfahrenschaft von *Latimeria* verwendet werden können. Dazu äußert sich auch THOMSON (1993, S. 163): „Daher ist die Tatsache, daß die rezenten Quastenflosser ihre „Arme und Beine“ anscheinend alternierend in derselben Art wie Vierbeiner „schwimmen“, wahrscheinlich kein Zeichen für eine direkte Verwandtschaft zwischen beiden, sondern erinnert lediglich daran, daß beide Gruppen Wirbeltiere sind.“ Auch wenn *Latimeria* mit der dargelegten Einschätzung aus dem direkten Zusammenhang der Tetrapodenevolution genommen wird, so besteht doch kein Zweifel über die große naturwissenschaftliche Bedeutung dieses sogenannten „lebenden Fossils“

4.4 Entstehung der Sarcopterygier-Konstruktionen

Nachdem in Kapitel 3.4 die Vorbedingungen für die Evolution der Sarcopterygier-Konstruktionen modellhaft dargestellt wurden, soll nun der Entstehungsweg der einzelnen in Kapitel 4.2 analysierten Konstruktions- und Formtypen rekonstruiert werden. Dazu muß zunächst auf der Basis des Gnathostomen-Evolutionsmodells (Kapitel 3.3) eine hypothetische Ausgangskonstruktion formuliert werden, von der aus der Versuch unternommen wird, die verschiedenen Sarcopterygierformen evolutionär abzuleiten. Nach erfolgreicher Ableitung steht somit, zusammen mit den Ergebnissen der vorangegangenen Kapitel, ein lückenloses Ablaufmodell zur Verfügung, das, bei der Entstehung der Chordaten-Konstruktionen beginnend, über die Entwicklung der Gnathostomen-Konstruktionen zu der erstellten Ausgangskonstruktion führt und schließlich bei den einzelnen Sarcopterygierformen endet. Auf der Basis dieses Modells ergibt sich dann die Möglichkeit, die Vorläuferkonstruktion für die Entwicklung der Tetrapoden zu bestimmen. Da dies die eigentliche Zielsetzung darstellt, ist die Rekonstruktion der evolutionären Entstehung der einzelnen Sarcopterygierformen jeweils nur soweit ausgearbeitet, wie sie zum Verständnis des Ursprungs der Tetrapoden beiträgt. Es kann also nicht das Ziel sein, die Sarcopterygier in ihrer gesamten Diversität zu erklären, sondern es sollen hier nur die Hauptwege innerhalb der evolutionären Dynamik der Sarcopterygier-Konstruktionen dargestellt werden. Es bleiben daher oft Fragen offen.

Bevor der transformative Weg von der hypothetischen Ausgangskonstruktion zu den jeweiligen Sarcopterygierformen nachgezeichnet wird, steht zunächst die Rekonstruktion der Bionomie der einzelnen Konstruktions- bzw. Formtypen, insbesondere der Zusammenhang zwischen Beutefang und Fortbewegung, im Vordergrund. Dazu können die im vorangegangenen Kapitel gewonnenen Kenntnisse über die Lokomotionsweisen der rezenten Sarcopterygier genutzt werden. Danach folgt dann die Darstellung des vermuteten evolutionären

Ablauf. Es ist noch zu betonen, daß die dargestellten evolutionären Wege nicht mit phylogenetischen Aussagen zu verknüpfen sind. Es geht hierbei nur um die Darstellung der konstruktiven Bedingungen in ihrer evolutionären Abfolge. Ob diese in der Historie nur einmal oder häufiger vorlagen, ist auf der Basis der verwendeten Methode nicht rekonstruierbar. Es können also weder Aussagen zu einer genealogischen Verwandtschaft noch über eine etwaige Mono- oder Polyphylye gemacht werden. Wenn also im Ablaufmodell Verzweigungen auftreten, sind diese ausschließlich als konstruktive Optionen zu verstehen, die sich allein auf die jeweils ausgewählten Kriterien beziehen und nicht auf den historischen Prozeß. Um dies zu verdeutlichen, wird in den grafischen Darstellungen auf Verzweigungen bewußt verzichtet. Wenn im evolutionären Ablauf zweier Linien gleiche Konstruktionsstadien vorliegen, so ist eine gemeinsame Abstammung zwar möglich, aber nicht zwingend erforderlich.

4.4.1 Hypothetische Ausgangskonstruktion

Die Körpergestalt der Ausgangskonstruktion ist fusiform gestreckt (Abb. 4.24). Der Körperquerschnitt weist im cranialen Bereich eine etwa runde bis leicht querovale Form auf und geht in caudaler Richtung, sich lateral abflachend, in eine hochovale Form über. Die Körperlänge liegt in der Größenordnung von 25 -75 cm. Wie in Kapitel 3.3 für die Gnathostomen-Konstruktionen dargestellt, läßt sich der Körper in Kopf, Rumpf und Schwanz unterteilen. Die unpaaren Flossen gliedern sich in zwei Dorsalia und eine leicht epizerke Caudalis. Die 1. Dorsale befindet sich etwa auf der Höhe der Rumpfmittle, während die 2. Dorsale ungefähr zwischen den Bauchflossen und der Analsis ansetzt. Die breiten, paarigen Flossen liegen auf maximaler Distanz zueinander, jeweils am cranialen bzw. caudalen Rumpfende. Die Brustflossen befinden sich in ventrolateraler Position und sind etwas größer als die mehr ventral liegenden Bauchflossen. Der gesamte Körper entspricht einer gekammerten Hülle-Füllungs-Konstruktion, deren Aufbau im wesentlichen mit dem der Gnathostomen-Konstruktionen übereinstimmt (Kapitel 3.3). Auch hier wird das Postcranium von drei paarigen und einer unpaaren Hauptkammern gebildet, bei der die paarigen Kammern (epaxiale und hypaxiale Muskulatur) eine muskuläre Füllung aufweisen, während die unpaare Kammer (Bauchcoelomkammer) Coelomflüssigkeit enthält (Abb. 4.25). Ein in der Transversalebene verlaufendes Septum (Transversalseptum, horizontales Septum) trennt das dorsale Kammernpaar (epaxiale Muskulatur) von den restlichen Kammern (hypaxiale Muskulatur und Bauchcoelom). Seine Hülle wird neben diesem Septum von dem das Kammernpaar in der Sagittalebene teilenden dorsalen Medianseptum und dem anschließenden Teil der Körperhülle gebildet. Das dorsale Kammernpaar

zieht, am Occipitalbereich des Kopfes beginnend, nach caudal bis in die schlank auslaufende epizerke Schwanzspitze. Ventral schließt sich ein weiteres Kammernpaar an, das im Schwanzbereich in spiegelbildlich identischem Aufbau zum dorsalen Kammernpaar verläuft, wogegen es im Rumpfbereich der Bauchcoelomkammer von beiden Seiten lateral flach aufliegt. Dabei spaltet sich das die beiden Kammern im Schwanzbereich in der Sagittalebene trennende ventrale Medianseptum in der Höhe der Analöffnung lateral auf und geht in die Hülle der Bauchcoelomkammer über. Neben diesem Septum wird die Hülle des genannten Kammernpaares vom Transversalseptum, dem anschließenden Teil der Körperhülle und dem ventrolateralen Septenpaar gebildet, das die Grenze zu dem ventralen Kammernpaar (Bauchmuskulatur) darstellt. Letzteres liegt - ebenfalls flächig - der Bauchcoelomkammer von ventral auf. Nach caudal sich verschmälernd, endet es an der Analöffnung. Seine Hülle bildet der ventrale Teil der Bauchcoelomkammer, das die beiden Kammern in der Sagittalebene trennende ventrale Septum und der anschließende Teil der Körperhülle. Die beschriebenen paarigen Hauptkammern sind durch seriell angeordnete Quersepten (Myosepten) in weitere Kammern untergliedert. Die Fasern der sie füllenden Muskulatur verlaufen etwa parallel zur Körperlängsachse. Die Quersepten stehen von dorsal betrachtet schräg zu dieser Achse. Von lateral gesehen wechseln sie, zickzackartig über die Grenzen der Längssepten hinwegziehend, mehrmals ihre Richtung. Diese komplizierte Myoseptenanordnung ermöglicht Muskelkontraktionen, bei denen sich die einzelnen Fasern nicht gegenseitig behindern (siehe Kapitel 3.2).

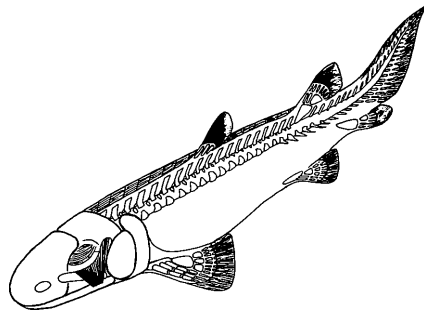


Abb. 4.24 Hypothetische Ausgangskonstruktion für die Evolution der Sarcophygies.

Durch die beschriebene Kammerung der Ausgangskonstruktion liegen dort, wo verspannende Septen aufeinandertreffen und ineinander übergehen, interseptale Lücken vor, die Platz für Nervenstränge, Blutgefäße und zahlreiche Versteifungselemente bieten. Etwa in der Mitte der Körperlängsachse, wo das Medianseptum, das Transversalseptum und im Rumpfbereich auch das Bauchcoelomseptum, zentripetal konvergierend, aufeinandertreffen, wird durch den hydraulischen Innendruck der Kammern ein großer Interseptalkanal aufgezogen.

der Platz für die Chorda dorsalis bietet. Sie verstrebt als hydraulischer Stab, wie in Kapitel 3 für die Chordaten-Konstruktion und die Gnathostomen-Konstruktion dargestellt, die Längsachse und sichert damit die Konstanz der Körperlänge. Sie beginnt im posterioren Teil des Schädelinnern und zieht, gerade verlaufend, bis in die Schwanzflosse, wo sie dann, nach dorsal abbiegend, an der Schwanzspitze endet. Da der runde Querschnitt der Chorda dorsalis den im Rumpfbereich fünfstrahligen und im Schwanzbereich vierstrahligen Querschnitt des Interseptalkanals nicht voll ausfüllt, bleiben fünf bzw. vier im Querschnitt trianguläre Interseptalkanäle offen. Den dorsalen Kanal, der von dem sich hier lateral aufspaltenden Medianseptum gebildet wird, füllt das Neuralrohr völlig aus. Als ebenfalls hydraulische Struktur verläuft es von der Schwanzspitze bis tief in den Kopfbereich, wo es sich in den noch darzustellenden Hohlkörper des Schädels ausdehnt.

An den Stellen, wo die seriellen Quersepten auf den dorsalen, vom Neuralrohr ausgefüllten Interseptalkanal treffen, befinden sich in den dort auftretenden interseptalen Lücken die Neuralbögen. Sie sitzen mit ihren beiden Schenkeln intersegmental der Chorda dorsalis auf und gehen nach dorsal konvergierend in jeweils einen Neuralfortsatz über. Die Neuralfortsätze verlaufen in den Interseptalkanälen, die von jeweils einem Querseptenpaar und dem Medianseptum gebildet werden. Im Schwanzbereich finden sich in spiegelbildlicher Weise auf der ventralen Seite der Chorda dorsalis dieselben Verhältnisse. Hier überbrücken die Schenkel der Bogenelemente aber nicht das Neuralrohr, sondern die an entsprechender Stelle befindlichen Schwanzgefäße. Der

ventrale Interseptalkanal des Schwanzabschnitts verzweigt sich am Übergang zum Rumpf an der Stelle, wo sich das ventrale Medianseptum lateral aufspaltet und in die Bauchcoelomhülle übergeht. Diese beiden ventrolateral entlang der Chorda dorsalis verlaufenden Kanäle reichen bis zum Kopf. Dort, wo die seriellen Quersepten der lateralen Hauptkammern auf diese Kanäle treffen, befinden sich in den interseptalen Lücken paarige Elemente, die der Chorda dorsalis ventrolateral aufsitzen. Zusammen bildet jeweils ein Paar dieser ventralen Elemente (Interzentra) eine nach oben offene, spangenartige Struktur, die, die Chorda dorsalis umgreifend, dorsal mit den Basen der Neuralbögen in Kontakt steht. Nach caudal nehmen diese Elemente, am Übergang des Bauchcoelomseptums in das ventrale Medianseptum, zunehmend die Form der sich im Schwanzbereich anschließenden Hämalbögen an. In den dorsolateral bis lateral der Chorda dorsalis verlaufenden Interseptalkanälen, die von den dort auftreffenden rechten und linken Hälften des Transversalseptums gebildet werden, befinden sich zwischen den Basen der Neuralbögen, in segmentaler Lage, kleine, paarige Elemente, die dorsal nicht miteinander in Kontakt stehen (Pleurozentra). Jenseits des Rumpfes werden diese Elemente immer kleiner und verlieren sich etwa in der mittleren Hälfte des Schwanzabschnitts. Insgesamt bilden die verschiedenen Wirbelelemente einen nahezu geschlossenen Kanal um die Chorda dorsalis und das Neuralrohr. Cranial setzen die Wirbelkörper an der komplexen Einheit der internen interseptalen Versteifungsstruktur des Schädelhohlkörpers (Neurocranium) an, in die das Neuralrohr und die Chorda dorsalis eindringen.

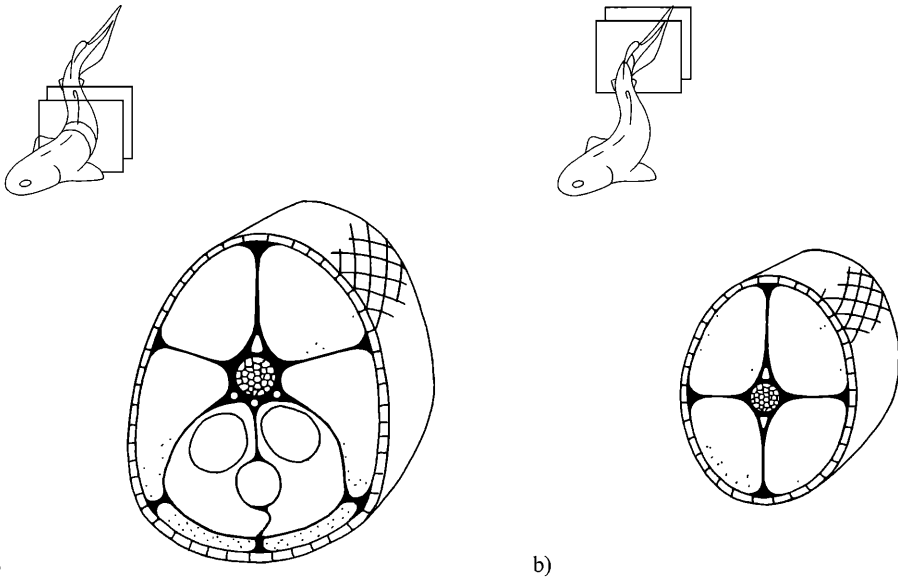


Abb. 4.25 Kammerung und septale Verspannung der Ausgangskonstruktion der Sarcopterygierevolution: Rumpfquerschnitt (a) und Schwanzquerschnitt (b). Erläuterungen siehe Text.

Die Bauchcoelomkammer ist intern nicht verspannt. Ihre Form ergibt sich im Zusammenspiel mit den sie umgebenden Kammern des Rumpfes. In ihrem Innern befindet sich trotzdem ein die Bauchcoelomkammer in eine rechte und linke Hälfte untergliederndes Septum (medianes Bauchcoelomseptum), das jedoch keine äußeren Zugkräfte aufnimmt. In diesem befindet sich interseptal der Nahrungskanal. An dessen Vorderende entspringt ein Luftkanal, der, sich dichotom verzweigend, in paarige Luftsäcke mündet, die rechts und links des medianen Bauchcoelomseptums liegen (siehe Kapitel 3.4). In der Bauchcoelomkammer befinden sich weitere Organe, wie die Leber und der Urogenitalapparat. Der Ausgang des Nahrungskanals (Analöffnung) befindet sich ventral am caudalen Ende der Bauchcoelomkammer in dem zugkraftfreien Dreieck, das von dem sich dort aufspaltenden ventralen Medianseptum und dem caudalen Ende der ventralen Hauptkammern (Bauchmuskulatur) gebildet wird. Cranial mündet der Nahrungskanal, aus dem Interseptalraum des medianen Bauchcoelomseptums austretend, in den Mundraum. Dieser ist durch primär intersegmental angeordnete, interseptale Spangen ausgesteift, die, wie im Kapitel 3.3 für die Gnathostomen-Konstruktion gezeigt, den endoskelettalen Kiefer-Kiemen-Apparat bilden. Die Kiefer- und Kiemenmuskulatur ist analog zu den Verhältnissen bei der Gnathostomen-Konstruktion ausgebildet. Die zum Teil mineralisierte Hülle des Mundraums geht an den Kieferrändern und im Kiemenbereich in die mineralisierte Körperhülle des Kopfes über.

In die Körperhülle sind flächendeckend knöcherne Schalenelemente integriert. Im Rumpf und Schwanzbereich sind diese als mechanisch miteinander verkettete, doch gegeneinander bewegliche cosminhaltige Rhombidschuppen ausgebildet, die mit dem als Scherengitter angeordneten Faserverlauf der Körperhülle korrespondieren. Die überwiegend größeren Schalenelemente des Vorderkörpers stehen an vielen Stellen miteinander in festem Kontakt, so daß sie einen rigiden Hohlkörper bilden, der nur an bestimmten Stellen Bewegungen einzelner Untereinheiten gegeneinander zuläßt. Durch die Ausbildung des Vorderkörpers als Hohlkörper, konnte in diesem Bereich die segmentale Gliederung aufgegeben werden (siehe Kapitel 3.3). So konnten sich die interseptalen Versteifungsstrukturen unabhängig von den Verspannungsstrukturen des restlichen Körpers zu einem zusammenhängenden, skelettalen Komplex (Neurocranium) entwickeln, der unnötig gewordene Muskulatur verdrängte. Seine Ausdehnung innerhalb der Schädelkapsel wurde jedoch durch die sich im gleichen Raum ausbreitenden Organe, wie Gehirn und Augen, beschränkt. An den Stellen, wo Sinnesorgane im Kontakt mit der Körperhülle stehen, blieben innerhalb der den Vorderkörper versteifenden Schalenelemente Lücken offen, wie das Pinealforamen, die äußeren Nasenöffnungen und die Augenhöhlen. Der interne Versteifungskomplex des Kopfes und die externen Schalenelemente des Vorderkörpers bilden bei der Ausgangskonstruktion

eine zusammenhängende, an einigen Stellen bewegliche Einheit.

Als Untereinheiten des dermalen Vorderkörperkomplexes lassen sich im wesentlichen folgende Bereiche festlegen: das Schädeldach, das durch eine transversal verlaufende Knickstelle in einen anterioren und einen posterioren Abschnitt gegliedert ist, die paarigen internen und externen Wangen, das Munddach, die Dermal-elemente des Unterkiefers, die Opercularplatten und der dermale Schultergürtel. Die Freiheitsgrade zwischen diesen Untereinheiten stehen in direktem Zusammenhang mit dem Öffnungs- und Ausweitungsmechanismus des Kiefer-Kiemen-Apparates bzw. mit dessen Verschlussmechanismus. Den caudalen Abschluß zum Rumpf bildet der dermale Schultergürtel. Den Hauptbestandteil des Schultergürtels machen die breiten, paarigen lateralen und ventrolateralen Elemente (Cleithra bzw. Claviculae) aus, die zusammen mit dem die beiden Schultergürtelhälften verbindenden, schmalen ventralen Element (Interclavicula) eine rigide, nach oben offene, U-förmige Einheit bilden. Diese steht in fester bindegewebiger Verbindung mit den lateralen und ventralen Kammern des Rumpfes. An den dorsalen Enden der U-förmigen Einheit setzen zahlreiche, bis zu einem gewissen Grad gegeneinander verschiebbliche, kleine Elemente an, die den Schultergürtel zu einem Ring schließen. Diese stehen in Kontakt mit dem caudalen Ende des posterioren Abschnitts des Schädeldaches, so daß der Ober-

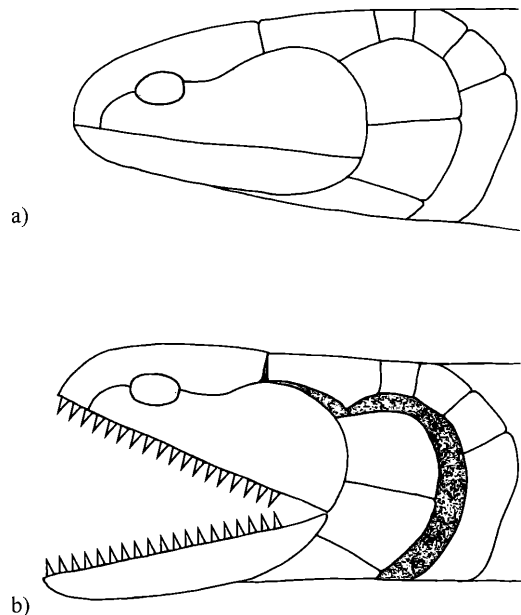


Abb. 4.26 Schädel-Schultergürtel-Kinetik der Ausgangskonstruktion der Sarcopterygier bei geschlossenem (a) und geöffnetem (b) Maul. Erläuterungen siehe Text.

schädel bei der Öffnung des Mauls an dieser Stelle gegenüber dem Schultergürtel geringfügig nach dorsal abgelenkt werden kann (Abb. 4.26). Weiter läßt sich der anteriore Abschnitt des Schädeldaches gegen den posterioren entlang der zwischen diesen befindlichen Knickstelle leicht nach dorsal abwinkeln. Da die Wangen mit dem anterioren Abschnitt in Verbindung stehen, werden diese zusammen mit den daran anschließenden Opercularplatten mitbewegt. Gleichzeitig wird der Wangen-Opercular-Komplex bei der Öffnung des Mauls durch die Ausweitung des Kiefer-Kiemen-Apparates nach lateral geführt, wobei die Opercularplatten gegenüber den Wangen und die Wangen gegenüber dem Schädeldach leicht abgelenkt werden. Durch die Lateralbewegung der Wangen verschieben sich gleichzeitig deren interne Anteile gegenüber dem Munddach. Der mit den caudalen Enden der Wangen gelenkig verbundene, U-förmige Unterkiefer läßt sich an dieser Stelle nach ventral abwinkeln, wobei die beiden Kieferhälften durch die Lateralbewegung der Wangen an ihrer Basis auseinandergezogen werden.

Die dargestellte Schädel-Schultergürtel-Kinetik läßt sich leicht von dem für die Gnathostomen-Konstruktion in Kapitel 3.2 beschriebenen primären Mundöffnungs- und Erweiterungsmechanismus ableiten, bei dem durch Kontraktion epaxialer und hypaxialer Muskulatur die Mundspalte aufgezogen wird. Verschmelzungen von Dermalelementen können nur dort auftreten, wo sie den beschriebenen Mundöffnungsmechanismus nicht behindern. Das gleiche gilt für die interseptale Aussteifung des Schädellinern. Da beim Öffnen des Mauls die beiden Schädeldachabschnitte gegeneinander abgelenkt werden, muß auch der versteifte interne Schädelkomplex (Neurocranium) in mindestens zwei gegeneinander bewegliche Teile gegliedert sein. Genau dies soll für die hier skizzierte Ausgangskonstruktion angenommen werden. Durch die beteiligten Hartteile ist der Mundöffnungs- und Erweiterungsmechanismus stark enggeführt, so daß gegenüber dem ursprünglichen, bei der frühen Gnathostomen-Konstruktion verwirklichten Mechanismus, weniger Muskulatur benötigt wird, die aber durch die Hebelmechanismen wirksamer arbeiten kann. Die Bezahnung besteht aus spitzen, kegelförmigen Zähnen, die auf den Kieferrändern und im Munddach stehen. Die Kiefermuskulatur setzt gelenknah an, so daß hohe Kieferverschußgeschwindigkeiten erreicht werden können. Dazu kommt, daß durch die kinematische Kette der am Mundverschuß beteiligten Elemente eine Addition der Winkelgeschwindigkeiten um die einzelnen Drehpunkte erfolgt, die in einer hohen Geschwindigkeit der bezahnten Kettenendglieder resultiert (Geschwindigkeitsadditionseffekt, HILDEBRAND 1988). Der Kiefer-Kiemen-Apparat der Ausgangskonstruktion eignet sich daher zum schnellen Packen und Festhalten von Beute. Dabei besteht das Problem, daß sich beim Zuschwimmen auf die Beute Wasser vor dem geöffneten Maul staut und das Opfer dadurch nicht in den Mundraum gelangen kann, sondern statt dessen vor dem Maul hergetrieben wird.

Dieser Effekt würde sich beim schnellen Schließen des Mauls noch weiter verstärken. Bei der Ausgangskonstruktion wird dieses Problem durch die geschilderte Kiefer-Kiemen-Mechanik umgangen, indem die Öffnung des Mauls mit dem Öffnen der Kiemen gekoppelt ist. Dadurch kann das Wasser beim Zustoßen auf die Beute und beim Schließen des Mauls durch die Kiemenöffnungen abgeleitet werden, so daß kein Stau vor dem geöffneten Maul entsteht.

Die Flossen der Ausgangskonstruktion sind als hydraulische Untereinheiten in die Verspannungsstrukturen der gekammerten Gesamtkonstruktion integriert. Wie bei der Entstehung der Gnathostomen-Konstruktion gezeigt, entstehen die jeweils paarigen Kammern der einzelnen Flossen als von den Hauptkammern abgegliederte Untereinheiten. Die Schwanzflosse setzt sich aus zwei dieser sich gegenüberliegenden, paarigen Untereinheiten zusammen, einer epichordalen und einer hypochordalen. Dagegen bestehen die restlichen Flossen aus nur einer paarigen Untereinheit. Nach dem hier vertretenen Flossenevolutionsmodell (Kapitel 3.3) entsprechen die Dorsalia und der epichordale Teil der Caudalis abgegliederten Untereinheiten der dorsalen Hauptkammern, während die Analis und der hypochordale Teil der Schwanzflosse Abgliederungen der ventralen Hauptkammern des Schwanzabschnittes darstellen. Die Hülle aller unpaaren Flossen besteht aus dem sie jeweils von den Hauptkammern trennenden Längsseptenpaar, den anschließenden Teilen der Körperhülle und dem sie in der Sagittalebene in zwei Hälften teilenden medianen Flossenseptum. Alle Flossenkammern sind nach dem Flossenevolutionsmodell ursprünglich durch Quersepten (Myosepten) in weitere Untereinheiten gegliedert. Wo die Querseptenpaare aufeinandertreffen, liegen interseptale Lücken vor, in denen sich stabartige Flossenstützen befinden. Bei der Ausgangskonstruktion der Sarcopterygier liegen im Fall der Caudalis diese ursprünglichen Verhältnisse vor. Die Myomerie der Flossenkammern entspricht hier der Myomerie der Hauptkammern. Bei allen anderen Flossen trifft dies nicht zu. Die Muscularisierung ist hier weitgehend mechanisch unabhängig von der Myomerie der Hauptkammern. Die epichordale Untereinheit der Schwanzflosse ist deutlich kleiner als die hypochordale. Sie enthält nur sehr kurze, ungegliederte Flossenstützen, die jeweils an einem Neuralfortsatz ansetzen bzw. der Chorda dorsalis im caudalen Abschnitt direkt aufsitzen. Der hypochordale Teil enthält längere, zum Teil gegliederte Flossenstützen, die an den Hämalfortsätzen und im caudalen Bereich direkt an der Chorda dorsalis ansetzen. Die Flossenstützen beider Untereinheiten tragen an ihren distalen Enden dicht nebeneinanderstehende Flossenstrahlen. Diese sind an ihren proximalen Enden in dem kurzen Überlappungsbereich mit den Flossenstützen ungegliedert, während der bei weitem größere Rest aus zahlreichen aneinandergereihten kleinen Elementen besteht. Die Flossenbeschuppung reicht bis auf den ungegliederten Bereich, so daß nur der gegliederte Teil der Flossenstrahlen äußerlich

sichtbar ist. Der epichordale Flossenstrahlensaum ist sehr niedrig, während der hypochordale eine große, trianguläre Fläche bildet. Seine Flossenstrahlen verzweigen sich im Gegensatz zu denen des ersteren leicht in distaler Richtung.

Von allen Flossen der Ausgangskonstruktion ist die 1. Dorsale die kleinste. Sie enthält nur ein bis drei kurze, stabförmige Flossenstützen, die auf einem gemeinsamen basalen Element sitzen. Dieses schließt an das distale Ende eines Neuralfortsatzes an. Dadurch besteht eine mechanische Kontinuität zwischen den interseptalen Versteifungselementen der 1. Dorsalen mit den Versteifungselementen der Hauptkammern. Die Flossenstützen tragen an ihren distalen Enden verzweigte Flossenstrahlen, die in ihrem Aufbau denen der Schwanzflosse entsprechen. Zusammen bilden sie, dicht beieinanderstehend, eine trianguläre Fläche. Der Bewegungsspielraum innerhalb des Flossenendoskeletts ist gering. Die etwa in caudodorsaler Richtung verlaufenden Fasern der muskulären Füllung können das Flossenblatt nur geringfügig nach lateral entlang der Kontaktstelle zwischen den Basen der Flossenstützen und ihren distalen Elementen auslenken.

Die 2. Dorsale ist deutlich größer als die erste. Ihre Flossenbasis ist von caudal her verengt. Das Flossenendoskelett besteht anterior aus einigen wenigen stabförmigen, gegliederten Flossenstützen, während sich die Skelettelemente im caudalen Bereich, von einem basalen Element ausgehend, in distaler Richtung verzweigen. Auf diese Weise ist die Flossenhinterkante beweglicher als die Vorderkante. Das basale Element des posterioreren Flossenabschnitts und die proximalen Elemente der stabförmigen Flossenstützen des anterioren Bereichs stehen in Kontakt mit den distalen Enden der Neuralfortsätze. Dadurch besteht auch hier eine mechanische Kontinuität zwischen den interseptalen Versteifungselementen der Flosse und denen der Hauptkammern. Die Fasern der muskulären Füllung verlaufen bei der 2. Dorsalen beiderseits des Flossenskeletts in caudodorsaler Richtung, so daß bei deren Kontraktion die Flossenhinterkante abgelenkt werden kann. Den distalen Enden des Flossenendoskeletts sitzen wie im Fall der 1. Dorsalen dicht beieinanderstehende, verzweigte Flossenstrahlen auf, die gemeinsam eine trianguläre Fläche bilden. Die Anale zeigt prinzipiell denselben Aufbau wie die 2. Dorsale, jedoch in spiegeltbildlicher Weise.

Die Brust- und Bauchflossen stellen Abgliederungen der ventralen und lateralen Hauptkammern des Rumpfes dar. Ihre paarigen Kammern sind durch das rechte bzw. linke ventrolaterale Septum voneinander getrennt. Die dorsale Hälfte der Brust- und Bauchflossen entspricht einer Abgliederung der lateralen Hauptkammer, während die ventrale Hälfte eine Abgliederung der ventralen Hauptkammer darstellt. Die Basen beider Flossen sind wie die der 2. Dorsalen und der Analen von caudal her verengt. Auch hier besteht der anteriore Teil

des Flossenendoskeletts aus einigen wenigen stabartigen, gegliederten Flossenstützen, während sich der posteriore Teil nach distal verzweigt (Abb. 4.28 Aa-Ga). Anders als bei den unpaaren Flossen sitzt jedoch das Flossenendoskelett mit seinen proximalen Bestandteilen auf einer gemeinsamen Basalstruktur (endoskelettales Schultergürtелеlement bzw. Beckenelement), die sich in der interseptalen Lücke zwischen der Flosse und den Hauptkammern des Rumpfes befindet (siehe Kapitel 3.3.4). Bei der Brustflosse setzt der anteriore Teil dieser Basalstruktur, dem Verlauf des ventrolateralen Septums folgend, an der Innenfläche des dermalen Schultergürtels an. An den distalen Enden des Flossenskeletts der paarigen Flossen setzen wie bei den unpaaren Flossen verzweigte Flossenstrahlen an, die gemeinsam eine trianguläre Fläche bilden. Die Fasern der muskulären Füllung verlaufen in caudolateraler Richtung, so daß bei deren Kontraktion die Flossenhinterkante auf- und abgelenkt werden kann.

Die beschriebene Ausgangskonstruktion läßt sich, wie gezeigt wurde, problemlos aus den konstruktiven Verhältnissen der frühen Gnathostomen-Konstruktion ableiten. Die dabei auftretenden Entwicklungen im Kopfbereich stehen im Zusammenhang mit der Ökonomisierung des Beutefangapparates, während die entstandenen Flossenstrukturen eine Verbesserung der Manövrierfähigkeit darstellen. Letzteres ergibt sich aus der Verengung der Flossenbasen und die Erhöhung der Beweglichkeit der Flossenhinterkanten. Die Brustflossen können neben dieser Nutzungsoption auch als Tragflächen zur Verhinderung des Absinkens während der Lokomotion genutzt werden. Dies ist notwendig, solange die durchschnittliche Dichte der Körpergewebe keinen neutralen Auftrieb bewirkt. Für die Ausgangskonstruktion wird ein negativer Auftrieb angenommen, dem aber, aufgrund der auf diesem Konstruktionsniveau vorhandenen Luftsäcke, etwas entgegengewirkt wird. Der Auftrieb bleibt jedoch leicht negativ. Ebenso wie die Brustflossen kann auch die epizerke Schwanzflosse zur Verhinderung des Absinkens während der Lokomotion genutzt werden. Sie erzeugt bei der lateralen Undulation der Körperachse neben Vortrieb auch Auftrieb. Bei der Ausgangskonstruktion ist der axiale Antriebsmechanismus der einzige. Paraxiale Antriebsformen sind auf diesem Konstruktionsniveau nicht möglich. Durch die fusiforme Gestalt des Körpers und die eher kleine Fläche der Schwanzflosse ist der Reibungswiderstand mit dem Medium gering. An der dorsal spitz auslaufenden epizerken Schwanzflosse können sich leicht Wirbel ablösen, so daß auch die Antriebsbewegung wenig Reibung mit dem Medium erzeugt. Die Ausgangskonstruktion erlaubt daher eine ökonomische Dauerfortbewegung, zumindest bei langsamen und mittleren Geschwindigkeiten. Die Beschleunigungsleistung ist dagegen weniger effizient, da die Schwanzflosse keine sehr große Fläche aufweist, und die 2. Dorsale nicht weit genug caudal liegt, um mit ihrer Fläche die Caudalis beim Antrieb zu unterstützen.

4.4.2 Evolutionäres Transformationsmodell

Die verschiedenen, in Kapitel 4.2 dargestellten Sarcopterygierformen lassen sich kontinuierlich von der skizzierten Ausgangskonstruktion ableiten. Die sich auf dieser Basis ergebenden Entwicklungen stehen im Zusammenhang mit der jeweiligen Bionomie der einzelnen Konstruktion, insbesondere mit der Ernährungs- und Lokomotionsweise. Gegenüber der Ausgangskonstruktion ist bei allen analysierten Sarcopterygierformen eine weitere Verengung der Flossenbasen der paarigen Flossen auf ein einziges proximales Skelettelement festzustellen, die mit einer stärkeren Nutzung der Luftsäcke als Auftriebskörper zusammenhängt. Eine Ausnahme bilden vermutlich die Bauchflossen des porolepididen Konstruktionstyps, die möglicherweise breitbasig mit mehreren Skelettelementen am Becken ansetzen (Kapitel 4.2.3). Aufgrund der unerfreulichen Situation, daß nur wenige Informationen zu dem Fossilmaterial des onychodontiden Konstruktionstyps öffentlich verfügbar sind (Kapitel 4.2.5), kann nicht ausgeschlossen werden, daß auch hier keine Verengung der Flossenbasis auf ein einziges proximales Element vorlag.

Dipnoider Konstruktionstyp

Die Entwicklung des dipnoiden Konstruktionstyps ist vor allem durch eine Abänderung der Schädelkonstruktion, insbesondere der Kiefer-Kiemen-Mechanik, gekennzeichnet. Aufgrund der zunehmenden Verschmelzungen von Schalelementen des Oberschädels kommt es zu einem sukzessiven Verlust der Schädelkinetik. Schließlich bilden die Dermalelemente des Oberschädels zusammen mit dem internen Versteifungskomplex (Neurocranium) eine rigide, akinetische Einheit, die der Kiefermuskulatur ein unnachgiebiges Widerlager bietet. Die Konsequenzen dieser Entwicklung sind vielfältig. So läßt sich das Maul nicht mehr so weit öffnen und die Kieferschließgeschwindigkeit ist durch die fehlende Addition der Relativbewegungen der Schädel-Schultergürtel-Elemente verringert. Da die Öffnung des Mauls nicht mehr mit der Öffnung und Erweiterung des Kiemenapparates gekoppelt ist, entsteht beim schnellen Zugschwimmen auf Beute ein Wasserstau vor dem geöffneten Maul. Die Nahrung kann damit nicht mehr durch schnelles Anschwimmen und Packen gefangen werden. Um diesen Beutefangmechanismus trotzdem weiter betreiben zu können, mußte sich entweder ein effektiver Saugmechanismus entwickeln oder es müßten die Voraussetzungen für einen lateralen Beutehieb, wie er von Krokodilen (FREY 1982) und von Knochenhechten (LAUDER 1980 a, LAUDER & NORTON 1980, SCHROEDER 1989) ausgeführt wird, bestehen. Dazu wäre eine dorsoventral abgeflachte, schnabelartig verlängerte Schnauze nötig. Genau dies ist beim griphognathiden Formtyp, im Gegensatz zu allen anderen Formtypen des

dipnoiden Konstruktionstyps, der Fall. Für diese Deutung spricht auch der Lokomotionsapparat des genannten Formtyps, der sich aufgrund der hechtartigen Körperform und Flossenanordnung gut zur schnellen Beschleunigung und für Überraschungsangriffe eignet⁵¹. Gleichzeitig unterscheidet sich der Kiefermechanismus und die Bezahnung, aber auch das Axialskelett, von allen anderen Formtypen des dipnoiden Konstruktionstyps. Bezogen auf die Ausgangskonstruktion muß der griphognathide Formtyp also schon sehr früh einen eigenen evolutionären Weg gegangen sein.

Bei allen anderen Formtypen des dipnoiden Konstruktionstyps war der Verlust der Schädelkinetik zwangsläufig mit dem Verlust der Fähigkeit zum Fang schneller Beute verbunden. Eine Verschmelzung der Schädellelemente zu einer rigiden Einheit ist daher bei diesen nur möglich, wenn die kohärente Bionomie der Konstruktion den Verlust des genannten Beutefangmechanismus zuläßt. Dies kann nur dann der Fall sein, wenn der Nahrungserwerb über andere Mechanismen erfolgt bzw. andere als beschleunigungsstarke Beute die Nahrungsgrundlage bildet. Eine Entwicklung in diese Richtung kann sich, ausgehend von der Ausgangskonstruktion, durch eine Verlagerung des Nahrungsspektrums ergeben, die im Zusammenhang mit der sukzessiven Rigidisierung des Schädels steht. So kann die Kiefermuskulatur durch den Verlust der Schädel-Schultergürtel-Kinetik auf das Schädeldach übergreifen, sich dort ausdehnen und stark an Größe zunehmen, wodurch sich die Beißkraft enorm erhöht. Wenn auf den schnellen Kieferverschluß verzichtet werden kann, besteht auch die Möglichkeit, die Kiefermuskulatur fern vom Gelenk ansetzen zu lassen. Durch die daraus resultierende Verlängerung des Kraftarmes ergibt sich bei gleichzeitiger Verringerung der Kieferverschlußgeschwindigkeit eine weitere Erhöhung der Beißkraft. Der rigide Schädel bietet dabei ein festes Widerlager für die Kiefermuskulatur. Die sukzessive Zunahme der Beißkraft ermöglicht die Entwicklung eines effektiven Quetschgebisses, das das Knacken und Zerdrücken hartschaliger Nahrung ermöglicht (durophage Ernährungsweise). In diesem Zusammenhang steht die Reduktion der Fangbezahnung zu Gunsten von großen, ineinandergreifenden kongruenten Zahnplatten im Gaumendach und im Mundboden (Zahnplattentyp). Aufgrund der dargestellten Entwicklungen ist der Schultergürtel nicht mehr an der Kiefer-Kiemen-Mechanik beteiligt, so daß die knöcherne Verbindung zum Schädeldach aufgegeben werden kann. Dies ist bei allen Formtypen des dipnoiden Konstruktionstyps der Fall.

Beim griphognathiden Formtyp sind die Schalelemente des Schädels ebenfalls zu einer rigiden Einheit verschmolzen, so daß sich auch hier die Muskulatur auf das Schädeldach ausbreiten kann. Die Verbesserung

⁵¹ Zum Zusammenhang zwischen einer hechtartigen Körperform und der Beschleunigungsleistung siehe WEBB (1984).

der Beißkraft führt hier jedoch nicht zur Entwicklung von Zahnplatten, sondern zur Entstehung eines Raspelapparates, der mit Hilfe seiner flächigen, dentikulären Bezahnung (dentikulärer Typ) durch Vor- und Zurückbewegungen des Unterkiefers Nahrung zerreiben kann. Die Verlängerung der Schnauzenregion gleicht hier die durch den Verlust der Schädelkinetik bewirkte Verkleinerung des Mundöffnungswinkels und die Verringerung der Kiefernverschlusgeschwindigkeit etwas aus, so daß die Möglichkeit zum schnellen Packen von Beute bestehenbleibt. Durch den Verlust der Fangbezahnung zu Gunsten einer dentikulären Raspelbezahnung besteht jedoch nicht mehr die Möglichkeit, die Zähne projektilartig in die Beute zu schlagen, wodurch das Festhalten zappelnder Beute erschwert wird. Aus den genannten Veränderungen ergibt sich zwangsläufig eine Verschiebung des möglichen Nahrungsspektrums. Da ein Raspelmechanismus mit einem aus relativ langen, spitzen Zähnen bestehenden Gebiß unvereinbar ist, besteht auch kein direkter evolutionärer Weg von einer Fangbezahnung zu einer Raspelbezahnung. Zuvor muß die Fangbezahnung im Rahmen einer Verbesserung der Quetschleistung zu Gunsten einer dentikulären Bezahnung sukzessive reduziert werden. Erst nach dem Verlust der das Vor- und Zurückbewegen des Unterkiefers blockierenden langen Zähne kann sich ein effizienter Raspelmechanismus entwickeln. Sofern jedoch mit der Verbesserung des Quetschmechanismus gefaltete Zahnplatten auftreten, wie sie für die Mehrzahl der Dipnoerformen typisch sind, besteht nicht mehr die Möglichkeit der Entwicklung eines Raspelapparates, da durch die beim Kiefernverschlus ineinandergreifenden Falten und Grate der kongruenten Zahnplatten des Ober- und Unterkiefers jede Reibbewegung blockiert wird. Daraus ergibt sich, daß bei einer direkten Umwandlung von einem Fanggebiß zu einem Zahnplattengebiß kein evolutionärer Weg mehr zu einem Raspelgebiß führt. Letzteres kann, wie erwähnt, nur über ein dentikuläres Zwischenstadium entstehen. Umgekehrt besteht auch kein evolutionärer Weg, der von einem Raspelgebiß zu einem Zahnplattengebiß führen würde. Letztlich ist auch die Rücktransformation von einem Zahnplatten- bzw. Raspelgebiß zu einem Fanggebiß ausgeschlossen, da in diese Richtung keine Übergangsstadien in Form kontinuierlicher Ökonomisierungsschritte formulierbar sind. Es liegt also eine konstruktive Rückveränderungssperre vor (siehe Kapitel 1.4). Die Entwicklung der beiden genannten Realisierungsmöglichkeiten des dipnoiden Konstruktionstyps erinnern an die Verhältnisse bei den Probosciden. Bei diesen liegt ebenfalls eine quetschende und eine zerreibende Bezahnungsvariante vor (zygodonte bzw. bunodonte Bezahnung). Auch hier verhindert die Entstehung von mit hohen Graten versehenen, ineinandergreifenden Zähnen die Entwicklung von ebenen, fein skulpturierten Zahnoberflächen und vice versa.

Die dargestellte Entwicklung der beiden Gebißvarianten des dipnoiden Konstruktionstyps geht mit einer Veränderung des Lokomotionsapparates einher. Bei al-

len Formen hat in gleicher Weise, ausgelöst durch die zunehmende Nutzung der Luftsäcke als Auftriebskörper, eine von caudal erfolgende Verengung der Flossenbasen der paarigen Flossen auf ein einziges proximales Skelettelement stattgefunden (Abb. 4.28 Fa-Fd u. Ga-Gd). Dadurch ergibt sich eine Verbesserung der Manövrierfähigkeit. Gleichzeitig mit der Verengung der Basen nimmt die Länge der paarigen Flossen kontinuierlich zu und deren Breite ab, so daß schließlich eine lanzettlich gestreckte Flossenform entsteht. Diese Entwicklung steht im Zusammenhang mit der Erhöhung des Bewegungsspielraums der Flosse. Bei der Ausgangskonstruktion ist die Flossenhinterkante, aufgrund des verzweigten Aufbaus der Skelettelemente des posterioren Flossenteils, am beweglichsten. Dieser Abschnitt kann am stärksten abgelenkt sowie verdrillt werden. Eine Verbesserung der Verbiegbarkeit und Verdrillbarkeit ergibt sich neben der genannten Verengung der Flossenbasis durch eine Zunahme der Zahl der in der Rotationsachse liegenden Skelettelemente. Dadurch nimmt auch die Länge des posterioren Flossenbereichs zu. Schließlich werden alle, die Flossenverdrillung limitierenden, Skelettelemente reduziert, so daß im Bereich der Rotationsachse eine in zahlreiche Elemente untergliederte Skelettachse entsteht, von der in prae- sowie postaxialer Richtung Skelettstäbe abzweigen. Mit dieser Entwicklung ist der in Kapitel 4.2.1 beschriebene, den dipnoiden Konstruktionstyp kennzeichnende Paarflusstyp verwirklicht. Mit der Verengung der Flossenbasen auf ein einziges proximales Element ist im Fall der Brustflossen zwangsläufig auch eine Verkürzung der Basalstruktur verbunden, die so weit fortschreitet, bis nur noch deren an der Innenseite des Schultergürtels ansetzender Abschnitt übrigbleibt (Scapulocoracoid). Bei beiden Flossenpaaren weist die zunächst plane Gelenkfläche zum proximalen Element des Flossenskeletts nach caudal. Die Flossen liegen damit in entspannter Haltung parallel zur Körperlängsachse. Durch die genannte Strukturierung des Flossenskeletts läßt sich die Flosse jedoch in eine vom Körper abgespreizte Stellung biegen, so daß sie in eine quer zur Lokomotionsrichtung stehende Position gerät. Bei gleichzeitiger Verwindung der Flossenlängsachse kann damit das Flossenblatt bei der Fortbewegung zum Abstoppen genutzt werden.

Aufgrund der dargestellten Entwicklung kommt es durch die drastische Erhöhung der Biegsamkeit sowie der Verdrillbarkeit zu einer Erweiterung des Bewegungsspielraums, die nicht nur zur weiteren Verbesserung der Manövrierfähigkeit beiträgt, sondern auch eine zunehmende Nutzung der paarigen Flossen als akzessorische, paraxiale Antriebsorgane ermöglicht. Abgesehen vom lepidosireniden Formtyp erfüllt der interne Aufbau der paarigen Flossen aller Dipnoerformen, wie in Kapitel 4.2.1 und 4.3.1 gezeigt wurde, die Bedingungen für eine Nutzung als Unterwasserflügel. Damit steht dem dipnoiden Konstruktionstyp neben dem axialen Lokomotionsmodus ein paraxialer Antriebsmechanismus zur Verfügung. Dieser ist aufgrund seiner hohen Ökonomie

im niedrigen bis mittleren Geschwindigkeitsbereich als Dauerfortbewegungsmodus geeignet. Es wird hier vermutet, daß am Anfang dieser Entwicklung beide Flossenpaare gleichzeitig zum Antrieb beitragen, indem sie sich beim Geradeausschwimmen in einer überkreuzt alternierenden Folge bewegten. Diese Flossenbewegungsfolge wird als besonders günstig angenommen, da sich bei ihr die von den Flossen erzeugten Drehmomente durch die gegenläufige Bewegungsrichtung gegenseitig ausgleichen, und damit keine Auslenkung des Körpers erfolgt (Abb. 4.27). Der von *Neoceratodus* ausgeübte synchrone „Flügelschlag“ der Brustflossen (siehe Kapitel 4.3.1) etabliert sich nach meinem Ermessen erst später im evolutionären Verlauf. Neben dem Unterwasserflug können die beweglichen Flossenpaare auch als Ruder genutzt werden, die, indem sie im flüssigen Medium Halt finden, enge Wendemanöver oder sogar Rückwärtsbewegungen ermöglichen. Diese Bewegungsoptionen eignen sich sehr gut zum Stöbern in und auf dem Bodensubstrat. Sie ermöglichen auch das Abreißen feststehender Nahrung.

Da der Axialantrieb mit der genannten Entwicklung nicht mehr zur Dauerlokomotion beitragen muß, wird dieser nur noch als Beschleunigungsmechanismus benötigt. Dadurch ergibt sich die Möglichkeit zu strukturellen Veränderungen, die den axialen Antrieb, bezogen auf die Beschleunigungsleistung, verbessern, obwohl dadurch eine Verschlechterung der axialen Dauerlokomotionsleistung auftritt. Auf dieser Basis können die unpaaren Flossen nach caudal wandern und damit die Antriebsfläche am Körperende vergrößern. Es wurde schon erwähnt, daß der griphognathide Formtyp eine hechtartige Flossenanordnung und Körpergestalt aufweist. Gegenüber der hypothetischen Ausgangskonstruktion wirkt

der Körper gestreckter und die beiden Dorsalia sind weit nach caudal gewandert. Die direkt vor der Schwanzflosse liegende 2. Dorsale bildet zusammen mit der Analen ein vertikales Flossenpaar. Deren Flossenendoskelett ist bezogen auf die Ausgangskonstruktion auf wenige zweiseitige, stabförmige Flossenstützen reduziert. Demgegenüber bilden die verlängerten Flossenstrahlen eine große Fläche. Da der ungegliederte Abschnitt der Flossenstrahlen einen großen Teil ihrer Gesamtlänge ausmacht, ist deren Biegesteifigkeit hoch. Aufgrund der genannten Baueigenschaften, der caudalen Lage und der großen Ausdehnung der Flossenstrahlen eignen sich die Anale und die 2. Dorsale hervorragend zur Vergrößerung der caudalen Antriebsfläche. Die Beschleunigungsleistung hat sich damit gegenüber der Ausgangskonstruktion verbessert, während sich die axiale Dauerlokomotionsleistung verringert hat. Der Verlust der Fähigkeit zu einer ökonomischen axialen Dauerlokomotion wird, wie erwähnt, durch die Entwicklung des paraxialen Antriebsmodus ausgeglichen. Gleichzeitig mit den bis hierhin dargestellten strukturellen Veränderungen findet eine Umwandlung der Rhomboidschuppen in Cycloidschuppen statt, die in ihrem evolutionären Zusammenhang bislang nicht verstanden ist. Ein entsprechendes Transformationsmodell kann daher zu diesem Themenbereich nicht vorgelegt werden.

Wie schon von DOLLO (1895) gezeigt wurde, lassen sich die mit Zahnplatten versehenen Formtypen in eine evolutionäre Reihe bringen. Ausgangspunkt ist dabei ein dipterider Formtyp mit schlanker Körpergestalt, weit caudal liegenden, kleinen Dorsalia und epizerker Schwanzflosse. Bei der weiteren Entwicklung kommt es zu einer sukzessiven Verbreiterung der 2. Dorsalen in caudocranialer Richtung. Nach caudal dehnt sich die 2.

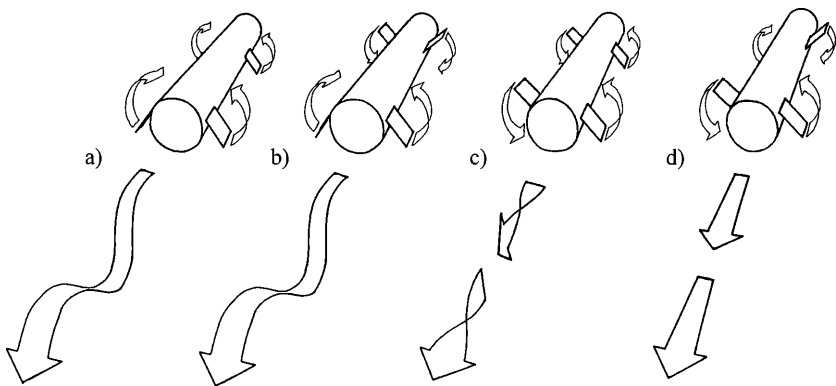


Abb. 4.27 Konsequenzen verschiedener Bewegungsfolgen der paarigen Flossen: a) Der synchrone Auf- und Abschlag aller vier Flossen führt zu einer entgegengesetzten Auf- und Abbewegung des Körpers. b) Die alternierende Schlagfolge der beiden Flossenpaare führt zu entgegengesetzten Nickbewegungen des Körpers. c) Die alternierende Schlagfolge der beiden rechten und linken Flossen führt zu entgegengesetzten Rollbewegungen des Körpers um die Längsachse. d) Bei der überkreuzt alternierenden Schlagfolge (symmetrisch diagonale Extremitätenbewegungsfolge) der beiden Flossenpaare gleichen sich die Momente gegenseitig aus, so daß der Körper nicht ausgelenkt wird.

Dorsale zunehmend auf den epichordalen Teil der Schwanzflosse aus, wobei sich gleichzeitig der Neigungswinkel der Chorda dorsalis bis zum Verlust der Epizerkie verringert. Nach cranial schreitet die Ausbreitung der 2. Dorsalen bis in die Höhe der Rumpfmittle fort, wodurch die 1. Dorsale schrittweise nach cranial verlagert wird, bis sie schließlich ganz verschwindet. Ventral verschmilzt die Anale zunehmend mit dem hypochordalen Teil der Schwanzflosse. Am Ende der Entwicklung liegt ein ausgedehnter, einheitlicher Flossensaum vor. Der dargestellte Verlauf läßt sich ausgehend vom uranolphiden und dipteriden Formtyp über den fleurantiden Formtyp bis zum neoceratoiden und lepidosireniden Formtyp nachvollziehen. Modellhaft lassen sich exemplarisch verschiedene Lungenfischgattungen in eine kontinuierliche Reihe bringen, die die oben dargestellte Entwicklung dokumentiert. Sie beginnt mit *Uranolophus* und verläuft über *Dipterus*, *Pentlandia*, *Barwickia*, *Scaumenacia* und *Phaneropleuron* schließlich bis zu *Neoceratodus*, *Protopterus* und *Lepidosiren*. Es sei hier noch einmal betont, daß diese Reihung nur den evolutionären Trend zur Entwicklung eines Flossensaums dokumentieren soll. Es wird dagegen nicht behauptet, daß die genannten fossilen und rezenten Gattungen tatsächlich voneinander abstammen. Darüber kann auf der Basis der hier verwendeten Methode keine Aussage gemacht werden. Die fossilen Gattungen können bezogen auf andere konstruktive Zusammenhänge ebensogut Endglieder einer Entwicklungsreihe darstellen. Sie dienen hier ausschließlich als Modell für eine evolutive Veränderung der Beflossung.

Auch wenn der nachgezeichnete Entwicklungsweg allgemein nicht angezweifelt wird, fällt jedoch dessen Begründung äußerst schwer. Stellt doch die Umwandlung der heterogenen Beflossung zu einem einheitlichen Flossensaum keine ersichtliche Verbesserung irgendeiner Lokomotionsleistung dar. Der axiale Antrieb einer mit Flossensaum versehenen dipnoiden Konstruktion eignet sich, wie in Kapitel 4.3.1 bis 4.3.3 gezeigt wurde, zur schnellen Beschleunigung. Gerade dies leistet eine hechtartige Flossenordnung, wie sie eher am Anfang der Entwicklung steht, viel besser. Auch die Begründung der Irreversibilität der dargestellten Veränderungen fällt in diesem Zusammenhang schwer. Möglicherweise liegt der Schlüssel zur Begründung des evolutionären Verlaufs gar nicht im Bereich der Lokomotionsleistung, sondern eher in einer Ökonomisierung der Ontogenese. Da bei den mit Zahnplatten versehenen Formen auf ein schnelles Anschwimmen und Schnappen von Beute verzichtet werden muß (siehe oben), steht der axiale Antriebsmechanismus nicht mehr im Zusammenhang mit der Ernährung. Unter diesen Umständen scheint es denkbar, daß sich der Körperstamm samt seiner unpaaren Beflossung sukzessive vereinfacht, was eine Verringerung des Herstellungsaufwandes der Konstruktion bedeuten würde. Es könnte dabei zunehmend auf im Ontogenese-prozeß früher auftretende Strukturen zurückgegriffen werden. Das in diesem Zusammenhang

häufig verwendete, meistens wenig erklärende Schlagwort „Paedomorphose“ (z.B. BEMIS 1980, 1984) könnte in diesem Fall durch die Ökonomiebetrachtung zu einer Begründung gelangen.

Insgesamt scheint der Entwicklungstrend bei den mit Zahnplatten versehenen Formen in Richtung einer sukzessiven Drosselung des Aktivitätsniveaus zu verlaufen. Es sei hierbei erwähnt, daß eine Steigerung der Ökonomie auch unter Verschlechterung der Leistung möglich ist, wenn sich der für diese Leistung zu erbringende Aufwand stärker verringert als die Leistung und sich dadurch der Quotient zwischen Leistung und Aufwand erhöht. Die am Ende der bisherigen Entwicklung stehenden rezenten Lungenfischformen zeichnen sich durch eine geringe Bewegungsaktivität und eine niedrige Stoffwechselrate aus. Entsprechend niedrig ist auch der Nahrungsbedarf, so daß der Aktionsradius klein sein kann. Im Zusammenhang mit der sukzessiven Verringerung des Aktivitätsniveaus steht, nach der oben genannten Hypothese, auch die Verringerung des strukturellen Aufwandes. Entsprechend vereinfacht gegenüber der Ausgangskonstruktion sind damit auch die Strukturen der rezenten Formen. So entspricht die segmentale Gliederung des Flossensaums und seiner Versteifungselemente der des Körpers, die Chorda dorsalis ist nicht von Wirbelelementen umschlossen, das Axialskelett besteht nur aus den Hämal- und Neuralbögen, allgemein sind die Knochenelemente überwiegend in Knorpel-elemente umgewandelt, und die dermalen Schalenelemente des Schädels sind stark reduziert.

Nach den dargelegten Überlegungen würde sich der angegebene Entwicklungsweg innerhalb der mit Zahnplatten versehenen Formen, beginnend mit der Ausgangskonstruktion, wie folgt darstellen: Mit der Nutzung der paarigen Flossen als Antriebsorgane wird der Axialantrieb als Dauerlokomotionsform überflüssig. Dadurch besteht die Möglichkeit zur Verbesserung der axialen Beschleunigungsleistung. In diesem Zusammenhang kommt es zu einer Caudalverlagerung der Dorsalia. Mit der Entstehung von Zahnplatten verschiebt sich das Nahrungsspektrum. Während die Fähigkeit, schnell flüchtende Beute zu erwischen, verlorengeht, ergibt sich die Möglichkeit, hartschalige Nahrung zu bewältigen. Die Beute wird also nicht mehr überrascht, sondern durch Stöbern aufgefunden. Dazu sind keine hohen Geschwindigkeiten nötig. Die Lokomotionsaktivität kann sinken. Die bei einer stöbernden Lebensweise hohen Anforderungen an die Manövrierfähigkeit sind durch die Beweglichkeit der paarigen Flossen gewährleistet. Durch die Verschiebung des Nahrungsspektrums wird der Axialantrieb nicht mehr für den Nahrungserwerb benötigt. Es kann nun zu einer Vereinfachung der Strukturen kommen. Die heterogene Flossenordnung mit ihrem ebenso heterogenen Flossenskelett wird sukzessive in einen einfach gegliederten, einheitlichen Flossensaum umgewandelt. Mit der Entstehung des Flossensaums und seiner in gewissem Abstand zueinander stehenden

Flossenstützen ergibt sich die Möglichkeit zur Flossenundulation (siehe Kapitel 4.3.1), wodurch ein weiterer ökonomischer paraxialer Antriebsmechanismus zur Verfügung steht. Durch die Verkleinerung des dermalen Schultergürtels, die durch das Abkoppeln vom Schädel möglich wird, kann sich der endoskeletale Teil des Schultergürtels vergrößern und das Schultergelenk mehr und mehr von einer nach caudal weisenden Position in eine laterale Lage gebracht werden. Dies ist mit einer Umbildung der zunächst planen Gelenkfläche zu einem Zapfengelenk verbunden, bei der der Gelenkzapfen vom Schultergürtel und die Gelenkpfanne vom Flossenskelett gebildet wird. Durch diese Veränderungen erhöht sich der Aktionsradius der Brustflossen drastisch. Da die Flosse von lateral betrachtet nun auf der Bahn einer liegenden Acht bewegt werden kann, besteht die Möglichkeit zur Umstellung auf einen synchronen Flossenschlag, wie er von *Neoceratodus* bekannt ist. Möglicherweise steht die Umstellung der Flossenschlagweise im Zusammenhang mit den Veränderungen im Körperbau. Der hinzugewonnene paraxiale Lokomotionsmodus der Flossensaumundulation kann sowohl durch eine Flexibilisierung des Flossensaums als auch durch eine Verlängerung des Körpers verbessert werden. Im ersten Fall erhöht sich die Wellenamplitude, im zweiten Fall die Wellenlänge. Mit der zunehmenden Flexibilisierung des Körpers und der Nutzung des Undulationsantriebs, kann der axiale Schlängelantrieb wieder an Bedeutung gewinnen. Die paarigen Flossen können wieder sukzessive von ihrer Antriebsaufgabe befreit werden. Es besteht die Möglichkeit, sie für andere Zwecke zu nutzen, und das Flossenblatt zu einer gertenartigen Struktur zu reduzieren (Abb. Gd-Ge). Dieser Zustand ist beim lepidosireniden Formtyp verwirklicht.

Porolepidider Konstruktionstyp

Der porolepidide Konstruktionstyp ist schwer zu interpretieren. Trotz einer recht guten Datenbasis (zumindest beim glyptolepididen Formtyp) gibt es noch viele Unklarheiten und Widersprüche. So ist die Kiefer-Kiemen-Mechanik bislang unbekannt. Es ist sogar unsicher, ob der Schädel kinetisch war oder nicht. Sicher ist, daß der Schultergürtel wie bei der hypothetischen Ausgangskonstruktion mit dem Schädeldach über kleine Schalenelemente in knöcherner Verbindung stand und der interne Versteifungskomplex des Schädels (Neurocranium) in zwei Teile gegliedert war. Es kann auch davon ausgegangen werden, daß sich die Kiefermuskulatur nicht auf das Schädeldach ausbreitete. Es bleibt jedoch offen, ob der Wangenkomplex gegenüber dem Schädeldach bewegt werden konnte und ob die Öffnung der Kiemen mit der Mundöffnung gekoppelt war. Aufgrund ihrer starken Krümmung sind die Zähne ungeeignet, um sie durch blitzschnelles Zuschlagen der Kiefer projektilartig in die Beute zu schlagen (siehe Kapitel 4.2.3). Aus diesem Grund wird hier angenommen, daß beim porolepididen Konstruktionstyp ein anderer Beutefangmechanismus

vorlag als bei der hypothetischen Ausgangskonstruktion. Das Gebiß deutet eher auf einen Saug-Schnapp-Mechanismus hin, bei dem die Beute durch Erzeugung von Unterdruck ins geöffnete Maul befördert wurde, und die hakenartigen Zähne ein Entwischen des erfaßten Opfers verhinderten. Ein entsprechender Unterdruck kann aber nur erzeugt werden, wenn die Kiemenöffnungen bei der Erweiterung des Kiefer-Kiemen-Apparates geschlossen bleiben. Es wäre also bei zukünftigen Untersuchungen des Schädels fossiler Porolepiformen zu prüfen, ob dazu die nötigen mechanischen Voraussetzungen bestehen. Für den vermuteten Beutefangmechanismus spricht neben der Bezahnung auch der kurze Kopf mit seinen ebenso kurzen Kiefern, da sich hier im Gegensatz zur Ausgangskonstruktion eine Kiefernverkürzung nicht negativ auf die Leistung des Fangapparats auswirkt. Bei der evolutionären Transformation muß also, beginnend mit der Ausgangskonstruktion, zunächst der Saugmechanismus entstanden sein, bevor sich die Bezahnung verändern und der Kiefer kürzer werden konnte. Trotz der vermuteten Änderung der Kiefer-Kiemen-Mechanik bleibt die Fähigkeit, schnell auf Beute zuzustoßen, erhalten, da der Saugmechanismus einen Wasserstau vor dem geöffneten Maul verhindern würde. Es muß hierbei betont werden, daß die dargestellte Rekonstruktion des Beutefangmechanismus sowie dessen Entstehung aufgrund der mangelnden Kenntnis der Kiefer-Kiemen-Mechanik sehr spekulativ bleiben muß und daher nicht überinterpretiert werden darf.

Auch bei der Interpretation des Lokomotionsapparates gibt es einige Unklarheiten und bislang nicht zu lösende Widersprüche. Besonders schwer fällt die Rekonstruktion der Lokomotionsweise, da keine rezenten Äquivalente existieren. Trotzdem lassen sich zumindest einige Zusammenhänge darstellen, die Grundlage für eine Arbeitshypothese sein können. Besonders ungewöhnlich erscheint vor allem der völlig unterschiedliche Bau der paarigen Flossen. Während die Brustflossen denen des dipnoiden Konstruktionstyps entsprechen, unterscheiden sich die Bauchflossen, soweit bekannt ist, wenig von denen der hypothetischen Ausgangskonstruktion. Die Brustflossen lassen sich daher, analog zur Entwicklung der Brustflossen des dipnoiden Konstruktionstyps, im Zusammenhang mit einer sukzessiven Verengung der Flossenbasen, eingeleitet durch die zunehmende Nutzung der Luftsäcke als Auftriebskörper, ableiten (Abb. 4.28 E). Auch hier entsteht eine lanzettliche, hoch flexible, einachsige Flosse, die sich sowohl als Manövriereinrichtung als auch als Antriebsorgan im Sinne eines Unterwasserflügels nutzen läßt (siehe Kapitel 4.2.3). Wie bei den frühen Formen des dipnoiden Konstruktionstyps sitzt die Basalstruktur (Scapulocoracoid), an der die Brustflosse ansetzt, dem mächtigen dermalen Schultergürtel von innen auf, und die biplane Gelenkfläche zum proximalen Flossenelement weist nach caudal. So verläuft die Brustflosse auch hier im entspannten Zustand parallel zur Körperlängsachse. Trotz des bewegungslimitierenden biplanen Schulterge-

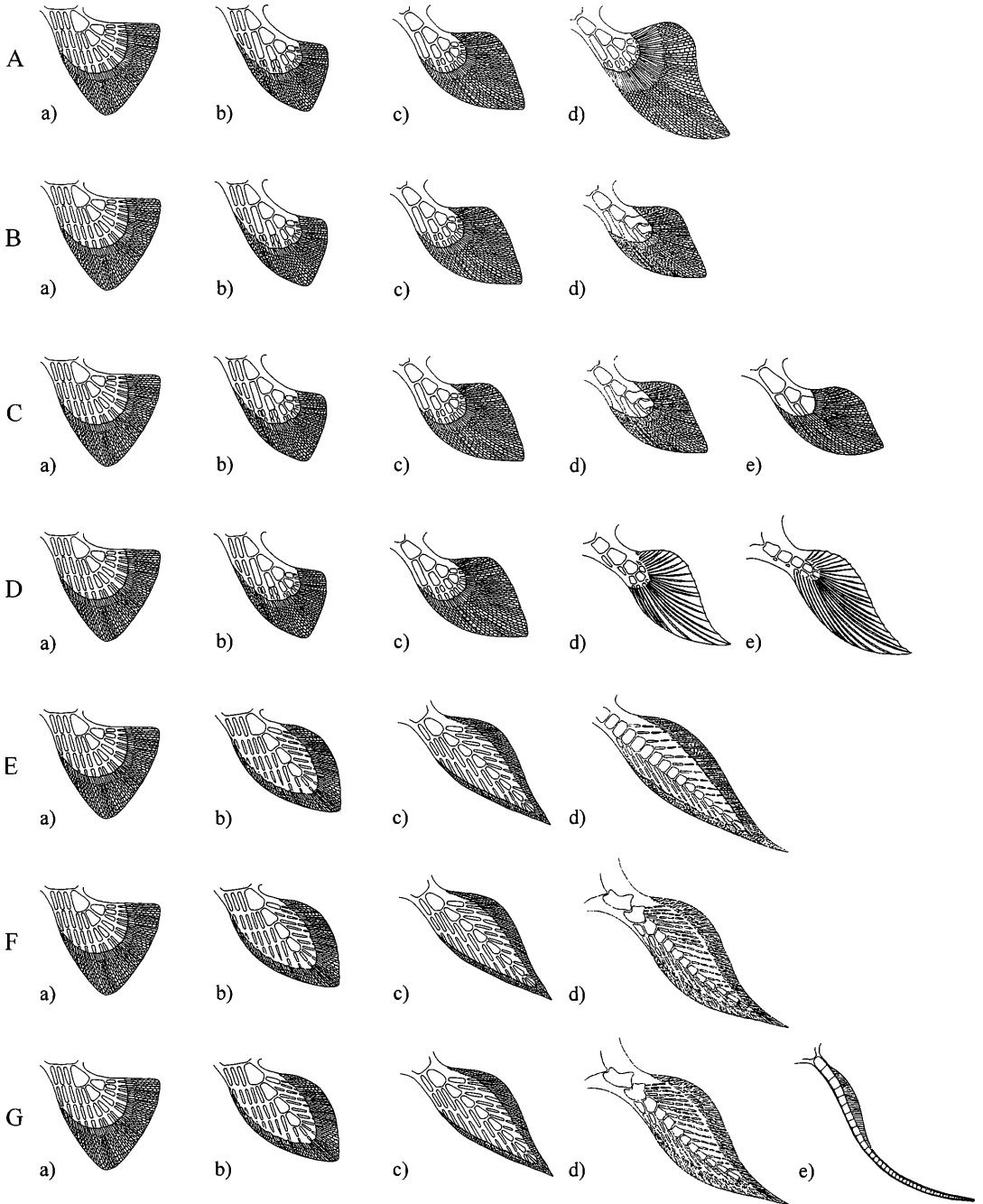


Abb. 4.28 Evolution der Brustflossen innerhalb der Sarcopterygier (linke Brustflosse von dorsal): A) Rhizodontider Formtyp. B) Eusthenopteroidei Formtyp. C) Panderichthys Formtyp. D) Coelacanthider Formtyp. E) Porolepider Konstruktionstyp. F) Neoceratodontider Formtyp. G) Lepidosirenider Formtyp. Erläuterungen siehe Text.

lenks ist die Flosse aufgrund ihrer vielgliedrigen Achse sehr beweglich und kann quer zur Lokomotionsrichtung abgelenkt werden. Anders als beim dipnoiden Formtyp setzt die Brustflosse weiter dorsal in einer mehr lateralen Position an.

Während sich die Herleitung der strukturellen Entwicklung der beiden Flossenpaare aus der hypothetischen Ausgangskonstruktion als relativ unproblematisch darstellt, erweist sich die Begründung ihrer Verschiedenheit als um so schwieriger. Warum hat bei den Bauchflossen im Gegensatz zum dipnoiden Konstruktionsstyp keine Verengung der Flossenbasen stattgefunden? Um diese Frage beantworten zu können, müßte die Lokomotionsweise bekannt sein. Über sie kann jedoch bislang nur vage spekuliert werden. Trotzdem soll der Versuch unternommen werden, wenigstens eine Arbeitshypothese zu formulieren. Es wird hier vermutet, daß die Brustflossen zusammen mit dem vertikalen Flossenpaar eine paraxiale Antriebs Einheit bildeten. Diese Entwicklung steht möglicherweise im Zusammenhang mit einer frühen Nutzung der Luftsäcke als Auftriebskörper. Wenn nämlich der Auftrieb schon vor der Entstehung der Verengung der Flossenbasen neutral wird, besteht die Möglichkeit einer Caudalverlagerung der Dorsalia schon vor der Entwicklung eines paraxialen Antriebs⁵². Wenn die 2. Dorsale in eine Position gerät, in der sie mit der Analen ein vertikales Flossenpaar bilden kann, besteht grundsätzlich die Möglichkeit, diese als paraxiale Antriebsorgane zu nutzen. Unter dieser Bedingung würde eine Verengung der Flossenbasen bei gleichzeitiger Restriktion der Freiheitsgrade auf eine Flügelschlagbewegung zu einer Verbesserung der paraxialen Antriebsleistung führen. Dazu müßte eine stabile Flossenvorderkante (leading edge) und eine flexible Hinterkante (trailing edge), unter Beibehaltung eines großen muskulären Lobus, entstehen. Prinzipiell erfüllt das vertikale Flossenpaar des porolepididen Konstruktionsstyps, soweit bekannt, die geforderten Bedingungen (siehe Kapitel 4.2.3). Zu Beginn der zunehmenden Nutzung der 2. Dorsalen und der Analen als Antriebsorgane könnten die sich an ihren Basen verengenden Brustflossen, neben ihrer Funktion als Steuer- und Manövriereinrichtung, mehr und mehr auch als Antagonisten zum vertikalen Flossenpaar verwendet werden. Die antagonistische Wirkung wäre allerdings nur bei einer überkreuzt alternierenden Flossenbewegungsfolge wirksam. Ein solcher paraxialer Antriebsmechanismus würde die Dorsalverlagerung des Brustflossenansatzes sinnvoll machen, da sich dadurch die Achsen der Flossenpaare, senkrecht aufeinanderstehend, in der Körperlängsachse schneiden.

Es muß hier noch einmal erwähnt werden, daß es sich bei der dargestellten Deutung nur um eine vage Arbeitshypothese handelt. Es bleiben noch viele Fragen of-

Die Umwandlung der Luftsäcke in ein neutralen Auftrieb produzierendes, hydrostatisches Organ steht wahrscheinlich im Widerspruch zu einer respiratorischen Nutzung.

fen, und viele Widersprüche können bislang nicht aufgelöst werden. So stellt sich die Frage, warum die Schwanzflosse bei einem neutralen Auftrieb epizerk bleibt, auch wenn der leicht hochovale, kompakte Körperbau für die genannte Deutung spricht. Außerdem würde eine Caudalverlagerung der Dorsalia vermutlich mit einer Verschlechterung der axialen Dauerlokomotionsleistung verbunden sein, die bei einem fehlenden Paraxialantrieb nicht ausgeglichen würde. Es wäre daher zu fordern, daß die Bionomie der Konstruktion eine Verschlechterung der Dauerlokomotionsleistung zuläßt. Möglicherweise war dies durch die Veränderung des Beutefangmechanismus gewährleistet. Letztlich bleibt es fraglich, ob verschieden gebaute Flossen, wie die Brustflossen und das vertikale Flossenpaar, überhaupt antagonistisch zueinander arbeiten können. Wäre dies nicht der Fall, bliebe auf der Basis der Arbeitshypothese noch die Interpretation, daß das vertikale Flossenpaar allein als paraxiales Antriebsorgan genutzt wurde, während die Brustflossen überwiegend Steuer- und Manövrieraufgaben übernahmen. Eine paraxiale Antriebsweise mit Hilfe einer Undulation der praeaxialen Brustflossenkante, wie sie von AHLBERG (1989, Fig. 14) angenommen wird, muß hier aus hydromechanischen und evolutionären Gründen als Möglichkeit ausgeschlossen werden. Selbst wenn die geforderte Undulationsbewegung strukturell möglich wäre, was zu bezweifeln ist, würde dadurch weder ausreichend Vortrieb erzeugt werden, noch wäre die evolutionäre Entstehung eines solchen Antriebs erklärbar. Neben den genannten Überlegungen bleibt noch die Möglichkeit, daß ein Paraxialantrieb völlig fehlte. Welche Interpretation auch gewählt wird, es ergeben sich immer Widersprüche. Es muß daher zugegeben werden, daß auf dem gegenwärtigen Kenntnisstand eine Rekonstruktion der evolutionären Entwicklung des porolepididen Konstruktionsstyps sehr spekulativ bleibt, auch wenn eine Ableitung von der hypothetischen Ausgangskonstruktion keine Probleme bereitet.

Onychodontider Konstruktionsstyp

Über die Entwicklung des onychodontiden Konstruktionsstyps lassen sich nur sehr wenige Aussagen machen, da die momentane Datengrundlage äußerst dürftig ist (siehe Kapitel 4.2.5). Da das *Onychodus*-Material aus der Gogo-Formation schon seit etwa dreißig Jahren in Bearbeitung ist, und dazu bislang keine Publikationen erschienen sind, liegen zum Postcranialskelett ausschließlich Informationen über den struniiden Formtyp vor. Bei den wenigen gut erhaltenen Stücken handelt es sich jedoch, wie in Kapitel 4.2.5 erwähnt, vermutlich um Juvenilformen. Über den Mechanismus der Kiefer-Kiem-Mechanik finden sich in der Literatur keine Angaben. Bekannt ist, daß das Schädeldach in zwei Teile geteilt ist und mit dem dermalen Schultergürtel in knöcherner Verbindung steht. Nach LONG (1995) soll auch das Neurocranium zweigeteilt gewesen sein. Der Schädel sei sogar hoch kinetisch. Es bleibt jedoch unklar, auf

welcher Basis die von LONG gemachten Aussagen beruhen. Der kurze Kopf und die stark nach caudal gekrümmten Zähne der parasymphysialen Zahnplatten weisen auf einen saugschnappenden Beutefangmechanismus hin (siehe porolepidider Formtyp). Solange die Mechanik des Kiefer-Kiemen-Apparates nicht bekannt ist, läßt sich dessen evolutionäre Entwicklung nicht rekonstruieren. Die symmetrisch isozerke Schwanzflosse und die kleinflächigen paarigen Flossen weisen auf einen zumindest nahezu neutralen Auftrieb hin. Es ist jedoch unklar, ob dieser durch die Wirkung paariger Luftsäcke erzeugt wurde. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß statt dessen eine unpaare Schwimmblase oder ein Fettkörper vorlag. Da über das Flossenskelett nichts bekannt ist, können auch keine Aussagen über dessen evolutionäre Entstehung gemacht werden. Aufgrund der geringen Größe der Flossen läßt sich lediglich vermuten, daß das Skelett gegenüber der hypothetischen Ausgangskonstruktion stark reduziert war. Insgesamt erscheint es aufgrund der vielen Unklarheiten wenig sinnvoll, ein Ableitungsmodell des onychodontiden Konstruktionstyps von der hypothetischen Ausgangskonstruktion zu formulieren.

Actinistiider Konstruktionstyp

Der actinistiide Konstruktionstyp zeichnet sich durch einen einzigartigen Lokomotionsapparat sowie eine komplexe Kiefermechanik aus. Das Konstruktionsprinzip des Lokomotionsapparates stellt sich bei allen Formen sehr einheitlich dar. Die großflächige Schwanzflosse ist, abgesehen von *Allenxypterus* und *Miguashaia*, generell dreiteilig, die unverzweigten Flossenstrahlen befinden sich getrennt voneinander in einer Flossenhaut, die 2. Dorsale und die Anale bilden ein vertikales Flossenpaar, das Skelett der weit cranial liegenden 1. Dorsalen besteht nur aus einem einzigen Element, an dem die Flossenstrahlen direkt ansetzen, und der uneingeschnürten Chorda dorsalis sitzen, außer den schlanken Neural- und Hämalbögen, keine Wirbelelemente auf (siehe Kapitel 4.2.4). Die Aufzählung der invarianten Konstruktionseigenschaften ließe sich problemlos fortsetzen. Aufgrund dieser Einheitlichkeit kann davon ausgegangen werden, daß auch die Lokomotionsmechanik auf einem einheitlichen Prinzip beruht. Da glücklicherweise innerhalb des actinistiiden Konstruktionstyps auch eine rezente Form existiert, deren Lokomotionsweise inzwischen dokumentiert ist (siehe Kapitel 4.3.4), bestehen gute Voraussetzungen für eine Rekonstruktion der Lokomotionsoptionen der fossilen Formen und deren evolutionäre Entstehung. Es muß jedoch eingeräumt werden, daß der von *Latimeria* praktizierte „Sechsflossenantrieb“ bislang noch nicht vollständig verstanden ist. Ähnlich verhält es sich auch mit der Interpretation der komplizierten Kiefermechanik. Auch hier ist die Funktionsweise noch unzureichend verstanden (THOMSON 1993). Da *Latimeria* bislang noch nicht bei der Nahrungsaufnahme beobachtet werden konnte, ist auch der Beutefangmechanismus

nicht ganz geklärt. THOMSON (1993, 1994) geht jedoch davon aus, daß es sich bei *Latimeria* um einen „suction feeder“ handelt. Für diese Auffassung spricht auch die kurze Schnauze und die nach caudal gebogenen Zähne (siehe oben). Außerdem ist die Öffnung der Kiemen nicht an den Mundöffnungsmechanismus gekoppelt. Ob sich die Kiefermechanik des actinistiiden Konstruktionstyps von den Verhältnissen bei der hypothetischen Ausgangskonstruktion ableiten läßt kann aufgrund des noch unzureichend verstandenen Mechanismus nicht überprüft werden. Das zweigeteilte Neurocranium und die Tatsache, daß die Schnauze zusammen mit der Wange über das Intracranialgelenk gegen das Schädeldach beweglich ist, macht jedoch eine Ableitbarkeit zumindest wahrscheinlich.

Die Entstehung des actinistiiden Lokomotionsapparates steht sehr wahrscheinlich in einem engen Zusammenhang mit der Entwicklung eines neutralen Auftriebs. Bei der rezenten *Latimeria* wird dieser durch den hohen Fettgehalt der Körpergewebe, insbesondere durch die Nutzung des in der Bauchhöhle befindlichen unpaaren Fettkörpers erzeugt (siehe Kapitel 4.3.4). Für eine evolutionäre Ableitung von der hypothetischen Ausgangskonstruktion hätte dies die Konsequenz, daß eine Entwicklung ausgehend von paarigen Luftsäcken zu einem unpaaren Fettkörper formuliert werden müßte. Dies ist prinzipiell möglich. Der Ablauf läßt sich wie folgt darstellen: Zunächst bildet sich ein Flügel der paarigen Luftsäcke komplett zurück, während der andere zunehmend als Auftriebskörper genutzt wird. Damit geht die Möglichkeit einer respiratorischen Funktion des verbleibenden Flügels sukzessive verloren. Ein neutraler Auftrieb kann sich daher nur dann entwickeln, wenn auf eine respiratorische Nutzung der Luftsäcke verzichtet werden kann. Sobald eine Luftzufuhr von außen nicht mehr nötig ist, kann der zuführende Luftkanal verschlossen bzw. abgebaut werden. Sofern keine Möglichkeit zu einer internen Gasproduktion besteht, etwa über eine Gasdrüse, ist die Füllmenge invariabel. Durch die Abhängigkeit des Gasvolumens vom Außendruck kann ein neutraler Auftrieb bei einer konstanten Füllmenge nur in einem festgelegten Wassertiefenbereich bestehen. Bei der dadurch zwangsläufigen Festlegung des Aktivitätsbereiches auf eine bestimmte Wassertiefe bleibt neben der Füllmenge auch das Füllvolumen konstant. Dadurch ergibt sich wiederum die Option, zunehmend Fett in die Hülle des Auftriebskörpers einzulagern. Durch die aufgrund der Fetteinlagerung dicker werdende Hülle nimmt das eingeschlossene Volumen kontinuierlich ab, bis schließlich kein Hohlraum mehr vorhanden ist und ein homogener Fettkörper, wie im Fall von *Latimeria*, vorliegt. Durch die Inkompressibilität des Fettkörpers ist dessen Volumen unabhängig vom Außendruck. So ist auch die Auftriebsneutralität relativ unabhängig vom Außendruck und damit von der Wassertiefe. Eine andere Möglichkeit, die sich bei einem konstanten Füllvolumen des Auftriebskörpers ergibt, ist die Verfestigung der Hülle durch eine zunehmende Kalzifizierung, wie sie bei

vielen fossilen Formen überliefert ist (siehe Kapitel 4.2.4)⁵³ Hier verhindert die starre Hülle die Komprimierung des eingeschlossenen Gases, so daß die Auftriebsneutralität ebenfalls relativ unabhängig vom Außendruck und der Wassertiefe ist. Im Gegensatz zum Fettkörper, dessen Inkompressibilität etwa der des umgebenden Lokomotionsmediums entspricht, hängt der Grad der Inkompressibilität im Fall des kalzifizierten Auftriebskörpers von der Stabilität seiner Hülle ab. Es läßt sich daher vermuten, daß sich ein Fettkörper besser für große Wassertiefen eignet als ein kalzifizierter Auftriebskörper. Tatsächlich lebt *Latimeria* in Wassertiefen zwischen 200 und 400 Metern.

Der dargestellte Ablauf zeigt, daß sich der Fettkörper von *Latimeria* von den Verhältnissen der hypothetischen Ausgangskonstruktion ableiten läßt. Denkbar ist aber auch eine Ableitung von einer Ausgangskonstruktion mit einem primär unpaaren Auftriebskörper. Dieser müßte dann, wie in Kapitel 3.4.3 dargestellt, im medianen Bauchcoelomseptum entstehen. In beiden Fällen ist für die Entstehung eines Fettkörpers ein Zwischenstadium notwendig, bei dem der Auftriebskörper primär gasgefüllt ist. Eine direkte Entstehung des Fettkörpers kann dagegen als Möglichkeit ausgeschlossen werden. Wahrscheinlich besaßen ohnehin nur die in großen Wassertiefen lebenden Formen, wie die rezente *Latimeria*, einen Fettkörper. Wie auch immer der Auftrieb erzeugt wurde kann davon ausgegangen werden, daß er bei allen bekannten Formen neutral bis nahezu neutral war. Dafür spricht die gedrungene Körpergestalt, der eher hochovale Körperquerschnitt, die Anordnung der Dorsalia und die symmetrisch isozerke Schwanzflosse.

Nach den vorangegangenen Überlegungen zur Entstehung eines neutralen Auftriebs stellt sich die Evolution des coelacanthiden Lokomotionsapparates beginnend mit der Ausgangskonstruktion wie folgt dar: Durch die zunehmende Nutzung der paarigen Luftsäcke als Auftriebskörper ergibt sich die Möglichkeit der Verengung der Flossenbasen auf ein einziges Element. Ein neutraler Auftrieb ist in diesem Stadium noch nicht erreicht. Die Flossenanordnung und die Epizerkie der Schwanzflosse bleibt daher erhalten. Der Antrieb erfolgt in dieser Phase allein durch axiale Undulation. Abgesehen von der Caudalis werden alle Flossen überwiegend als Steuer- und Manövriereinrichtungen genutzt. In diesem Zusammenhang ergibt sich mit der Verengung der Flossenbasen eine Anordnung der Skelettelemente, bei der die Flossenvorderkante steif (leading edge) und die Hinterkante flexibel ist (trailing edge). Dies wird strukturell erreicht, indem sich die Elemente der Flossenhinterkante häufiger verzweigen als die der Vorderkante. Dabei sind die

Skelettelemente der Vorderkante länger und überlappen sich stärker als die kurzen Elemente der Hinterkante. Gleichzeitig sind die proximalen Elemente der Vorderkante länger als die distalen. Die kurzen Elemente der Hinterkante bilden dabei eine Reihe (Axialelemente), von der zur Vorderkante jeweils die längeren Elemente abzweigen (praeaxiale Skelettelemente). Durch diese Anordnung nimmt die Flossenflexibilität aufgrund der abgestuften Überlappung der Elemente sowohl von der Vorderkante zur Hinterkante als auch von proximal nach distal zu. Die Verdrillung der Flosse verläuft zunächst über mehrere Achsen.

Mit der Entwicklung eines neutralen Auftriebs besteht die Möglichkeit, sich im Wasser langsam fortzubewegen oder zu stehen, ohne gleichzeitig abzusinken. Die Epizerkie der Schwanzflosse kann zu Gunsten einer symmetrischen Isozerkie aufgegeben werden. Eine Verbesserung der Manövrierefähigkeit ergibt sich durch eine Erhöhung der Flossenbeweglichkeit. Dies kann auf dem dargestellten Konstruktionsniveau in einfacher Weise durch eine Verkürzung der sich überlappenden Skelettelemente der Flossenvorderkante erfolgen (Abb. 4.28 D). Zurück bleibt eine gegliederte Achse, an die sich distal zahlreiche Elemente anschließen, die wiederum die Flossenstrahlen tragen. Damit verläuft die Verdrillung der Flosse nur noch über eine einzige Achse. Bei den Brustflossen findet gleichzeitig eine Erhöhung des Aktionsradius statt, indem sich der endoskeletale Teil des Schultergürtels vergrößert und den dermalen Teil verdrängt, so daß die Ansatzfläche für die Flossenmuskulatur von einer medianen in eine laterale Position gerät. Somit zeigt der sich im Zusammenhang mit der Erhöhung der Flossenbeweglichkeit entwickelnde, vom Schultergürtel gebildete Gelenkzapfen nach lateral. Das proximale Element des Flossenskeletts weist entsprechend eine Gelenkpfanne auf. Eine sekundäre Umkehrung dieser Gelenkverhältnisse ist transformativ ausgeschlossen. Die genannten Entwicklungen am Flossenskelett gehen mit einer Umstrukturierung der Flossenstrahlen einher. Wie und unter welchen Bedingungen diese Umstrukturierung stattfindet ist bislang nicht verstanden. Vermutlich kommt es zunächst zu einer Verlängerung des ungegliederten Teils der Flossenstrahlen, dann zu einer Rückbildung der Verzweigungen und schließlich zu einer Vereinzelnung innerhalb der Flossenhaut. Möglicherweise ist die Umstrukturierung der Flossenstrahlen sogar eine notwendige Bedingung für die Verkürzung der Skelettelemente der Flossenvorderkante. Diese Vermutung zu überprüfen soll jedoch zukünftigen Forschungsaktivitäten vorbehalten bleiben.

Die durch die dargestellten Veränderungen am Flossenskelett herbeigeführte Erhöhung der Beweglichkeit betrifft sowohl die paarigen Flossen als auch die 2. Dorsale und die Anale. Das Skelett der 1. Dorsalen reduziert sich dagegen auf ein einziges kurzes, breites Element, auf dem die vereinzeln Flossenstrahlen direkt aufsitzen. Diese lassen sich ausschließlich ein- und ausklap-

⁵³ Ob diese Möglichkeit realisiert war, hängt freilich davon ab, ob ein kalzifizierter Auftriebskörper auch beim lebenden Organismus vorlag, oder ob die Kalzifizierung erst post mortem bei der Fossilisation auftrat. Nach MÜLLER 1985 soll es sich bei den Überlieferungen jedoch tatsächlich um Verknöcherungen handeln.

pen. Eine Nutzung als Steuer- oder Manövriereinrichtung ist damit nicht gegeben. Vermutlich wird die 1. Dorsale als Stabilisator und als Raumanker eingesetzt. Mit der zunehmenden Nutzung der restlichen Flossen als hoch bewegliche Manövrierorgane wandert die 2. Dorsale nach caudal in eine für diesen Zweck günstigere Position, wo sie schließlich mit der Analen ein vertikales Flossenpaar bildet. Gleichzeitig übernehmen die paarigen Flossen und das entstehende vertikale Flossenpaar neben den Manövrieraufgaben auch Antriebsfunktionen. Damit kann sich sukzessive der für *Latimeria* beschriebene „Sechsflossenantrieb“ entwickeln (siehe Kapitel 4.3.4). Es kommt damit zu einer Aufgabenteilung zwischen einem im langsamen Geschwindigkeitsbereich ökonomischen Paraxialantrieb und einem für schnelle Beschleunigungen geeigneten Axialantrieb.

Eine Spontanentstehung des vertikalen Flossenpaares in Form einer homöotischen Mutation, wie sie von AHLBERG (1992) angenommen wird, kann aus biomechanischen Gründen ausgeschlossen werden. AHLBERG geht zu recht davon aus, daß eine kontinuierliche Transformation zu einer Coelacanthidenflosse, ausgehend von einer 2. Dorsalen bzw. Analen, die wie bei *Eusthenopteron* über keinen muskulären Lobus verfügt und deren Flossenskelett nur aus zwei bis drei kurzen Skelettstäben besteht, die einem breiten Basalelement aufsitzen, nicht möglich ist. Daraus zieht er den von mir nicht geteilten Schluß, daß der für die Coelacanthiformen typische Aufbau des vertikalen Flossenpaares sprunghaft in Form eines einzigen evolutionären Schrittes entstanden sein müsse. Dies sei durch ein, wie er sagt, einfaches Umschalten in der Expression homöotischer Gene zu verwirklichen, die für die Herstellung der paarigen Flossen zuständig sind. Der Flossenaufbau der paarigen Flossen sei quasi auf das vertikale Flossenpaar übersprungen. Somit seien die paarigen Flossen und das vertikale Flossenpaar homolog. TABIN & LAUFER (1993), die sich der Meinung AHLBERGS anschließen, gehen sogar noch weiter. Nach ihnen sollen sich die Bauchflossen der Gnathostomen aufgrund morphogenetischer Mechanismen evolutionär noch vor den Brustflossen entwickelt haben (siehe auch Kapitel 3). Letztere seien dann ebenfalls durch ein Umschalten in den Expressionsorten homöotischer Gene in einem einzigen evolutionären Schritt entstanden. Daß Bauchflossen ohne das Vorhandensein von Brustflossen biomechanisch bzw. hydrodynamisch keinen Sinn machen, wird von den beiden Autoren nicht hinterfragt. Es sollte einen zumindest stutzig machen, daß es, soweit mir bekannt ist, keine einzige rezente oder fossile Fischform gibt bei der die Bauchflossen vorhanden sind, während die Brustflossen fehlen. Der umgekehrte Fall tritt jedoch häufig auf. Nach dem in Kapitel 3.3 vorgestellten Flossenevolutionsmodell sind die Brustflossen vor den Bauchflossen entstanden.

Gegen die genannten Prämissen und Schlüsse AHLBERGS lassen sich zahlreiche Einwände vorbringen. AHLBERG nimmt als Ausgangspunkt einen Flossenauf-

bau an wie er bei *Eusthenopteron* vorliegt, da dies dem, wie er sagt, „Normalzustand“ der Sarcopterygier entspräche. Dieser Schluß ist jedoch nicht zwingend. Die in Kapitel 4.2 vorgestellten Flossentypen der Sarcopterygier weisen eine hohe Diversität auf und zeigen keinesfalls ein einheitliches Muster (Abb. 4.5), so daß es mir nicht möglich erscheint, einen „Normalzustand“ festzulegen. Da von AHLBERG kein Kriterium zur Feststellung der Ursprünglichkeit dieses Zustandes gegeben wird, ist das vorgebrachte Argument wertlos. Geht man statt dessen von einem verzweigten Flossenskelett aus, was durchaus bei den unpaaren Flossen der fossilen Sarcopterygier vorkommt (Abb. 4.5 c, i), ist eine kontinuierliche Transformation zu dem Coelacanthidenzustand, wie gezeigt wurde, leicht möglich. Es besteht daher kein Grund zur Annahme eines makromutativen Schrittes. Gegen eine diskontinuierliche Entstehung sprechen neben den in Kapitel 1 vorgebrachten evolutionstheoretischen Einwänden auch die biomechanischen Zusammenhänge. Die einzelnen Flossen eines Coelacanthiden sind zwar in ihrem grundsätzlichen Aufbau als Unterwasserflügel gleich, doch keinesfalls in jeder Hinsicht identisch. Die in Kapitel 4.2.4 beschriebenen Unterschiede betreffen die äußere Form des Flossenblatts, die Länge und Breite der Axialelemente und die Ausrichtung der an diesen befindlichen Grate sowie den Grad der Blockierung der Interaxialgelenke durch praeaxiale Skelettelemente. Diese Differenzen stehen im Zusammenhang mit den unterschiedlichen Ansatzstellen am Körper und der nicht identischen Wirkungsweise der einzelnen Flossen (siehe Kapitel 4.3.4). Die genannten Unterschiede sind auf alle Fälle so groß, daß würde man die Brust- oder die Bauchflossen an die Stelle des vertikalen Flossenpaares versetzen, eine dysfunktionale Situation entstehen würde. Schon allein die auf den Axialelementen befindlichen Grate, an denen die Flossenmuskulatur ansetzt, würden nicht in die funktionell notwendige Richtung verlaufen. Ein weiterer zu nennender Punkt ist, daß die Ansatzstellen des vertikalen Flossenpaares in einer Inzision liegen, so daß die fusiforme Körperkontur gewahrt bleibt. Bei einer Spontanentstehung des coelacanthiformen vertikalen Flossenpaares müßte also auch gleichzeitig die passende Körperkontur mit den entsprechenden Einbuchtungen entstehen. Andernfalls würden die neu entstandenen Flossen die Hydrodynamik bei der Fortbewegung massiv stören. Dazu kommt, daß diese sofort in die komplexe Flossenkoordination eingebunden sein müßten, um nicht hinderlich zu sein. Dies alles läßt eine diskontinuierliche Entwicklung des vertikalen Flossenpaares ausschließen. Daß die angesprochenen Flossen so ähnlich seien, daß sie nach der Ansicht AHLBERGS als homolog angesehen werden müßten, würde diese Ähnlichkeit zwischen den Bauchflossen zweier Taxa auftreten, spricht nicht für eine Homologie zwischen den paarigen Flossen und dem vertikalen Flossenpaar, sondern allenfalls gegen das Homologisierungsverfahren auf der Basis vermeintlicher Ähnlichkeiten (zur allgemeinen Kritik an diesem Homologisierungsverfahren siehe Kapitel 1.4 u. 5.4.2).

Die von AHLBERG geäußerte Meinung, daß die Anatomie von *Miguashaia* das Modell der ad hoc Entstehung des coelacanthiden vertikalen Flossenpaares bestätige, kann hier nicht geteilt werden. *Miguashaia* besitzt nach CLOUTIER (1996 b) ein vertikales Flossenpaar, bei dem die Flossenstrahlen direkt an der Körperkontur ansetzen (Abb. 4.29). Das Flossenendoskelett kann danach nur von geringer Ausdehnung gewesen sein. Es bestand vermutlich nur aus einem einzigen basalen Element, an das sich die Flossenstrahlen direkt anschlossen. Die AHLBERG'sche Schlußfolgerung hängt davon ab, ob es sich dabei um einen ursprünglichen Zustand handelt. Die Einschätzung der vermeintlichen Ursprünglichkeit von *Miguashaia* beruht vor allem auf dem Besitz einer epizerken Schwanzflosse und den eng beieinander stehenden Flossenstrahlen. Selbst wenn es sich bei den genannten Strukturen tatsächlich um einen ursprünglichen Zustand handeln sollte, was in Einklang mit dem in Kapitel 3.3 vorgelegten Evolutionsmodell stünde, müßte deshalb der Aufbau des vertikalen Flossenpaares nicht zwangsläufig ebenfalls einen ursprünglichen Zustand repräsentieren. Ob es sich bei *Miguashaia* überhaupt um einen potentiellen Vorläufer der Coelacanthiformen handelt kann dem Fossil nicht direkt angesehen werden. Dies läßt sich erst beurteilen, wenn bereits ein Transformationsmodell zur Entstehung der Coelacanthiformen rekonstruiert wurde, nicht umgekehrt (Zu dem Problem der Lesrichtung siehe Kapitel 1.4 und 5.4.2). Auf der Grundlage des in Kapitel 3.3 vorgestellten Gnathostomen-Evolutionsmodells und dem in diesem Kapitel entworfenen Sarcopterygier-Evolutionsmodell handelt es sich bei dem Aufbau des vertikalen Flossenpaares, abgesehen von den Flossenstrahlen, um einen gegenüber der Ausgangskonstruktion abgeleiteten Zustand. Da eine kontinuierliche sowie eine diskontinuierliche Transformation zu dem coelacanthiden Zustand nicht möglich ist, kann *Miguashaia* nicht als Vorläufer des actinistiiden Konstruktionstyps angesehen werden. Sie stellt statt dessen, wie schon an anderer Stelle erwähnt (Kapitel 4.2.4), vermutlich einen eigenen Konstruktionstyp dar, der sich ebenfalls von der in Kapitel 4.4.1 beschriebenen Ausgangskonstruktion der Sarcopterygier prinzipiell ableiten läßt. Wegen der unzureichenden Erhaltung der Fossilien und der geringen Datenbasis soll hier jedoch vorerst auf die Darlegung eines Ablaufmodells verzichtet werden.

Es wurde gezeigt, daß die Bionomie des entstehenden actinistiiden Konstruktionstyps, im Zusammenhang mit der Lokomotionsweise und dem Beutefangmechanismus, auf einem geringen Aktivitätsniveau steht. Auf dieser Basis kann es in ähnlicher Weise wie es bei der Entstehung des neoceratodiden Formtyps diskutiert wurde sowie durch die verringerte Bedeutung des Axialantriebs zu einer allgemeinen Vereinfachung des Axialskeletts kommen. Dies betrifft die vollständige Reduktion der Wirbelelemente bis auf die Bogenelemente und die damit persistierende Chorda dorsalis sowie das entstehende 1:1 Verhältnis zwischen den Neural- bzw.

Hämalfortsätzen und den Skelettstäben der Schwanzflosse. Der Zeitpunkt der Umgestaltung der Rhomboidschuppen zu Cycloidschuppen kann bislang aus mangelndem Verständnis deren mechanischer Bedeutung nicht rekonstruiert werden. Auf der Basis des somit erreichten Konstruktionsniveaus können verschiedene Formtypen entstehen. Der neutrale Auftrieb ermöglicht kurze, gedrungene Körperformen wie etwa bei *Hadronector* (Abb. 4.8 i), *Polyosteorhynchus* und *Macropomoides*, und im Extremfall sogar hochrückige, lateral abgeflachte Formen wie *Allenpterus* (allenpterygider Formtyp). Außerdem kann eine Cranialverlagerung der Bauchflossen, wie sie beim laugiiden Formtyp auftritt, stattfinden. Letztlich erlaubt die Konstruktion eine hohe Variation der Körpergröße. Vermutlich sind auch Modifikationen des Sechsflossenantriebs möglich. Die genannten Variationsmöglichkeiten sind zwangsläufig mit entsprechenden Veränderung der jeweiligen Bionomie verbunden. So kann sich das Aktivitätsniveau in bestimmten Fällen sekundär wieder erhöhen. Es wäre interessant, die vielfältigen fossilen Formen daraufhin zu untersuchen. Dies kann jedoch nicht Gegenstand dieser Arbeit sein.

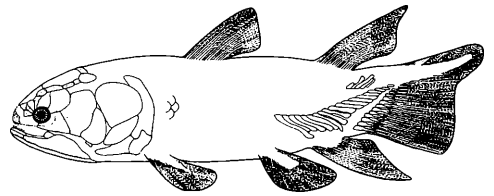


Abb. 4.29 *Miguashaia* (nach CLOUTIER 1996 b)

Rhipidistiider Konstruktionstyp

Der Schädel und der Schultergürtel des rhipidistiiden Konstruktionstyps ist nur wenig gegenüber der hypothetischen Ausgangskonstruktion abgewandelt. Bei allen Formen liegt ein aus spitzen, ungebogenen Zähnen bestehendes Schnappgebiß mit großer Mundspalte vor, das über eine gelenknah ansetzende Kieferschließmuskulatur verfügt. Bei vielen Formen arbeitete der Mund- und Kiemenöffnungsmechanismus vermutlich nach demselben Schema wie bei der hypothetischen Ausgangskonstruktion. Durch die Kopplung der Mundöffnung mit der Kiemenöffnung kann auch der gleiche Beutefangmechanismus angenommen werden. Bei einigen Formen war die Schädel-Schultergürtel-Kinetik möglicherweise an einigen Stellen sekundär immobilisiert (JARVIK 1937, 1980 a, BJERRING 1967, 1972). Dies hätte zum einen eine Verkleinerung der maximalen Öffnungsweite des Mauls sowie eine leichte Verringerung der Kiefernverschlußgeschwindigkeit zur Folge, zum anderen würde sich der Beißdruck erhöhen. Auch wenn eine solche Immobilisierung als prinzipiell möglich angesehen werden muß, ist jedoch umstritten, bei welchen der be-

kannten fossil überlieferten Formen dies der Fall war. Dies ist oft nicht einfach zu entscheiden. Auch der rezente *Latimeria* wurde lange Zeit die Möglichkeit einer Schädelkinetik abgesprochen, bis schließlich an einem frischtoten Tier das Gegenteil bewiesen werden konnte (THOMSON 1966). Im Fall von *Panderichthys* und *Elpistostege* kann es jedoch als sicher angesehen werden, daß kein kinetischer Schädel vorlag, da hier die Wangenbeweglichkeit durch die dorsoventrale Abflachung des Kopfes unterbunden wird (THOMSON 1994). Obwohl bei allen anderen Formen nicht sicher ist ob, oder wie weit der Schädel kinetisch war, kann davon ausgegangen werden, daß diese ihre Beute aufgrund ihrer fusiformen Gestalt und der Bezahnung durch schnelles Heranschwimmen und schlagartiges Packen erwarben.

Die verschiedenen Formtypen des rhipidistiiden Konstruktionstyps lassen sich von einer gemeinsamen Vorkonstruktion herleiten, die wiederum von der hypothetischen Ausgangskonstruktion ableitbar ist. Zunächst findet eine Verkleinerung der unpaaren Flossen und eine drastische Reduktion des Flossenskeletts auf wenige Elemente statt, die im Zusammenhang mit einer Ökonomisierung des axialen Antriebs steht. Da diese im wesentlichen zur Stabilisierung während der axialen Dauerfortbewegung und nicht zum Manövrieren auf engem Raum genutzt werden, können deren Freiheitsgrade gering und ihre Flächen klein sein. Dies verringert den Reibungswiderstand mit dem Lokomotionsmedium und hält den Stabilisierungsaufwand sowie den Erstellungsaufwand klein. Gleichzeitig erfolgt bei den paarigen Flossen eine caudal beginnende Verengung der Basen auf ein einziges proximales Skelettelement und eine zunehmende Flexibilisierung der Hinterkanten (Abb. 4.28 Aa-Ac, Ba-Bc, Ca-Cc), was zu einer Verbesserung der Manövrierfähigkeit führt. Die Fläche der Flossen bleibt dabei etwa gleich und ihre Auftrieb erzeugende Wirkung voll erhalten. Das proximale Skelettelement artikuliert mit einem konvexen Gelenkkopf in einer nach caudolateral weisenden Gelenkpfanne, die sich im Becken bzw. im endoskelettalen Teil des Schultergürtels befindet. Letzterer sitzt dem dermalen Schultergürtel von innen auf.

Die erhöhte Flexibilität der Flossenhinterkante wird strukturell erreicht, indem sich die posterioren Elemente des Flossenskeletts häufiger verzweigen als die anterioren. Auf das kurze, breite proximale Skelettelement folgt posterior ein ebenso gestaltetes Element, während sich anterior ein langes, schmales Element anschließt. Im Gegensatz zum posterioren Element, auf das zahlreiche weitere Elemente folgen, setzen an dem anterioren Element distal nur sehr wenige und zudem kleine Skeletteile an. Die sich an das posteriore Element anschließenden Skeletteile zeigen dann wieder das gleiche Verzweigungsmuster. Auch hier folgt posterior ein kurzes, breites Element, während sich anterior ein längeres sowie schmaleres Element anschließt, an dem wiederum distal nur wenige Skeletteile ansetzen. Der Unterschied

zwischen dem jeweils posterioren und anterioren Element, bezogen auf deren Länge und Breite, nimmt nach distal mit zunehmender Verzweigung ab, bis schließlich keine Differenz mehr feststellbar ist, und am distalen Flossenrand nur noch kleine, gleich große Skeletteile vorhanden sind, an die sich die Flossenstrahlen anschließen. Durch den dargestellten skelettalen Aufbau entsteht an der Flossenhinterkante eine Reihe kurzer, breiter Skeletteile (Axialelemente), deren Größe nach distal abnimmt. Das gleiche gilt für die, von diesen jeweils zur Flossenvorderkante abzweigenden, langen, schmalen Elemente (praeaxiale Skeletteile). Diese überlappen sich aufgrund ihrer Länge gegenseitig, so daß Biegungen limitiert werden, und somit eine steife Flossenvorderkante (leading edge) besteht. Da die Länge der praeaxialen Skeletteile jedoch nach distal abnimmt, verringert sich auch der Grad der Überlappung und damit auch deren biegungsrestringierende Wirkung. Die Flexibilität der Flosse nimmt also nicht nur zur Flossenhinterkante (trailing edge), sondern gleichzeitig auch nach distal zu. Auf dieser Basis läßt sich die Flosse in ihrer Längsachse verdrillen, wodurch prinzipiell alle strukturellen Bedingungen für eine Nutzung als Unterwasserflügel erfüllt sind.

Abgesehen von den genannten Veränderungen gegenüber der hypothetischen Ausgangskonstruktion sind in diesem Entwicklungsstadium alle anderen Konstruktionseigenschaften, wie die Anordnung der Flossen, das Axialskelett, der Bau und die Form der Caudalis, die Art der Beschuppung, der Schädel und die Verspannungsstruktur etwa gleich geblieben. Auch der Auftrieb bleibt nach wie vor negativ. Der axiale Antrieb eignet sich zur ökonomischen Dauerlokomotion bei langsamen und mittleren Geschwindigkeiten. Zusätzlich besteht die Möglichkeit, die paarigen Flossen als paraxiale Antriebsorgane im Bereich geringer Lokomotionsgeschwindigkeiten zu nutzen. Von diesem, von der hypothetischen Ausgangskonstruktion abgeleiteten, Stadium lassen sich alle Formtypen des rhipidistiiden Konstruktionstyps herleiten. Keine der bekannten fossilen Rhipidistierformen entspricht diesem Stadium, das im folgenden als rhipidistiide Ausgangskonstruktion bezeichnet werden soll (siehe Kapitel 5.4.4, Abb. 5.36).

Durch eine stärkere Nutzung der Luftsäcke als Auftriebskörper kann, im Zusammenhang mit einer Ökonomisierung des axialen Antriebs, die Verkleinerung der paarigen Flossen und die Verringerung der Zahl ihrer Skeletteile weiter fortschreiten. Das neue Verzweigungsmuster der Skeletteile ist monoton (Abb. 4.28 Bd, Cd). Auf das kurze, breite proximale Element folgt posterior ein gleichgestaltetes Element und anterior ein stabförmiges Element, an das sich distal keine weiteren Skeletteile anschließen. Am posterioren Skelettelement setzt dann wieder ein gleichgestaltetes und ein stabförmiges Element an und so fort. Die posterioren Elemente (Axialelemente), von denen sich jeweils nur ein stabförmiges Element zur Vorderkante abzweigt (praeaxiale

Elemente), bilden gemeinsam eine Achse. Auch hier nimmt die Länge der Skelettelemente nach distal ab, so daß sich die Überlappung der praeaxialen Elemente in der gleichen Richtung verringert. Der dargestellte skelettale Aufbau der paarigen Flossen entspricht dem des osteolepididen Formtyps, dessen Konstruktionsniveau mit diesem Schritt erreicht ist. Durch die Verringerung der Zahl der Skelettelemente auf etwa die Hälfte der ursprünglichen Zahl und deren veränderte Anordnung ist die Beweglichkeit der Flosse stärker enggeführt und weniger flexibel als bei der rhipidistiiden Ausgangskonstruktion. Trotzdem erfüllen die paarigen Flossen immer noch die Voraussetzungen für eine Nutzung als Unterwasserflügel. Durch die starke Engführung der Flossenbeweglichkeit kann die Ökonomie bezogen auf eine Nutzung der paarigen Flossen als Steuer und/oder Antriebsorgane sogar erhöht werden. Die flügelartige, distal spitz auslaufende Form der Brustflosse von *Sterropterygion* (Abb. 4.15 e) spricht dafür, daß die paarigen Flossen bei einigen Repräsentanten des osteolepididen Formtyps auch als paraxiale Antriebsorgane genutzt wurden. Andere, ebenfalls diesem Formtyp zugerechnete Gattungen wie etwa *Osteolepis*, besaßen dagegen gerundete Brustflossen, die sich vermutlich weniger gut zum Antrieb eigneten. Aus den schon im Fall des dipnoiden Konstruktionstyps genannten Gründen wird hier von einer kreuzweise alternierenden Bewegung der paarigen Flossen ausgegangen.

Innerhalb des osteolepididen Formtyps variiert die Anordnung der Dorsalia. Bei einigen befinden sie sich in der gleichen Position wie bei der rhipidistiiden Ausgangskonstruktion, während sie bei anderen weit caudal liegen. Zwischen diesen beiden Extremen sind zahlreiche fossile Repräsentanten mit intermediären Flossenanordnungen bekannt, die sich, im Sinne einer kontinuierlichen Caudalverlagerung der Dorsalia, in eine Reihe bringen lassen. Sie beginnt mit *Osteolepis macrolepidotus* und *Osteolepis panderi* und führt über *Thursius pholidotus* und *Latvius niger* zu *Thursius macrolepidotus* und *Thursius moy-thomasi* (JARVIK 1948 Fig. 26, 27, 47, 57, 61, 64, 70, JESSEN 1973, Abb. 2 A). Es muß betont werden, daß die aufgeführten fossilen Formen hier nur als Modelle für mögliche Zwischenstadien einer Caudalverlagerung der Dorsalia genutzt werden. Die Reihung ist daher nicht mit der Aussage gleichzusetzen, daß diese in jeder Hinsicht evolutionär voneinander ableitbar sind oder sogar tatsächlich voneinander abstammen. Bezogen auf andere Konstruktionseigenschaften würde sich eventuell eine andere Reihung ergeben. So findet innerhalb des osteolepididen Formtyps bezogen auf die rhipidistiide Ausgangskonstruktion eine Entwicklung von Ringwirbeln durch Verschmelzung von Wirbelementen statt, die auf dem gegenwärtigen Kenntnisstand nicht mit der Verlagerung der Dorsalia in Zusammenhang gebracht werden kann. Zudem kann eine Rückverlagerung der Dorsalia nicht ausgeschlossen werden, wodurch die Einordnung in eine evolutionäre Reihe unmöglich wird. Die Fossilien zeigen nur, daß es

in der Anordnung der Dorsalia eine bestimmte Variationsbreite gab, die nicht im Widerspruch zum Modell steht. Sicher ist, daß die Flossenanordnung mit Konsequenzen für die Fortbewegung verbunden ist.

Eine caudale Lage der Dorsalia vergrößert die axiale Antriebsfläche, wodurch sich die Beschleunigungsleistung erhöht. Wahrscheinlich ist dies mit einer Verschlechterung der Dauerlokomotionsökonomie verbunden. Dies hat wiederum Konsequenzen für den Aktionsradius und den Beutefang. Bei einer stärkeren Nutzung der Luftsäcke als Auftriebsorgane kann die Epizerkie der Schwanzflosse zunehmend zu Gunsten einer symmetrischen Isozerkie aufgegeben werden. Gleichzeitig ergibt sich die Möglichkeit, sich langsam fortzubewegen ohne abzusinken. Auf dieser Basis kann der Axialantrieb weiter in Richtung Beschleunigungsleistung verbessert werden. Bei einer Nutzung der paarigen Flossen als Antriebsorgane, können diese in ökonomischer Weise bei niedrigen Lokomotionsgeschwindigkeiten eingesetzt werden, während der Axialantrieb überwiegend der schnellen Beschleunigung beim Beutefang und/oder bei der Flucht dient (siehe auch EATON 1951). Das auf diese Weise entstandene Konstruktionsstadium entspricht also einem hechtähnlichen Lauerjäger, wie er fossil durch den gyroptychiden und eusthenopteriden Formtyp vertreten ist. Bei letzterem wird die Rhomboidbeschuppung gegenüber einer Cycloidbeschuppung aufgegeben. Die Zusammenhänge für diesen Wechsel sind jedoch bislang unklar. Ebenso ist ungewiß, ob die Aufgabe der Rhomboidbeschuppung vor oder nach der Umwandlung der Schwanzflosse stattfand.

Im Gegensatz zu den bisher abgeleiteten Formtypen, die nur wenig von der rhipidistiiden Ausgangskonstruktion abweichen, liegen beim panderichthyiden Formtyp starke strukturelle Abwandlungen vor. Rein äußerlich fällt schon die extrem dorsoventral abgeflachte Körpergestalt auf. Der sich aus der Abflachung des Kopfes ergebende Verlust der Schädelkinetik wurde schon erwähnt. Die Dorsalia und die Analis sind möglicherweise vollständig verschwunden, und die Epizerkie der Schwanzflosse ist aufgegeben. Statt dessen umläuft ein Flossensaum den gerade ausgezogenen Schwanzabschnitt. Die Zahl der Skelettelemente der paarigen Flossen hat sich gegenüber der rhipidistiiden Ausgangskonstruktion auf etwa ein Viertel der ursprünglichen Zahl verringert (Abb. 4.28 Ce). Während sich der endoskelettale Teil des Schultergürtels vergrößert hat, sind die dermalen Schultergürtелеlemente kleiner geworden. Die die Chorda dorsalis umhüllenden Wirbelemente sind zu Ringwirbel mit langen, breiten Neuralfortsätzen verschmolzen. Im Rumpfbereich laufen die Ringwirbel lateral in rippenartige Fortsätze aus. Die Schuppen sind gegenüber der rhipidistiiden Ausgangskonstruktion verkleinert und haben die Cosmischicht verloren. Sie entsprechen aber strukturell Rhomboidschuppen. Insgesamt hat eine nicht unerhebliche Körpergrößenzunahme stattgefunden.

Die genannten Veränderungen sind mit einem drastischen Wandel der Bionomie verbunden. Vermutlich steht die dorsoventrale Abflachung des Körpers im Zusammenhang mit einer bodennahen Lebensweise. Insgesamt scheint die Konstruktion auf einem geringen Stoffwechselliveau zu stehen und dementsprechend wenig bewegungsaktiv zu sein. Der axiale Antrieb eignet sich weder für eine ökonomische Dauerlokomotion noch für eine effiziente Beschleunigung. Dafür ist die laterale Antriebsfläche viel zu klein und der Rumpf zu breit. Dazu kommt noch die beachtliche Körpergröße, die sich aufgrund der damit verbundenen hohen Massenträgheit negativ auf die Beschleunigungsleistung auswirkt. Die Brustflossen lassen aufgrund ihres Aufbaus und der Umkonstruktion des Schultergürtels eine Nutzung als Unterwasserflügel zu. Der vergrößerte endoskeletale Teil des Schultergürtels bietet Platz für eine kräftige Flossenmuskulatur. Die durch die geringe Zahl der Skelettelemente enggeführte Beweglichkeit der Brustflossen ermöglicht einen ökonomischen Einsatz bei niedrigen Lokomotionsgeschwindigkeiten. Nach VOROBYEVA & KUZNETSOV (1992) ist die Beweglichkeit im Schultergelenk auf Auf- und Abbewegungen beschränkt. Da wahrscheinlich die Dorsalia und die Anals als Stabilisatoren fehlen, scheint auch für diesen Antriebsmechanismus eine Nutzung zur Dauerlokomotion eher unwahrscheinlich zu sein. Bei einer geringen Bewegungsaktivität werden die unpaaren Flossen nicht gebraucht und können im Rahmen einer Verringerung des Material- und Erstellungsaufwandes reduziert werden. In diesem Zusammenhang kann auch die Umwandlung der Schwanzflosse und die Entwicklung eines einfach strukturierten Flossensaums betrachtet werden. Der Beutefang erfolgte vermutlich, indem das Tier, am Bodengrund liegend, auf in greifbare Nähe kommende Beutetiere wartete, die dann mit einem schnellen seitlichen Hieb des flachen Schädels gepackt wurden, indem der ruderartige Schwanz, sich vom flüssigen Medium abstoßend, eine gegenläufige Bewegung ausführte. Möglicherweise steht die verlängerte Schnauze im Zusammenhang mit dem genannten Beutefangmechanismus.

Ob die paarigen Flossen zur Fortbewegung auf dem Bodengrund genutzt werden konnten, oder ob gar, wie von VOROBYEVA & KUZNETSOV (1992) für *Panderichthys* angenommen (siehe auch VOROBYEVA 1992), eine Lokomotion an Land möglich war, ist äußerst fraglich. Gegen diese Annahme spricht vor allem der Bau der Brustflossen. Um sich vom Boden abstoßen zu können ohne abzurutschen, muß sich die jeweilige Extremität im Substrat verankern können (zu diesem Problem siehe Kapitel 5.4.1). Dazu sind Verankerungsstrukturen nötig. Diese sind bei *Panderichthys* jedoch nicht vorhanden. Weder die distalen Skelettelemente noch die Flossenstrahlen zeigen einen gefingerten Aufbau. Sie bilden im Gegenteil sogar eine kompakte, völlig lückenlose Fläche, die sich absolut nicht zur Verankerung im Substrat eignet. Die Landlokomotion des, von VOROBYEVA & KUZNETSOV (1992) als Modell angebe-

nen, Katzenwelses (*Clarias batrachus*) zeigt, daß dieser seine stachelartigen Flossenstrahlen als Verankerungsstrukturen nutzt (IDYLL 1969). Weiter spricht der geringe Aktionsradius der Brustflossen gegen die Möglichkeit der Lokomotion auf festem Substrat. Die Extremität kann, aufgrund der mechanischen Engführungen des Flossenskeletts, gar nicht in eine für die Fortbewegung günstige Position gebracht werden, geschweige denn durch Pro- und Retraktionsbewegungen für Antrieb sorgen. Die bis hierhin genannten Argumente, die gegen eine Fortbewegung auf festem Substrat sprechen, gelten in gleicher Weise auch für den osteolepididen, den gyropytychiiden und den eusthenopteriden Formtyp (kontra ROMER 1933, WESTOLL 1943 b, 1961, ANDREWS & WESTOLL 1970 a, GREGORY 1951 a, SZARSKI 1962, SCHMALHAUSEN 1968, THOMSON 1972, RACKOFF 1980, HINCHLIFFE & JOHNSON 1980, COLBERT & MORALES 1991, WALKER & LIEM 1994 u.v.a.). Ähnlich argumentiert entgegen seiner früheren Auffassung auch THOMSON (1994, S. 103): „It would also be a mistake to exaggerate the extent to which osteolepiform fishes actually used their fins as arms and legs; the fins in the forms that we know are all small and feeble (compared even with the large fins of porolepiforms, coelacanth and the modern lungfish *Neoceratodus*, which have a different internal structure). These fishes obviously could not live out of water.“ (zur gleichen Auffassung siehe auch EATON 1951, LITTLE 1990 u. PRIDMORE 1995).

Auch die Möglichkeit einer Lokomotion durch laterale Körperbiegungen, bei der die Kraft über die steif gehaltenen Extremitäten erfolgt, wie sie von VOROBYEVA & KUZNETSOV (1992) angenommen wird, erscheint für den panderichthyiden Formtyp sehr zweifelhaft, da der breite Körper die laterale Beweglichkeit des Rumpfes stark limitiert. Die von VOROBYEVA & KUZNETSOV (1992, Fig. 1, 4) angegebenen Freiheitsgrade gegenüber Biegungen in der Transversalebene beziehen sich auf eine Rekonstruktion, die nicht mit der fossilen Überlieferung übereinstimmt. Bei dieser entspricht die Breite des Körpers nur etwa einem Siebtel der Körperlänge, während die Körperbreite bei einer Rekonstruktion von VOROBYEVA & SCHULTZE (1991), die sich an der tatsächlichen Schädelbreite des Fossils orientiert, dagegen ein Fünftel der Länge beträgt. Die für die Begründung einer terrestrischen Lokomotion verwendete Rekonstruktion ist also deutlich schmaler und daher lateral beweglicher als die ältere Rekonstruktion. Daß letztere realistischer ist, zeigt sich in den Schädelproportionen. Während das Verhältnis zwischen Schädelbreite und Länge bei der älteren Rekonstruktion wie auch beim Fossil 3:4 beträgt, besteht bei der jüngeren Rekonstruktion ein Verhältnis von 3:5. Der Schädel ist also unrealistisch schmal, genau wie der Körper. Es ist also zu bezweifeln, daß die geforderten lateralen Körperbiegungen auf der Basis der Konstruktion überhaupt möglich waren. Nach dem Axialskelett zu urteilen, war der Körper insgesamt sogar eher rigid, da die rippenartigen Fortsätze im Rumpfbereich unbeweglich mit den

Wirbelkörpern verwachsen waren. Darauf weist VOROB-YEVA (1986, S. 27) sogar selbst hin, indem sie auf die Struktur Wirbelkörper von *Panderichthys* Bezug nehmend folgenden Schluß zieht: „Such a structure means that if *Panderichthys* ever emerged from water on to dry land it could have been for short periods of time only: its body could not have participated in land locomotion and was dragged by the pectoral fins“ Auf der Basis der genannten Überlegungen scheint die Fähigkeit des panderichthyiden Formtyps zur Lokomotion auf festem Substrat sehr gering gewesen zu sein. Die Fähigkeit zur Landlokomotion mit Hilfe der kleinen paarigen Flossen ist auch aufgrund der beachtlichen Körpergröße schwer vorstellbar (eine andere Kritik am Modell von VOROB-YEVA & KUZNETSOV 1992 findet sich bei PRIDMORE 1995).

Auch wenn eine Ableitung des panderichthyiden Formtyps von der rhipidistiiden Ausgangskonstruktion prinzipiell möglich ist, besteht jedoch Unklarheit über den transformativen Weg, da, auf dem momentanen Kenntnisstand, mehrere Möglichkeiten in Frage kommen. Welcher dieser denkbaren Wege beschritten werden kann, hängt vor allem von der Festlegung des Zeitpunkts der dorsoventralen Abflachung ab. Diese kann sowohl schon im Stadium der rhipidistiiden Ausgangskonstruktion als auch erst auf der Basis eines osteolepididen oder gyroptychiiden Formtyps erfolgt sein. Da sich zur Zeit kein Kriterium zur Festlegung des Zeitpunktes der Abflachung finden läßt, müssen alle drei Fälle als prinzipielle Möglichkeiten in Betracht gezogen werden. In jedem Fall muß der Vorläufer Rhomboidschuppen besessen haben, da sich die Schuppen des panderichthyiden Formtyps nicht von Cycloidschuppen ableiten lassen. Allgemein muß auch eine Verringerung der Bewegungsaktivität und damit auch des Aktionsradius stattgefunden haben. Ein erster Schritt in diese Richtung würde sich durch strukturelle Veränderungen ergeben, die zunächst eine Verbesserung der Beschleunigungsleistung, bei gleichzeitiger Verschlechterung der Dauerlokomotionsleistung bewirken. Dies wäre bei einer Vergrößerung der axialen Antriebsfläche durch Caudalverlagerung der Dorsalia der Fall. Auf diese Weise kann ein Lauerjäger mit geringer Lokomotionsaktivität entstehen, der den axialen Antrieb überwiegend nur noch zur Beschleunigung beim Fang von Beute einsetzt, während er zur sonstigen Fortbewegung die paarigen Flossen als Antriebsorgane nutzt. Sofern die Luftsäcke weniger als Auftriebskörper denn als Respirationsorgane genutzt werden, sinkt die Konstruktion bei beendeter Lokomotionsaktivität zu Boden. Die Lauerphasen sind damit zwangsläufig mit einem Ruhen auf dem Substrat verbunden. Kann der Beutefang aus der ruhenden Position auch ohne eine längere Beschleunigungsphase durch eine kurze Fangbewegung erfolgen, besteht die Möglichkeit zur Abflachung des Körpers und der Verkleinerung der axialen Antriebsfläche. Dies ist allerdings nur möglich, wenn der Bionomiekreislauf der Konstruktion geschlossen bleiben kann, wenn also die

Stoffwechselaktivität und/oder das Nahrungsangebot eine weitere Verringerung der Bewegungsaktivität zuläßt.

Nach den schon abgehandelten Formtypen verbleibt nun noch der rhizodontide Formtyp. Da dessen struktureller Aufbau in vielen Bereichen unklar ist, und auch nur unsichere Kenntnisse über dessen Körperform und Flossenanordnung bestehen, kann sich die Ableitung von der rhipidistiiden Ausgangskonstruktion nur auf Teilbereiche der Konstruktion beziehen. Im Gegensatz zu den anderen Formtypen liegt hier keine Reduktion des Brustflossenskeletts vor. Der Aufbau der Skelettelemente entspricht in seinem Verzweigungsmuster der rhipidistiiden Ausgangskonstruktion. Anders als bei dieser sind die ungegliederten proximalen Abschnitte der Flossenstrahlen beträchtlich lang und rigid (Abb. 4.28 Ad). Da nicht klar ist, wie weit die Flossenstrahlen auf das Flossenskelett reichen, ist die Flossenflexibilität schwer einzuschätzen. Es lassen sich nur indirekte Schlüsse ziehen. Da die Brustflossen mit dem Schultergürtel kugelgelenkähnlich artikulieren, ist deren Beweglichkeit außerordentlich hoch. Eine Brustflosse, die durch weit auf das Flossenskelett reichende Flossenstrahlen nahezu starr wäre, könnte nicht in einen sinnvollen Zusammenhang mit dieser Beweglichkeit gebracht werden. Die kugelgelenkähnliche Artikulation steht dagegen mit großer Wahrscheinlichkeit im Zusammenhang mit einer hohen Manövrierfähigkeit und/oder mit einer Nutzung der Brustflossen als Unterwasserflügel. Beides erfordert eine von Flossenstrahlen ungehinderte Skelettmechanik. Es wird daher vermutet, daß die Flossenstrahlen an den distalen Enden des Flossenskeletts ansetzen. Sofern auf den ungegliederten Teil der Flossenstrahlen noch ein mindestens ebenso langer gegliederter Abschnitt folgte, hätte dies zur Folge, daß die Brustflosse gegenüber der rhipidistiiden Ausgangskonstruktion außerordentlich großflächig gewesen wäre. Auf die Flossen würden damit während ihrer Bewegung hohe Biegemomente, vor allem in der Längsachse, wirken. Die langen ungegliederten Abschnitte der Flossenstrahlen würden sich dann im Zusammenhang mit der Stabilisierung des Flossenblatts gegenüber Biegungen erklären lassen. Für diese Deutung spricht auch die beträchtliche Größe des rhizodontiden Formtyps. Mit bis zu 700 cm Körperlänge (LONG 1995) liegt damit eine Vergrößerung um das Zehnfache der rhipidistiiden Ausgangskonstruktion vor.

Es gibt einige Hinweise, die beim rhizodontiden Formtyp auf einen neutralen oder zumindest nahezu neutralen Auftrieb schließen lassen. Dafür spricht neben der hohen Beweglichkeit der Brustflosse auch deren hoher Ansatz am Körper sowie die gedrungene Körpergestalt in Verbindung mit der gewaltigen Größe. Dazu kommt, wenn die Körperform und die Beflossung von *Strepsodus ancylonamensis* repräsentativ für den rhizodontiden Formtyp ist, die symmetrisch isozerke Schwanzflosse sowie Lage und Größe der Dorsalia und der Analis. Unter diesen Voraussetzungen wäre der

Axialantrieb mehr zur Beschleunigung als für eine ökonomische Dauerlokomotion geeignet. Die paarigen Flossen könnten dann bei niedrigen Lokomotionsgeschwindigkeiten als effiziente Manövriereinrichtungen sowie als höchst ökonomische paraxiale Antriebsorgane genutzt werden. Unter diesen Umständen wäre eine Lebensweise auf niedrigem Aktivitätsniveau denkbar, wie sie von der rezenten *Latimeria* bekannt ist (siehe Kapitel 4.3.4). Möglicherweise ist dieser Umstand die Voraussetzung für die enorme Körpergröße. Eine Fortbewegung auf dem Bodengrund scheidet für den rhizodontiden Formtyp aus, da die Struktur der Flossenstrahlen jede Verankerungsmöglichkeit mit dem Substrat verhindert, und die Brustflossen zu hoch am Schultergürtel ansetzen. Auch der vermutete neutrale Auftrieb spricht gegen eine solche Nutzung.

Die hier dargestellte Deutung des rhizodontiden Formtyps steht zugegebenermaßen auf einer schwachen Datenbasis und muß daher mit den nötigen Vorbehalten betrachtet werden. Es ist somit auch wenig sinnvoll, über die Bewegungsfolge der paarigen Flossen zu spekulieren. Besonders für die Rekonstruktion der evolutionären Entstehung des rhizodontiden Formtyps fehlt eine solide Grundlage, da nicht einmal über den Aufbau der Zielkonstruktion Klarheit besteht. Der im folgenden

kurz dargestellte Ablauf muß daher mit noch größeren Vorbehalten betrachtet werden. Geht man von den dargestellten Annahmen über den Aufbau und die Lebensweise des rhizodontiden Formtyps aus, stellt sich der transformative Weg wie folgt dar: Ausgehend von der rhipidistiiden Ausgangskonstruktion, ermöglicht die zunehmende Nutzung der Luftsäcke als Auftriebsorgane eine Caudalverlagerung der Dorsalia sowie eine Erhöhung der Brustflossenbeweglichkeit, die sich durch die Entwicklung eines kugeligen Schultergelenks ergibt. Somit können die Brustflossen mehr und mehr als paraxiale Antriebs- und Manövrierorgane genutzt werden. Dies ist mit einer nachlassenden Bedeutung des Axialantriebs für die Dauerlokomotion verbunden. Mit der fortschreitenden Umgestaltung der Luftsäcke zu Auftriebskörpern, der mit einem Verlust einer respiratorischen Nutzung einhergeht, kann die Epizerkie zu Gunsten einer symmetrischen Isozerkie aufgegeben werden. Mit dem Erreichen eines neutralen Auftriebs kann die Brustflosse in eine für den paraxialen Antrieb und die Manövrieraufgaben günstige, hoch ansetzende Position gelangen. Der im niedrigen Geschwindigkeitsbereich ökonomische Paraxialantrieb ermöglicht eine Verringerung des Aktivitätsniveaus. Der Zeitpunkt der Umgestaltung der Rhomboidschuppen zu Cycloidschuppen kann bislang nicht bestimmt werden.

Many were increasingly of the opinion that they'd all made a big mistake in coming down from the trees in the first place. And some said that even the trees had been a bad move, and that no one should ever have left the oceans.

D. ADAMS

Kapitel 5

Die Entstehung der Tetrapoden-Konstruktion und der Landgang

Es gibt sicherlich nur wenige Themen in der Biologie und der Paläontologie, über die so viel spekuliert und geschrieben worden ist, wie über den Landgang der Wirbeltiere, den evolutionären Übergang von wasserlebenden Fischen zu landlebenden Vierbeinern. So reicht die Literatur bis in die Mitte des 19. Jahrhunderts zurück, also in die Zeit des Aufkommens und der allgemeinen Verbreitung des Evolutionsgedankens. Angesichts dieser langen Zeitspanne intensiver Forschungstätigkeit stellt sich berechtigterweise die Frage, ob die Erforschung des Landganges nicht längst abgeschlossen ist, ob es auf diesem Gebiet überhaupt noch etwas zu erforschen gibt. So stellte HOLMGREN schon 1933 (S. 2) im Zusammenhang mit der Evolution der Tetrapodenextremität fest: „The question of the phylogenetical development of the tetrapod limb has been the subject of so much discussion and investigation, that it might be supposed that there remained nothing more to be said about it that had not been said many times before.“ In der Tat läßt sich beim Studium der immensen Literatur, die sich zu diesem Thema findet, feststellen, daß es im Verlauf der Forschungsgeschichte immer wieder um dieselben Fragestellungen ging. Es zeigt sich aber auch, daß diese Fragen zu allen Zeiten kontrovers diskutiert worden sind, und daß die Diskussion bis heute zu keinem abschließenden Ergebnis gekommen ist. Viel zu lückenhaft sind nach wie vor unsere Kenntnisse. Daß es immer noch viel Neues zur Evolution der Tetrapoden zu sagen gibt, zeigen die zahlreichen Publikationen, die in den letzten Jahren zu diesem Thema erschienen sind. Gerade in der jüngsten Zeit haben sich vor allem durch neue Fossilfunde und neue Forschungsansätze zum Teil überraschende Aspekte ergeben, die zu veränderten Sichtweisen geführt haben. Eine Übersicht über den neusten Stand dieser Forschungsrichtung findet sich bei LOMBARD & SUMIDA (1992), THOMSON (1994), AHLBERG & MILNER (1994) sowie COATES & CLACK (1995). Es

kann also kein Zweifel daran bestehen, daß die Frage nach dem Ursprung der Tetrapoden nach wie vor aktuell und keinesfalls befriedigend beantwortet ist. Einigkeit besteht heute lediglich darüber, daß die Vorläufer der Tetrapoden in der Gruppe der Sarcopterygii zu suchen sind.

Im Verlauf der Forschungsgeschichte zur Entstehung der Tetrapoden haben sich drei inhaltlich überschneidende Schwerpunkte herauskristallisiert: die Suche nach den Vorläufern bzw. den nächsten Verwandten der Tetrapoden, die Frage nach der Entstehung der Tetrapodenextremität und die Rekonstruktion des Landganges. Die Mehrzahl der unzähligen Arbeiten beschäftigt sich mit dem ersten Schwerpunkt. Hierbei stehen sich bis heute unterschiedliche Vorstellungen gegenüber. Zusammenfassende Darstellungen der Theoriegeschichte zur Tetrapodenevolution finden sich bei SCHAEFFER (1965 a), PATTERSON (1980) und ROSEN et al. (1981). Die folgende Darstellung beruht jedoch zum größten Teil auf eigenen Literaturrecherchen.

Im 19. Jahrhundert wurden allgemein die Lungenfische als die nächsten Verwandten der Tetrapoden angesehen (HAECKEL 1866 a, b, 1889, GILL 1872, HUXLEY 1876, COPE 1884, SEMON 1901). Zu dieser Zeit waren viele Wissenschaftler der Meinung, daß die rezenten Lungenfische Amphibien seien (FITZINGER 1837, BISCHOFF 1840, HECKEL 1845, MELVILLE 1848, GRAY 1856, KREFFT 1870), eine Vorstellung die im 20. Jahrhundert nur noch von KESTEVEN (1931 a, b, 1950) vertreten wurde. Andere sahen die rezenten Dipnoi schon damals als Fische an (OWEN 1839, MÜLLER 1844, AGASSIZ 1843, HYRTL 1845, GÜNTHER 1870). Wieder andere (HECKEL 1851, M'DONNELL 1860) rechneten die Lungenfische weder den Fischen noch den Amphibien zu, sondern betrachteten sie als echte Übergangsformen

(Zur Historie dieser Kontroverse siehe auch CONANT 1986). Gegen Ende des 19. Jahrhunderts wurden zunehmend die Crossopterygier in Verbindung mit der Vorfahrenschaft der Tetrapoden gebracht (POLLARD 1891, 1892, EMERY 1887, COPE 1892, DOLLO 1895, KLAATSCH 1896, BAUR 1896), wobei diese sowohl als Vorläufer der Lungenfische als auch der Tetrapoden angesehen wurden, eine Auffassung die im 20. Jahrhundert von FOX (1965) wieder aufgegriffen wurde. Damals jedoch sah man *Polypterus* und *Calamoichthys* als rezente Repräsentanten der Crossopterygii an. So wurde von einigen Autoren auch ein polypterider Flossentyp als Vorläufer der Tetrapodenextremität angenommen (POLLARD 1891, EMERY 1887, KLAATSCH 1896). Mit dem Beginn des 20. Jahrhunderts wurden die Polypteriformes aus dem Kreis der Crossopterygier ausgeschlossen. GOODRICH (1924, S. 936) bemerkt hierzu: „Nevertheless the structure of its scales, the jaw apparatus, the position of its double nostrils on the outer surface of the snout, the absence of a cloaca, the skeleton of the pelvic fin and girdle, and its specialised brain show that *Polypterus* is well on the actinopterygian line of specialisation, as I endeavoured to show in a paper on the subject before the British Association in 1907.“⁵⁴ Damit rückte nun die fossile Gruppe der rhipidistiiden Crossopterygier in den Vordergrund des Interesses, die nun als direkte Vorfahren der Tetrapoden, aber nicht mehr gleichzeitig als Vorläufer der Lungenfische, angesehen wurden (BROOM 1913, WATSON 1913, GREGORY 1913, 1915).

Ab diesem Zeitpunkt geht die überwältigende Mehrheit der Autoren und Autorinnen bis heute davon aus, daß sich die Vorfahren bzw. die nächsten Verwandten der Tetrapoden in der Gruppe der Rhipidistier finden (WATSON 1926, DRUŽININ 1933, GREGORY 1935, 1949, 1951 a, b, GREGORY et al. 1923, GREGORY & RAVEN 1941, STEINER 1935, WESTOLL 1938, 1943a, b, 1961, ANDREWS & WESTOLL 1970 a, b, JARVIK 1942, 1955 b, 1960, 1962, 1963, 1964, 1965 b, 1972, 1980a, b, 1986, 1996 a, b, HOWELL 1944, EATON 1951, 1960, ROMER 1933, 1945, 1956, 1967, SZARSKI 1962, 1977, THOMSON 1962, 1966 c, 1967 a, b, 1972, 1991, 1993, 1994, OLSON 1965, SCHAEFFER 1965 a, b, SCHMALHAUSEN 1968, WAHLERT 1968, BERTMAR 1968 a, b, FEDUCCIA 1971, PANCHEN 1972, PANCHEN & SMITHSON 1987, 1988, MILES 1975, 1977, BJERRING 1975, 1985, 1988, WOROBJEWA 1975 b, LOMBARD & BOLT 1979, 1988, VOROBYEVA 1984, 1986, VOROBYEVA & SCHULTZE 1991, SCHULTZE 1970 b, 1977 b, 1981, 1986, 1991 a, b, 1993, 1996, SCHULTZE & ARSENAULT 1985, MARSHALL & SCHULTZE 1992, EDWARDS 1977, 1989, GAFFNEY 1979, RACKOFF 1980, MAISEY 1986, AHLBERG 1991 a, AHLBERG & MILNER 1994, LONG 1990, 1995, COATES 1994, 1995, COATES & CLACK 1995, CLACK 1997, CLOUTIER 1996 c und viele andere). Während die meisten genannten Autoren von einem eusthenopteronähnli-

chen Vorläufer und einer monophyletischen Entstehung der Tetrapoden ausgehen, wird statt dessen von einigen eine diphyletische Entstehung vertreten. Im Vordergrund steht hierbei vor allen anderen JARVIK mit einer Vielzahl zum Teil sehr umfangreicher Arbeiten (1942, 1955 b, 1960, 1962, 1963, 1964, 1965 b, 1972, 1980a, b, 1986, 1996 a, b). Nach ihm sollen die urodelen Amphibien von porolepiformen und die restlichen Tetrapoden von osteolepididen Crossopterygiern abstammen. Diese Auffassung wurde nur von vergleichsweise wenigen Autoren unterstützt (BJERRING 1975, 1985, 1988, STENSIÖ 1963, HERRE 1964, LEHMAN 1968, NIEUW-KOOP & SUTASURYA 1976). Eine diphyletische Entstehung der Urodela und der restlichen Tetrapoden wurde auch schon von SÄVE-SÖDERBERGH (1933, 1934, 1935) und HOLMGREN (1933, 1939, 1949 a, b) angenommen, wobei hier jedoch Lungenfische anstelle von porolepiformen Crossopterygiern als Vorfahren der Urodelen betrachtet wurden.

Während die Theorie der diphyletischen Entstehung der Tetrapoden wenig Anhänger fand, ging die Auffassung eines monophyletischen Ursprungs aus dem Kreis der osteolepiformen Rhipidistier in die Lehrbücher ein (ROMER 1933, 1945, 1966, COLBERT 1965, PIVETEAU 1966, HEBERER 1967, STARCK 1978, 1979, WAKE 1979, KENT 1983, SIEWING 1985, CARROLL 1988, 1993, STEARN & CARROLL 1989, POUGH et al. 1989, REMANE et al. 1989, BENTON 1990, CHALINE 1990, COLBERT & MORALES 1991, WALKER 1987, WALKER & LIEM 1994 u.a.). Trotz dieses allgemeinen Konsensus, der bis heute anhält „[...] there is now essentially universal agreement that the tetrapods arose from rhipidistian crossopterygians [...]“ (ROMER 1968, S. 70) -, werden die Lungenfische von einigen Autoren aufgrund von Merkmalsanalysen erneut als die nächsten Verwandten der Tetrapoden betrachtet (GARDINER et al. 1979, GARDINER 1980, ROSEN et al. 1981, FOREY 1984, 1986, 1991, FOREY et al. 1991), nachdem sie ein Jahrhundert lang aus der Vorfahrenschaft der Tetrapoden ausgeschlossen waren. Diese Auffassung wird von einigen Molekulargenetikern geteilt, da die Basensequenz der Lungenfisch-DNA größere Ähnlichkeit mit der der Tetrapoden habe als die Basensequenz der DNA von *Latimeria* (MEYER & WILSON 1990, MEYER & DOLVEN 1992, MEYER 1995, ZARDOYA & MEYER 1996). Diese Interpretation ist, neben der Akzeptanz der Methode und des Vergleichsstandards, freilich davon abhängig, ob *Latimeria* überhaupt repräsentativ für die Gruppe der Rhipidistier ist. Selbst wenn es möglich wäre, aufgrund von Basensequenzanalysen eindeutig auf den Verwandtschaftsgrad von Tiergruppen zu schließen, was hier bezweifelt wird, und selbst wenn die rezenten Lungenfische tatsächlich näher mit den Tetrapoden verwandt sein sollten als *Latimeria*, wäre damit noch nicht bewiesen, daß die ausschließlich fossile Gruppe der Rhipidistier zwangsläufig ebenfalls in einem entfernteren Verwandtschaftsverhältnis zu den Tetrapoden stünde als die Lungenfische. Dazu müßte zuvor der Verwandtschaftsgrad

⁵⁴ ROMER zählt die Polypteriformes dagegen im Jahr 1924 noch zu den Crossopterygiern (ROMER 1924).

zwischen Coelacanthiden und Rhipidistiern im Verhältnis zu den Lungenfischen geklärt sein. Wenn der Verwandtschaftsgrad der Person A zu einer Person C nachgewiesenerweise näher ist als der einer Person B zu der Person C, bedeutet dies nicht, daß eine weitere Person D, von der behauptet wird, daß sie der Person B ähnlich sei, auch zwangsläufig einen entfernteren Verwandtschaftsgrad zu der Person C aufweist als die Person A zur Person C. MARSHALL & SCHULTZE (1992) drücken ihre Kritik wie folgt aus: „Comparing extant lungfish and amphibians to understand the origin of tetrapods is a little like trying to establish the morphology possessed by the last common ancestor of birds and mammals in a world where the only surviving mammals are bats.“ Die Kritik an der Argumentation der Molekulargenetiker ließe sich noch weiter fortsetzen. Dies soll hier jedoch unterbleiben, da Verwandtschaftsaussagen nicht im Erkenntnisinteresse der vorliegenden Arbeit liegen und aus methodischen Gründen bewußt ausgeschlossen werden.

Außer den beiden genannten, einander widerstrebenden Ansichten, ob die Lungenfische oder die Rhipidistier die nächsten Verwandten der Tetrapoden seien, gibt es auch Autoren, die quasi den Mittelweg gehen und die Tetrapoden von einem gemeinsamen Vorfahren der Dipnoer und Crossopterygier ableiten. Dabei geht CHANG (1991) aufgrund der großen Ähnlichkeit der bislang ältesten Crossopterygier *Youngolepis* und *Powichthys* (Porolepiformes) mit dem bislang ältesten Dipnoer *Diabolepis* von einer nahen Verwandtschaft und einem monophyletischen Ursprung der Dipnoi und Crossopterygii aus. In ähnlicher Form äußerten sich auch schon GOODRICH (1924), SEWERTZOFF (1908, 1931) und in gewisser Weise auch KESTEVEN (1931 b), was durch folgende Zitate belegt werden soll. GOODRICH, der von einigen Autoren (ROMER 1956, SCHAEFFER 1965 a, b) als einer der ersten angesehen wird, der die Crossopterygier anstelle der Dipnoer als Vorfahren der Tetrapoden betrachtete, bemerkt folgendes (S. 935/936): „In the Devonian strata, however, are found certain very primitive teleostomes, such as *Osteolepis*, which much more closely resemble what we believe to have been the ancestral form. Indeed, as we pass downwards, we find gradual convergence in structure between Teleostomi and Dipnoi, and between these and the Stegocephali, which seem unmistakably to point to a common undifferentiated form from which all three could have evolved. [...] The early Devonian dipnoan *Dipterus* approaches so closely to the osteolepids (in structure of the skull, scales, fins, etc.), that we may be sure these forms cannot have moved very far from the common starting point. We may conclude that the earliest Osteichthyes diverged into teleostome and dipnoan branches and that the tetrapods arose from the base of the latter branch before the Dipnoi had acquired their characteristic specialisation in palate and dentition“ Während GOODRICH trotz der vermuteten gemeinsamen Abstammung offenbar die Dipnoer etwas näher zu den Tetrapoden stellt als die Crossopterygier, scheint SE-

WERTZOFF (1931, S. 112/113) bei einer ähnlichen Sichtweise eher frühe Crossopterygier denn frühe Dipnoer als Tetrapodenvorläufer vorzuziehen: „Wir müssen demnach annehmen, daß die primitiven *Quadrupeda* von einer uns paläontologisch noch unbekanntem Crossopterygierform mit gleich stark differenzierten, mindestens siebenstrahligen Bauch- und Brustflossen abstammen. Mit anderen Worten: sie sind aus einer viel primitiveren Crossopterygierform entsprungen, als diejenigen, die uns bekannt sind, und es liegt der Gedanke nahe, daß eben diese Crossopterygierform den Ahnen der Dipnoer nahestand. Nach all dem deuten beide von uns besprochenen Hypothesen der Abstammung der *Quadrupeda* [von Crossopterygiern bzw. Dipnoern d.A.] darauf hin, daß diese letzteren von einer sehr primitiven, den gemeinsamen stenobasalen Vorfahren der *Dipneusta* und Crossopterygier nahestehenden Form abstammen. Ob wir diese Urform mit dem Namen *Crossopterygii* oder *Dipnoi* bezeichnen müssen, ist zur Zeit sehr schwer zu entscheiden und unserer Ansicht nach auch nicht wichtig.“ (siehe auch SEWERTZOFF 1908, 1927). KESTEVEN (1931 b, S. 263), der, wie schon erwähnt, Lungenfische als Amphibien betrachtet, scheint ebenfalls die Entstehung der Tetrapoden an den gemeinsamen Ursprung der Crossopterygii und Dipnoi zu verlegen: „In conclusion, it may be stated that such resemblances as are demonstrable between the Crossopterygii and the Stegocephali are of two kinds; firstly, parallelisms, which are devoid of phylogenetic significance, and secondly, true homologies. All these latter are more satisfactorily accounted for by the assumption that both groups have derived them from a common ancestor than by the assumption that the tetrapods are derived directly from the Crossopterygii.“

Die Anhänger der dargelegten Ansichten sind aber gegenüber der allgemeinen Auffassung, daß die Tetrapoden direkt von bestimmten Rhipidistiern abstammen, in der absoluten Minderheit. Während bis in die Mitte der 80er Jahre dieses Jahrhunderts *Eusthenopteron* exemplarisch als Modell für die rhipidistiiden Tetrapodenvorfahren galt, werden heute *Panderichthys* und *Elpistostege* (Elpistostegidae ROMER, 1947 = Panderichthyidae VOROBYEVA & LYARSKAYA, 1968) zunehmend als potentielle Vorläufer und/oder nächste Verwandte der Tetrapoden betrachtet (SCHULTZE & ARSENAULT 1985, SCHULTZE 1986, 1991 a, b, 1993, 1996, MARSHALL & SCHULTZE 1992, JANVIER 1986, YU 1990, GEE 1990, VOROBYEVA 1991, 1992, 1994, 1995, VOROBYEVA & SCHULTZE 1991, VOROBYEVA & HINCHLIFFE 1991, 1996, HINCHLIFFE & VOROBYEVA 1994, VOROBYEVA & KUZNETSOV 1992, THOMSON 1991, AHLBERG 1991 b, 1995, AHLBERG & MILNER 1994, AHLBERG et al. 1996, COATES 1994, COATES & CLACK 1995, CLACK 1997, LEBEDEV & COATES 1995, CARROLL 1995, LONG 1995, CLOUTIER 1996 c). Diese Auffassung geht inzwischen auch schon in einige Lehrbücher ein (z.B. CARROLL 1988, 1993, WALKER & LIEM 1994).

Betrachtet man die verschiedenen Ansätze im Verlauf der Historie, lagen im Grunde immer zwei Forschungsziele vor, zum einen die Rekonstruktion der Genealogie (Phylogenese) und zum anderen die Rekonstruktion des evolutionären Ablaufs (Anagenese). Hierbei wird von den meisten Autoren die Bestimmung des nächsten Verwandten der Tetrapoden mit der Suche nach einem potentiellen Vorfahren gleichgesetzt. In diesen Fällen liegt also gleichzeitig ein ordnungstheoretisches und ein entwicklungstheoretisches Erkenntnisinteresse vor. Daß diese beiden Zielsetzungen methodisch unvereinbar sind, wurde bereits in Kapitel 1.4 behandelt (siehe auch Kapitel 5.4.2). Eine der wenigen Ausnahmen unter den sich mit der Evolution der Tetrapoden beschäftigenden Autoren, bei denen die beiden methodischen Ebenen strikt getrennt gehalten werden, sind ROSEN, FOREY, GARDINER und PATTERSON (1981). Von diesen eine rein phylogenetische Zielsetzung verfolgenden Autoren wird die Frage nach dem Vorläufer konsequenterweise bewußt ausgeblendet. THOMSON (1991, S. 490) scheint diese Unterscheidung, wenn auch nicht explizit, ebenfalls zu treffen: „What was the actual ancestor of the tetrapods? We can only say that *Panderichthys*, the Late Devonian organism discovered in Russia, is the oldest known relative to tetrapods. It would, of course, be exceeding the data tremendously to argue that *Panderichthys* was the ancestor. It just happens to be the closest form to tetrapods that we presently know.“ Es ist ebenfalls THOMSON (1994, S. 88/89), der auf das methodische Problem hinweist, daß bei der Rekonstruktion der Tetrapodenvorläufer bestimmt werden muß, was überhaupt unter einem Tetrapoden verstanden werden soll, und der auf die Schwierigkeit aufmerksam macht, festzulegen, ab wann ein Organismus als Tetrapode bezeichnet wird: „The real difficulty in trying to define the first tetrapod as opposed to a generalized tetrapod is that not all these characters could logically be expected to be present in all the very earliest tetrapods. What characters appeared first, and in what order? How many characters would have had to change before we would consider that the line between fish and tetrapods was crossed (Thomson 1991b)?“ Den Worten THOMSONS muß hier noch hinzugefügt werden, daß die als Sortierkriterium verwendeten „Merkmale“ („characters“) bewußt oder unbewußt im Zusammenhang mit einem bestimmten Erkenntnisinteresse über ein Verfahren festgelegt und nicht einfach vorurteilsfrei erkannt oder einfach vorgefunden werden.

Die Frage nach dem, was unter einem Tetrapoden verstanden werden soll, hängt damit davon ab, ob das Forschungsziel darin besteht, Tiergruppen nach bestimmten Kriterien in Form eines Stammbaumschemas zu ordnen, oder ob der transformative Weg von einem Konstruktionstyp in einen anderen rekonstruiert werden soll. Dies markiert den Unterschied zwischen der taxonomisch-phylogenetisch gefaßten Gruppe der „Tetrapoda“ und dem konstruktionsmorphologisch-evolutionär bestimmten Begriff der „Tetrapoden-Konstruktion“ Es

handelt sich dabei um verschiedene Gegenstände, die jeweils einem anderen Modellstandard entsprechen. Dieser Unterschied wird in folgendem Zitat von ROSEN et al. (1981, S. 178) deutlich: „In our view, the reason for that lack of progress is plain enough. It is acceptance of evolution, which has directed attention away from the unsolved problem that occupied pre-Darwinians what are the characters of tetrapods, how are they distinguished from fishes, and from lungfishes in particular - and toward a search for sequence of fossils which will fit the evolutionary doctrine, and toward an interest in process rather than pattern. [...] Acceptance of cladistic methodology during the last few years has begun to direct attention back towards pre-Darwinian problems, problems of pattern.“ Obwohl hier die beiden Erkenntnisinteressen deutlich formuliert werden und auch auf deren methodische Konsequenzen hingewiesen wird, scheinen sich die genannten Autoren nicht über den Modellstatus ihres Forschungsgegenstands bewußt zu sein, denn sie scheinen davon auszugehen, daß der merkmalsorientierte, phylogenetische Ansatz der erfolgversprechende ist, während der prozeßorientierte, evolutionäre den Fortschritt behindert. Diese Einschätzung ist freilich nicht unabhängig vom jeweiligen Erkenntnisinteresse. Eine Zielsetzung kann zwar kritisiert werden, sie kann aber nicht richtig oder falsch sein. So ist zweifellos sowohl eine phylogenetische als auch eine evolutionäre Zielsetzung legitim. Entscheidend ist, daß die beiden methodischen Ebenen nicht miteinander vermischt werden. Gerade dies erfolgt aber in den meisten Fällen. Dies hängt damit zusammen, daß es sich bei allen bisher im Zusammenhang mit der Tetrapodenevolution genannten Arbeiten um naturalistische Ansätze handelt, bei denen keine Trennung zwischen Modellebene und konkreter Ebene gemacht wird (Zum Status des Modells siehe M. GUTMANN 1995). Der Modellstandard wird nicht reflektiert, da alle davon ausgehen, unabhängig vom Erkenntnisinteresse und der Methode (Zweck-Mittel-Relation) an einer einzigen, unmittelbar vorliegenden Realität zu arbeiten (siehe Kapitel 1.1). Es wird nicht erkannt, daß durch das unterschiedliche methodische Vorgehen jeweils ein anderer, wenn auch nicht völlig verschiedener Forschungsgegenstand erstellt wird, selbst wenn am gleichen Material, z.B. am gleichen Fossil, gearbeitet wird (siehe Kapitel 1.2). Statt dessen wird versucht, möglichst viele „Anhaltspunkte“ aus verschiedenen Forschungsbereichen zu sammeln, ohne die methodische Kompatibilität im Zusammenhang mit der jeweiligen Zielsetzung zu überprüfen oder über ein Korrelationsverfahren herzustellen: „In searching for the true primitive state of character, evidence from neither stratigraphy nor functional morphology can be ignored.“ CLACK (1988, S. 717/718). Hinter diesem vordergründig fortschrittlich klingenden Ansatz steht jedoch die Vorstellung, daß Fakten direkt aus der Natur abgelesen werden können, und daß das Sammeln solcher Fakten unmittelbar zu einem Erkenntnisgewinn führt. Es wird dabei vergessen, daß die Fakten aus der Stratigraphie und der funktionellen Morphologie durch Verfah-

ren - also durch zielgerichtetes methodisches Vorgehen - gewonnen werden, und diese nicht von sich aus, weil scheinbar aus derselben Realität stammend, unvermittelt korrelierbar sind. Bei der hier vorliegenden konstruktionsmorphologisch-evolutionären Zielsetzung wird die Korrelation der verschiedenen Bereiche über das Organismusmodell unter Angabe des jeweiligen Modellstandards hergestellt. Eine entsprechende Modellreflexion fehlt jedoch meiner Meinung nach bei allen mir bekannten phylogenetischen Ansätzen.

Die Vermischung der methodischen Ebenen zeigt sich auch bei dem zweiten Schwerpunkt, der evolutionären Entstehung der Tetrapodenextremität. Bei diesem zentralen Thema in der langen Forschungsgeschichte der Tetrapodenevolution wurden bis heute verschiedene Fragestellungen verfolgt: Wie sah die ursprüngliche Tetrapodenextremität aus, und von welchem Flossentyp leitet sie sich ab? Welche Flossenteile sind der Tetrapodenextremität homolog? Auf welchem Weg läßt sich eine Fischflosse in eine Tetrapodenextremität transformieren, und in welchem ökologischen Zusammenhang hat dieser Wandel stattgefunden? Unter den genannten Fragestellungen finden sich sowohl ordnungstheoretische als auch entwicklungstheoretische Zielsetzungen. Bei der Mehrzahl der sich mit der Evolution der Tetrapodenextremität beschäftigenden Wissenschaftlern liegt jedoch überwiegend ein taxonomisch-phylogenetisches Erkenntnisinteresse zugrunde. Im Vordergrund steht hierbei die Homologisierung der Skelettelemente. Dieser Punkt wird bis heute kontrovers diskutiert. Ebenso verschieden sind auch die Ansichten, von welchem Flossentyp sich die Tetrapodenextremität ableitet. Zusammenfassende Darstellungen hierzu finden sich bei SEWERTZOFF (1908), SCHMALHAUSEN (1915), GOODRICH (1930), KALIN (1938), DEVILLERS (1954) JARVIK (1965a, 1980 b) und STARCK (1979).

Zu der Zeit, als die Lungenfische allgemein als die Vorfahren der Tetrapoden galten, wurde entsprechend auch ein Flossentyp als Vorläufer der Tetrapodenextremität angenommen, wie er bei den Lungenfischen auftritt (GEGENBAUR 1865, 1870, 1876, HUXLEY 1876, RABL⁵⁵ 1901, 1910, BRAUS 1901), wobei auch damals schon unterschiedliche Homologisierungen der Skelettelemente vorgenommen wurden. Die genannte Auffassung zur Tetrapodenextremität wird im 20. Jahrhundert nur noch von wenigen Autoren vertreten (KESTEVEN 1950, ROSEN et al. 1981, FOREY 1984). Im Fall der Entstehung der Urodelenextremität gehen auch die Befürworter eines polyphyletischen Ursprungs der Tetrapoden von einem neoceratodusähnlichen Flossentyp aus (HOLMGREN 1933, 1939, 1949 b, JARVIK 1964, 1965 a, 1980 b).

Mit der sich zu Beginn des 20. Jahrhunderts verbreitenden Auffassung, daß die Tetrapoden von Crossopterygiern abstammen, wurde zunächst die Brustflosse von *Polypterus* als Vorläufer der Tetrapodenextremität betrachtet (EMERY 1887, POLLARD 1891, 1892, KLAATSCH 1896). Durch den Ausschluß der Polypteriformen aus dem Kreis der Crossopterygier trat dann ein anderer Flossentyp als Kandidat für den Vorläufer der Tetrapodenextremität in den Vordergrund, der des schon seit 1843 bekannten *Sauripterus* (GREGORY 1911 a, b, 1912, SMITH 1912, BROOM 1913, SEWERTZOFF 1927, ROMER 1933, HOWELL 1935). Dieser Auffassung schloß sich auch HOLMGREN (1949 b), allerdings nur im Fall der nicht urodelen Tetrapoden, an. Als neue Fossilfunde von *Eusthenopteron* bekannt wurden, die gut erhaltene Flossenskelette aufwiesen, verlagerte sich das Interesse auf diesen Flossentyp. Im Anschluß daran wurde die Tetrapodenextremität allgemein von einer eusthenopteronähnlichen Flosse abgeleitet (PATTEN 1912, WATSON 1913, STEINER 1935, WESTOLL 1943a, 1961, ANDREWS & WESTOLL 1970 a, EATON 1951, JARVIK 1964, 1965 a, 1980 b, 1996 b [bei JARVIK nur im Fall der nicht urodelen Tetrapoden], SCHULTZE 1977 b, STARCK 1979, RACKOFF 1980, BJERRING 1985, 1988, EDWARDS 1989 u.a.). GREGORY, der die Tetrapodenextremität, wie erwähnt, zunächst von einem sauripterusähnlichen Flossentyp ableitete (1911 a, b, 1912, 1915), legt sich in späteren Arbeiten offenbar nicht mehr auf eine bestimmte Rhipidistierform fest. So zeigen die Abbildungen der Ableitungsmodelle, zum Teil sogar in derselben Arbeit, mal eine *Sauripterus*-Flosse (GREGORY 1949, Fig. 31, GREGORY et al. 1923, Fig. 3) und mal eine *Eusthenopteron*-Flosse (GREGORY 1935, Fig. 3-6, 1949, Fig. 10, 1951 b Fig. 11.1, 11.10 a, 11.15, 11.16, GREGORY & RAVEN 1941, Fig. 24, 25, 28, 34) als Vorläufer der Tetrapodenextremität. Häufig finden sich auch Abbildungen, bei denen die *Eusthenopteron*-Flosse mit zusätzlichen distalen Skelettelementen dargestellt ist, wodurch das Flossenskelett einen vielstrahligen Aufbau erhält (GREGORY 1951 b, Fig. 10.18, 10.19 H, 11.9, 11.10 c, GREGORY & RAVEN 1941, Fig. 7, 18, 20, Pl. 4, 5).

Einige andere Autoren legen sich ebenfalls nicht auf einen bestimmten Rhipidistier-Flossentyp als Vorläufer der Tetrapodenextremität fest (z. B. GOODRICH 1930, HOWELL 1944, SZARSKI 1962, SCHMALHAUSEN 1968, THOMSON 1968 a, 1972, 1994). Interessanterweise entwarf SEWERTZOFF (1908, S. 413/414), noch bevor Informationen über die Struktur der Rhipidistierflossen bekannt wurden, einen hypothetischen Flossentyp als Ausgangspunkt für die Entwicklung der Tetrapodenextremität, der prinzipiell dem Grundmuster der rhipidistiiden Flossenform gleichkommt: „Wie wir uns den Bau dieser Extremität vorstellen, haben wir im Vorgehenden ausführlich erörtert; hier will ich nur einen Punkt betonen: die Axe dieser Extremität lag in einem spitzen Winkel zu der Körperaxe, die Basis der Extremität war breit, und das Skelett nach dem Typus eines biserialen Archipterygiums gebaut; die beiden Seiten dieses Ar-

⁵⁵ RABL geht im Gegensatz zu den anderen genannten Autoren anstelle eines neoceratodusähnlichen Flossentyps von einer Flossenform aus, wie sie von *Lepidosiren* und *Protopterus* bekannt ist.

chipterygiums waren jedoch ungleichmäßig entwickelt: an der praeaxialen Seite war eine grössere Anzahl von Strahlen vorhanden als an der postaxialen, und eben der proximale Abschnitt der Axe war an der postaxialen Seite frei von Strahlen. Doch ist dies nicht so zu deuten, dass hier primär ebenfalls Strahlen vorhanden waren und dass sich dieselben bei der Entwicklung des Chiridiums reduziert haben; daraus, dass die Extremität mit breiter Basis der Körperwand aufsitzt, folgere ich, dass hier (d.h. an der postaxialen Seite des Humerus und der Ulna) überhaupt keine Strahlen angelegt wurden, da diese Seite der primitiven Extremität nicht frei war, sondern mit der Rumpfwand grenzte; die Radien sassen folglich nur am distalen freien Abschnitt, wie bei den Selachiern. [...] Wir kommen also zu dem Schlusse, dass wir unter den Extremitäten der rezenten Fische keine bestimmte Form finden können, auf die wir die Extremität der Pentadactylie zurückführen können. In einigen Merkmalen nähern sich diese Extremitäten den Ganoiden, in anderen den Selachiern oder Dipnoern. Wir müssen annehmen, dass die Extremitäten der Tetrapoden sich aus einer noch unbekanntem Form, welche in mancher Hinsicht einen sehr primitiven Bau besass, herausdifferenziert haben.“ Erstaunlich ist, daß SEWERTZOFF (1908) und SCHMALHAUSEN (1915, Fig. 16) fast ein Jahrhundert, bevor die Polydactylie der ältesten Tetrapoden bekannt wurde (COATES & CLACK 1990), entgegen der bis dahin gängigen Meinung einer ursprünglich pentadactylen Tetrapodenextremität, von einer siebenstrahligen Extremität als Ausgangsform ausgingen. Dazu SEWERTZOFF (1931, S. 112): „Wir haben Gründe, anzunehmen, daß die Extremitäten der Vorfahren der *Quadrupeda* (J.J. Schmalhausen) ursprünglich nicht fünfstrahlig, sondern wahrscheinlich siebenstrahlig waren [...]“ Die Ansicht SEWERTZOFFS und SCHMALHAUSENS wurde jedoch weitgehend ignoriert, so daß die erst vor kurzem entdeckte Polydactylie der Extremitäten von *Ichthyostega*, *Acanthostega* und *Tulerpeton* von den meisten Paläontologen als Überraschung gewertet wurde. Auf den Umstand, daß dies jedoch gar nicht so überraschend ist, macht auch THOMSON (1994, S. 86/87) aufmerksam: „This result is less surprising if one remembers that the rhizodontid *Sauripterus* (Fig. 3) has at least eleven rays in its fore limb [Thomson, 1968]. Here is a case where too much attention has been paid to the fish species *Eusthenopteron foordi*.“

Entgegen der letztgenannten Vorstellung wird die Tetrapodenextremität in neuerer Zeit von zahlreichen Autoren von einem panderichthysähnlichen Flossentyp abgeleitet (VOROBYEVA 1991, 1992, 1994, VOROBYEVA & SCHULTZE 1991, VOROBYEVA & HINCHLIFFE 1991, 1996, HINCHLIFFE & VOROBYEVA 1994, VOROBYEVA & KUZNETSOV 1992, SCHULTZE 1991 a, SHUBIN et al. 1997), einem Flossentyp, der distal nur in drei Strahlen ausläuft. In diesem Zusammenhang treten zunehmend Ansätze in den Vordergrund, die sich mit der Evolution der Tetrapodenextremität auf der Grundlage von Morphogenesemechanismen rezenter Tetrapoden auseinan-

dersetzen. Hierbei wird anstelle der Homologisierung von Skelettelementen eine Homologisierung von Extremitätenbereichen vorgenommen. Zusammenfassende Darstellungen finden sich hierzu bei SHUBIN (1995) sowie VOROBYEVA & HINCHLIFFE (1996). Eine ausführliche Auseinandersetzung mit diesem Ansatz und der Ableitung der Tetrapodenextremität von einer Flosse des *Eusthenopteron*- bzw. *Panderichthys*-Typus erfolgt in Kapitel 5.4.2.

Da bei den meisten der bisher genannten Autoren, wie erwähnt, ein phylogenetisches Erkenntnisinteresse vorliegt, finden sich nur selten Transformationsmodelle, die den morphologischen Wandel einer Fischflosse zu einer Tetrapodenextremität darstellen (KLAATSCH 1896, Fig. 13-17, 31, 32, 37-42, EMERY 1887, RABL 1901, Fig. 35, HOWELL 1935, Fig. 1, GREGORY 1935, Fig. 3-6, 1949, Fig. 10, 31, 1951 b, Fig. 11.1, 11.10 a, 11.15, 11.16, GREGORY et al. 1923, Fig. 3, GREGORY & RAVEN 1941, Fig. 24, 25, 28, 34, WESTOLL 1943 a, Fig. 1 F-H, 1961, Fig. 6, EATON 1951, Fig. 4, JARVIK 1964, Fig. 27, 1980 b, Fig. 84). Aber auch in diesen Fällen besteht das Erkenntnisinteresse in der Homologisierung der Skelettelemente und weniger in der funktionellen Transformation der Strukturen. So wird nicht überprüft, ob die postulierten Zwischenstadien funktionstüchtig und nutzbringend für den Organismus sind, obwohl bei dem einen oder anderen Autor funktionelle Aspekte beim Wandel der Lokotionsform mitreflektiert werden. Bei den Ableitungen handelt es sich daher eher um Gestalttransformationen als um die Darstellung eines biomechanischen Funktionswandels. Dies gilt bis zu einem gewissen Grad sogar für das Transformationsmodell RACKOFFS (1980), obwohl hier biomechanische Aspekte ausführlich diskutiert werden, denn auch hier steht weniger der transformative Weg des strukturellen Wandels in Form funktionstüchtiger und für den Organismus nutzbringender Entwicklungsschritte im Vordergrund, sondern die Homologisierung der Skelettelemente. Die Einbeziehung biomechanischer Gesichtspunkte wird hier also vorrangig genutzt, um phylogenetische Schlußfolgerungen zu ziehen, etwa im Zusammenhang mit der Mono- bzw. Polyphyliedfrage der Tetrapoden. Konstruktionsmorphologische Ableitungen der Tetrapodenextremität, bei denen der transformative Weg als Ökonomisierung von spezifischen Leistungen des Organismus dargestellt wird und keine phylogenetische (genealogische) Zielsetzung vorliegt, sind mir nur von PETERS & W.F. GUTMANN (1978) sowie PETERS (1985 b, 1993) bekannt (siehe auch BONIK 1978 und HERKNER 1989). Die genannten Autoren legen sich jedoch nicht auf einen bestimmten Flossentyp als Vorläufer der Tetrapodenextremität fest, so daß die Transformationsmodelle in dieser Hinsicht wenig differenziert und daher recht unverbindlich bleiben. Rein funktionelle Ansätze, bei denen der Übergang von einer Fischflosse zu einer Tetrapodenextremität weniger unter dem Aspekt der strukturellen Veränderungen als unter dem Gesichtspunkt der evolutionären Entwicklung der quadrupeden

terrestrischen Lokomotionsweise und der Entstehung der ersten Gangarten betrachtet wird, sind ebenfalls in der Minderheit (HOWELL 1944, GRAY 1944, 1968, SUKHANOV 1974, EDWARDS 1977, BRINKMAN 1981, ASHLEY-ROSS 1994 a, PRIDMORE 1995).

In der Regel wird die evolutionäre Entwicklung der Tetrapodenextremität im Zusammenhang mit dem Landgang, dem dritten noch zu behandelnden thematischen Schwerpunkt, betrachtet. Dabei stellt sich die Frage, ob die Tetrapodenextremität schon im Wasser oder erst an Land entstanden ist. War es also die Entwicklung der Tetrapodenextremität, die erst die Möglichkeit zum Landgang eröffnete, oder wurden umgekehrt, durch die Landaufenthalte eines mit Flossen versehenen Organismus, die notwendigen Voraussetzungen für die Entstehung der Tetrapodenextremität geschaffen? Hierzu sind in der Forschungsgeschichte zahlreiche Szenarien entworfen worden. Zusammenfassende Darstellungen finden sich bei SZARSKI (1962), ANDREWS & WESTOLL 1970 a, FEDUCCIA (1971) sowie COATES & CLACK (1995). Im allgemeinen geht es bei den Theorien um die ökologischen Bedingungen unter denen der Landgang stattgefunden hat und um die Frage, was die Tetrapodenvorläufer dazu veranlaßte, an Land zu gehen.

Als die bislang populärste Theorie, die Eingang in viele Lehrbücher, ja sogar in Schulbücher fand, kann die vor allem von ROMER propagierte Vorstellung gelten, wonach periodisch austrocknende Gewässer die Vorfahren der Tetrapoden dazu veranlaßt haben sollen, über Land zur nächstgelegenen Wasserstelle zu wandern, wodurch die Voraussetzungen für die Entstehung der Tetrapoden im allgemeinen und der Tetrapodenextremität im besonderen geschaffen worden seien (BARRELL 1916, LULL 1918, ROMER 1933, 1945, 1958, 1966, 1967, GREGORY 1951 a, b, STARCK 1978, HINCHLIFFE & JOHNSON 1980, MOSSMAN & SARJEANT 1983, WALKER & LIEM 1994). Hiervon ausgehend haben sich einige Varianten bzw. Alternativen zu dieser Vorstellung entwickelt, bei denen das periodische Austrocknen der Gewässer als Randbedingung für den Landgang der Tetrapoden meist akzeptiert wird, als treibende Kraft für das Verlassen des Wassers jedoch andere Faktoren als ausschlaggebend betrachtet werden. In diesem Zusammenhang werden folgende Ursachen angegeben: das Ausweichen in einen Lebensraum mit geringem oder sogar ohne Feinddruck, die Nutzung neuer Nahrungsgründe, das Ausweichen vor dem in den sich verkleinernden Gewässern größer werdenden Populationsdruck, die durch Konkurrenzvermeidung getriebene Verbreitung in einen von Artgenossen noch unbesiedelten Lebensraum und das Ablegen von Eiern in unbesiedelte Gewässer. (EWER 1955, GOIN & GOIN 1956, SCHMALHAUSEN 1957, 1968, COWLES 1958, WARBURTON & DENMAN 1961, SZARSKI 1962, HOLMAN 1969, ANDREWS & WESTOLL 1970 a FEDUCCIA 1971, COLBERT & MORALES 1991, LONG 1995). Unabhängig davon, ob ein periodisches Austrocknen der Gewässer als Randbedingung

für den Landgang akzeptiert wird, oder ob stattdessen von einem kontinuierlich mit Wasser versorgten Sumpfbiotop ausgegangen wird (z.B. WESTOLL 1943 b, 1961, INGER 1957), ist für die Mehrzahl der Ansätze kennzeichnend, daß die Entstehung der Tetrapoden in einen direkten Zusammenhang mit dem Erreichen eines neuen Wasserkörpers über den Landweg gebracht wird⁵⁶ Für die meisten der genannten Ursachen des Landgangs ist diese Bedingung jedoch nicht unbedingt notwendig, so werden die gleichen Argumente auch von Autoren angeführt, die statt der fakultativen Landexkursionen der Tetrapodenvorläufer einen kontinuierlichen Lebensraumwechsel annehmen (BERRY 1929, GUNTER 1956, THOMSON 1969, 1993, 1994, POUGH et al. 1989).

Heute scheint sich die Ansicht durchzusetzen, daß die Tetrapodenextremität im Wasser und nicht erst an Land entstanden ist (EDWARDS 1989, POUGH et al. 1989, THOMSON 1994, COATES & CLACK 1990, 1991, 1995, CLACK & COATES 1995, CLACK 1997, GEE 1991, AHLBERG & MILNER 1994, HINCHLIFFE 1994, VOROBYEVA & HINCHLIFFE 1996, DAESCHLER & SHUBIN 1995, PRIDMORE 1995). Zu dieser Einschätzung ist es vor allem durch die zunehmende Zahl der fossilen Überlieferungen gekommen, die auf eine aquatische Lebensweise der ältesten bislang bekannten Tetrapoden hinweisen (siehe Kapitel 5.2), wie etwa der Besitz von Flossenstrahlen, das Vorhandensein eines Seitenlinienorgans und die nicht eingeschnürte Chorda dorsalis. Von besonderer Bedeutung ist in diesem Zusammenhang der Nachweis von Kiemenbögen bei *Acanthostega* gewesen. Aber auch schon vor diesen Entdeckungen haben einige wenige Autoren eine aquatische Entstehung der Tetrapodenextremität auf der Basis von theoretischen Erwägungen angenommen (GREGORY 1911 b, SEWERTZOFF 1927, EATON 1951, 1960, GUNTER 1956). So macht GUNTER (1956, S. 495) auf einfache Weise klar, daß Beine nicht prinzipiell im Zusammenhang mit einer Lokomotion an Land entstehen müssen: „Thousands of species of aquatic arthropods, whose ancestors never left the water in all their evolutionary history, have perfectly good walking legs. The legs and mechanics of walking in the land crabs differ in no fundamental aspect from those of their relatives that never left the sea.“ Die Frage, ob sich die Tetrapodenextremität unter Wasser, an Land oder unter Flachwasserbedingungen entwickelt hat, wird in Kapitel 5.4.1 ausführlich diskutiert.

Ein weiterer Punkt, der im Zusammenhang mit dem Landgang diskutiert wird, ist die Frage, ob die Besiedlung des Landes von limnischen oder marinen bzw. brackigen Bedingungen ausgegangen ist. Die klassische und bislang auch am häufigsten vertretene Sichtweise besteht darin, daß die Vorfahren der Tetrapoden Süß-

⁵⁶ ORTON 1954 geht dagegen davon aus, daß das Austrocknen der Gewässer nicht zu Wanderungen, sondern zum Eingraben ins Substrat führte und sich die Tetrapodenextremität zunächst als Grabwerkzeug entwickelt hat.

wasserbewohner gewesen seien, und der Landgang von dort aus stattgefunden habe (BARRELL 1916, SCHAEFFER 1965 a, ROMER 1933, 1945, 1958, 1966, 1967, SCHMALHAUSEN 1968 und viele andere). Dieser Standpunkt hängt vor allem damit zusammen, daß schon die Entwicklung von luftatmenden Fischen im Süßwasser vermutet wird, und daß es unter den rezenten Amphibien keine marinen Formen gibt. In letzter Zeit häufen sich jedoch die Hinweise, die die zuerst von THOMSON (1969, 1980, 1994) vertretene Ansicht bestätigen, daß die Vorläufer der Tetrapoden fähig waren, sowohl in marinem als auch in limnischem Milieu zu überleben. Dafür spricht zum einen die weltweite Verbreitung der Sarcopterygier bzw. der frühen Tetrapoden (siehe auch PANCHEN 1977 u. LONG 1990, 1995) und zum anderen, daß deren fossile Überlieferungen in marinen wie in limnischen Ablagerungen gefunden werden (siehe auch LEBEDEV 1990, LEBEDEV & CLACK 1993 u. COATES & CLACK 1995). Nach PACKARD (1974, 1976) sei die Entwicklung lungenatmender Formen unter marinen Bedingungen wahrscheinlicher als unter limnischen. Außerdem seien marine Formen nach BRAY (1985) aufgrund ihrer Osmoregulation besser geeignet, den an Land drohenden Wasserverlust zu verhindern. Die beiden letzten Punkte leiten von den ökologischen Zusammenhängen beim Landgang zu den physiologischen Veränderungen über, die mit dem Wechsel des Lebensraums verbunden sind. Da sowohl die morphologischen als auch die physiologischen Voraussetzungen für den Landgang in Kapitel 5.4.1 ausführlich behandelt werden, wird an dieser Stelle nicht weiter auf dieses Thema eingegangen.

Betrachtet man die bis hierhin dargestellten thematischen Schwerpunkte und Fragestellungen, wird deutlich, daß bei der Erforschung der evolutionären Entstehung der Tetrapoden zu allen Zeiten verschiedene Erkenntnisinteressen vorlagen. Je nach Zielsetzung wurden andere Methoden verwendet, die dann auch zu unterschiedlichen Ergebnissen und entsprechend auch zu anderen Interpretationen führten. Bis heute wird von der überwältigenden Mehrzahl der sich mit dem Thema der Tetrapodenevolution beschäftigenden Autoren die Abhängigkeit der Forschungsergebnisse vom jeweiligen Erkenntnisinteresse und der Wahl der Mittel (Methode) nicht gesehen. Auf die dadurch auftretende Vermischung der methodischen Ebenen und die resultierenden Kommunikationsprobleme, die sich durch die nicht erfolgte Gegenstandskonstitution ergeben, wurde bereits hingewiesen. In der vorliegenden Arbeit handelt es sich bei den Forschungs- bzw. Transformationsgegenständen, wie schon an anderer Stelle erwähnt, um bionome Konstruktionen, die schon auf der Ebene der Gegenstandskonstitution entwicklungstheoretisch bestimmt wurden. Es lassen sich daher auf dieser Basis auch keine phylogenetisch-taxonomischen Schlußfolgerungen ziehen. Ziel dieses Kapitels ist allein die Rekonstruktion des kontinuierlichen konstruktiven Wandels von einer mit Flossen bestückten und im Wasser lebenden Fisch-

konstruktion zu einer mit Beinen versehenen und an Land lebenden Tetrapoden-Konstruktion. Dazu muß sowohl die Ausgangs- als auch die Zielkonstruktion bestimmt werden. So erfolgt zunächst eine Bestandsaufnahme der ältesten bekannten fossilen Tetrapodenreste und eine Konstruktionsanalyse der am besten erhaltenen Formen. Auf dieser Grundlage und den Kenntnissen über rezente und fossile Tetrapoden wird eine hypothetische Tetrapoden-Konstruktion als Zielkonstruktion formuliert, von der zumindest ein großer Teil der bekannten Tetrapoden-Konstruktionen prinzipiell ableitbar sein muß. Anschließend wird überprüft, ob sich unter den in Kapitel 4 analysierten Sarcopterygierformen Kandidaten finden, die sich als Ausgangskonstruktion für die Entwicklung der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion eignen. Zuvor werden die Kriterien für die Entstehung einer Tetrapoden-Konstruktion analysiert. Nach der Bestimmung und Beschreibung der Ausgangskonstruktion erfolgt die Formulierung eines Ablaufmodells, das den transformativen Weg bis zur Entstehung der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion nachzeichnet. Dieses Modell muß sich an die in den vorangegangenen Kapiteln vorgestellten Ablaufmodelle anschließen lassen.

5.1 Bestandsaufnahme der ältesten Tetrapodenfossilien

Die bislang ältesten als Tetrapoden interpretierten Fossilien finden sich in Ablagerungen des Oberdevon. Es werden zur Zeit neun Formen in Betracht gezogen (Liste 5.1): *Ichthyostega* SÄVE-SÖDERBERGH, 1932 (Abb. 5.1 b), *Ichthyostegopsis* SÄVE-SÖDERBERGH, 1932, *Acanthostega* JARVIK, 1952 (Abb. 5.1 a), *Tulerpeton* LEBEDEV, 1984, *Hynierpeton* DAESCHLER et al., 1994, *Elginerpeton* AHLBERG, 1995, *Ventastega* AHLBERG et al., 1994, *Metaxygnathus* CAMPBELL & BELL, 1977 und *Obruchevichthys* VOROBYEVA, 1977⁵⁷ Dazu kommen noch als Tetrapodenreste interpretierte, bisher nicht zugeordnete, unbekannte Fragmente aus der Tula Region in Rußland (LEBEDEV & CLACK 1993) und von den lettischen Fundstätten Ketleri (Abb. 5.9 f) und Pavari (AHLBERG et al. 1994). Der Erhaltungszustand und die Komplexität der überlieferten Fossilien ist sehr unterschiedlich. Am meisten bekannt ist über *Ichthyostega* und *Acanthostega* aus den Ablagerungen des „Old Red Sandstone“ Ostgrönlands. Hier finden sich nahezu alle Bestandteile des Skeletts sowie artikulierte Skeletteile. Von dem aus der gleichen Gegend stammenden *Ichthyostegopsis* existiert nur ein einziger fragmentarischer

⁵⁷ Abgesehen von *Ichthyostega* besteht jede Gattung nur aus einer einzigen Art. Zur Kennzeichnung des Fossilmaterials kann daher auf die binären Artbezeichnung verzichtet werden. In Anlehnung an JARVIK (1980 a, 1996 a) wird für *Ichthyostega* aufgrund der schwierigen Zuordnung des Fossilmaterials zu den vier von SÄVE-SÖDERBERGH (1932) aufgestellten *Ichthyostega*-Arten ebenso nur der Gattungsname verwendet.

Schädel (Abb. 5.3 c), der eventuell *Ichthyostega* zugeordnet werden muß (JARVIK 1996 a). Artikulierte Reste des Postcranialskeletts finden sich auch von *Tulerpeton* aus der Tula Region in Rußland. Von dem aus der Catskill Formation in Pennsylvania stammenden *Hynerpeton* ist nur ein tetrapodenähnliches Schultergürtelfragment (Abb. 5.8 e) und einige wenige Bruchstücke des Schädels sowie Schuppen bekannt, die diesem zugeordnet werden (DAESCHLER et al. 1994).

Von *Ventastega* aus den lettischen Fundstätten Keleri und Pavari sowie von *Elginerpeton* aus den schottischen Scat Craig Beds finden sich neben zahlreichen Cranialfragmenten (Abb. 5.3 d) auch nicht-artikulierte Bestandteile des Postcranialskeletts, die als Tetrapodenreste angesehen werden (Abb. 5.9 e). Bei beiden ist jedoch die Zuordnung der Postcranialfragmente zu den taxonomisch relevanten Schädelresten nicht sicher. Es

kann nicht ausgeschlossen werden, daß die genannten Postcranialskelettreste einer neuen Form zuzuordnen sind, deren Schädel noch nicht bekannt ist. Wäre letzteres der Fall, bliebe die Frage offen, ob die somit nur durch Schädelreste repräsentierten Formen *Ventastega* und *Elginerpeton* tetrapodenähnliche Postcranialskelette mit beinähnlichen Extremitäten besaßen oder nicht. Diese Frage ist vor allem im Zusammenhang mit den als Sarcopterygier kategorisierten Elpistostegiden (= Panderichthyiden) *Elpistostege*, *Panderichthys* und *Obruchevichthys* von Bedeutung (siehe Kapitel 4), denn *Elpistostege*, von dem nur der Schädel bekannt ist, wurde zunächst anhand von Schädelmerkmalen den Tetrapoden zugeordnet (WESTOLL 1938). Später wurde *Elpistostege* jedoch, ebenfalls aufgrund von Schädelähnlichkeiten, zu dem von GROSS (1930) als Sarcopterygier identifizierten *Panderichthys* gestellt (WOROBJEWA 1973, SCHULTZE & ARSENAULT 1985).

Liste 5.1 Devon-Tetrapoden

Ichthyostegidae SÄVE-SÖDERBERGH, 1932: *Ichthyostega* SÄVE-SÖDERBERGH, 1932 (o. Famennium), *Ichthyostegopsis* SÄVE-SÖDERBERGH, 1932 (o. Famennium)

Acanthostegidae JARVIK, 1952: *Acanthostega* JARVIK, 1952 (o. Famennium)

Ichthyostegalia incertae sedis *Hynerpeton* DAESCHLER et al., 1994 (Famennium), *Metaxygnathus* CAMPBELL & BELL, 1977 (u. Famennium), *Ventastega* AHLBERG et al., 1994 (o. Famennium)

Elginerpetontidae AHLBERG, 1995: *Elginerpeton* AHLBERG, 1995 (o. Frasnium), *Obruchevichthys** VOROBYEVA, 1977 (o. Frasnium)

Tulerpetontidae LEBEDEV & COATES, 1995: *Tulerpeton* LEBEDEV, 1984 (o. Famennium)

Zuordnung in Anlehnung an: JARVIK (1952, 1980 a), DAESCHLER et al. (1994), LEBEDEV & COATES (1995), CAMPBELL & BELL (1977), AHLBERG (1995) u. AHLBERG et al. (1994)

**Obruchevichthys* wird von anderen Autoren zu den Elpistostegidae innerhalb der Sarcopterygii gestellt

Mit der Entdeckung des Postcranialskeletts von *Panderichthys* und der Kenntnis seiner fischflossenähnlichen Extremitäten (WOROBJEWA 1975 a, VOROBYEVA 1980) wurde *Elpistostege* endgültig aus der Gruppe der „Vierfüßer“ ausgeschlossen und aus einem Tetrapoden ein Sarcopterygier. Ebenso wie *Elpistostege* wurde auch *Obruchevichthys*, von dem nur fragmentarische Schädelreste aus Ablagerungen in Lettland überliefert sind, in die Gruppe der Panderichthyidae (synonym mit Elpistostegidae) gestellt (VOROBYEVA 1977). Mit der Beschreibung der von AHLBERG (1991 b) als Tetrapodenreste interpretierten und später unter der neuen Gattung *Elpistostege* zusammengefaßten (AHLBERG 1995) Cranial- und Postcranialfragmente aus der Scat Craig Formation in Schottland änderte sich jedoch der Status von *Obruchevichthys*. Aufgrund von Schädelähnlichkeiten wurde dieser von AHLBERG (1995) zusammen mit *Elginerpeton* in die neue Tetrapodenfamilie der Elginerpetontidae gestellt. So wurde aus einem Sarcopterygier ein Tetrapode. Ob dieser nun, wie es aufgrund der *Elginerpeton* bzw. *Ventastega* zugeordneten Postcranialfragmente angenommen wird, beinähnliche Extremitäten besaß oder Flossen wie *Panderichthys*, ist auf der Basis

des bislang verfügbaren Materials nicht zu beurteilen. Die Argumentation dreht sich hier, wie mir scheint, im Kreis.

Wie auch immer die Zuordnung von *Obruchevichthys*, *Elpistostege*, *Elginerpeton* und *Ventastega* erfolgt, ob sie nun aufgrund der Sortierkriterien der Taxonomen zu den Tetrapoden oder zu den Sarcopterygiern gestellt werden, bleibt die Frage offen, ob sie „Vierfüßer“ waren oder nicht. Ein tetrapodenähnlicher Schädel ist, wie *Panderichthys* zeigt, kein Garant für den Besitz von tetrapodenähnlichen Beinen; genauso wenig wie ein fischähnlicher Kiemenapparat ein Garant für fischflossenähnliche Extremitäten ist, wie die tetrapodenähnlichen Beine des fischartige Kiemen tragenden *Acanthostega* beweisen. In diesem Zusammenhang ist es auch wichtig, zu bedenken, daß *Metaxygnathus*, von dem lediglich eine aus der Forbes-Trundale Region im australischen Neusüdwales stammende linke Unterkieferhälfte überliefert ist, von CAMPBELL & BELL (1977) aufgrund des vermutlichen Fehlens eines Kiemenapparates neben Ähnlichkeiten im Kieferbau zu den Tetrapoden gerechnet wurde (siehe auch CLACK 1988 a). Dazu kommt, daß

gerade die für die Zuordnung von *Metaxygnathus* verwendeten Tetrapodenkiefen-Charakteristika bei *Ichthyostega* fehlen (THOMSON 1994). Die Zuordnung bleibt auch dann unsicher, wenn AHLBERG (1991 b) ein nur für *Ichthyostega* und *Metaxygnathus* gemeinsames Merkmal angibt, denn ebenso finden sich auch nur für *Metaxygnathus* und osteolepiforme Crossopterygier gemeinsame Merkmale, die SCHULTZE (1986) dazu veranlassen, *Metaxygnathus* zu den Sarcopterygii zu stellen (siehe auch SCHULTZE & ARSENAULT 1985). Auch JARVIK (1980 a, 1996 a) zählt *Metaxygnathus* wegen seiner unsicheren Zuweisung nicht zu den Tetrapoden. Ange-

sichts der überraschenden Merkmalskombinationen, die von *Ichthyostega*, *Acanthostega* und *Panderichthys* bekannt sind, die sowohl Ähnlichkeiten mit Sarcopterygiern als auch mit Tetrapoden zeigen, ist es sehr fraglich, anhand von wenigen Skelettfragmenten eine Zuordnung zu der einen oder der anderen Gruppe treffen zu wollen. In diesem Zusammenhang stellt THOMSON (1994, S. 89) folgende Fragen: „To what extent can we extrapolate from the presence of two “tetrapod” characters to conclude, for example, that *Metaxygnathus* would have had tetrapod limbs? Is this simply the jaw of an advanced “mosaic” fish?“

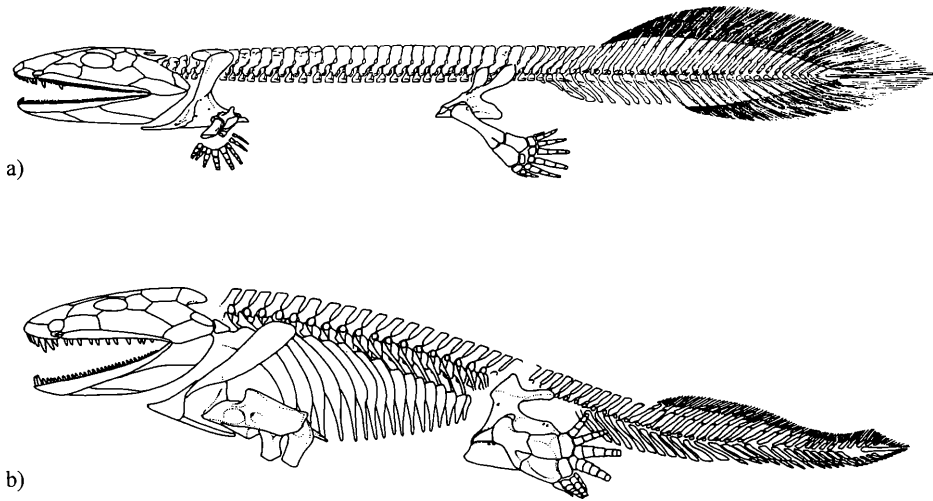


Abb. 5.1 Skelettrekonstruktionen von a) *Acanthostega* (Zusammengefügt nach Abbildungen in COATES & CLACK 1995, Fig. 1 A u. COATES 1994, Fig. 4 D) und b) *Ichthyostega* (nach COATES & CLACK 1995, Fig. 1 C).

Auch in diesem Fall zeigt sich wieder die Unvereinbarkeit eines ordnungstheoretischen und eines entwicklungstheoretischen Ansatzes. Während bei einem prozessualen (entwicklungstheoretischen) Evolutionsverständnis eine klare Trennung zwischen Tetrapoden und Sarcopterygiern im Übergangsbereich weder notwendig noch zu erwarten ist, besteht das Ziel eines phylogenetisch-taxonomischen Ansatzes gerade in der klaren Zuordnung der einzelnen Formen in distinkte Einheiten. Es darf dabei jedoch nicht vergessen werden, daß die Sortierkriterien, anhand derer die Zuordnung erfolgt, die sogenannten „Merkmale“, nicht einfach vorgefunden werden, sondern theorieabhängig als „Merkmale“ interpretiert wurden. Die Theorieabhängigkeit der Zuordnung zeigt sich dann noch einmal bei der Gewichtung dieser „Merkmale“. Bei der Zuordnung von Formen anhand von „Merkmalen“ handelt es sich zweifellos um ein legitimes Erkenntnisinteresse, doch muß klar sein, daß durch dieses Vorgehen die evolutionäre Prozessualität zwangsläufig verlorengeht. Die phylogenetisch-

taxonomisch gefaßte Klasse der Tetrapoda kann also, wie schon erwähnt, nicht identisch sein mit dem Transformationsgegenstand der bionomen Tetrapoden-Konstruktion. Diese methodische Trennung wird im allgemeinen jedoch nicht vollzogen. Dadurch kommt es häufig zu Überschreitungen des Geltungsbereiches des methodischen Ansatzes.

Neben den angesprochenen Überlieferungen von Skeletteilen finden sich noch weitere Hinweise auf frühe Tetrapoden in Form von Fußspuren. Diese sind jedoch schon aufgrund ihrer unzureichenden Erhaltung in ihrer Beurteilung nicht ganz unproblematisch. So ist bei allen Überlieferungen weder eine genaue Datierung möglich, noch ist sicher, ob es sich überhaupt um Fußspuren von Tetrapoden handelt (Eine zusammenfassende Darstellung der zur Zeit diskutierten frühen Tetrapodenfußspuren findet sich auch bei CLACK 1997). Am unzweifelhaftesten scheinen in dieser Hinsicht zwei der drei 1971 entdeckten Fährten aus den Genoa River Beds in

Neusüdwaales zu sein (WARREN & WAKEFIELD 1972). Bei der ersten, 1,10 m langen Fährte handelt es sich um 19 regelmäßig alternierende Abdrücke zweier Größenkategorien. Die kleinen werden als Hand- die großen als Fußabdrücke interpretiert. Einige weisen als Zehenabdrücke gedeutete Vertiefungen auf, die nach lateral weisen. Letzteres wird von WARREN & WAKEFIELD (1972) als Hinweis auf eine geringe Rotationsfähigkeit des unteren Extremitätenabschnitts um seine Längsachse gewertet. Nach der Interpretation der beiden Autoren weisen die Fußabdrücke auf eine fünfvingrige und die Handabdrücke auf eine mindestens dreifingrige Extremität hin, die jeweils mit einer Schwimhaut versehen gewesen seien. Die als Fußabdrücke gedeuteten Spuren überlappen etwas mit den Handabdrücken. Bei dieser Fährte findet sich keine Schleifspur des Körpers oder des Schwanzes. Der errechnete Glenoid-Acetabulum-Abstand des Fährtenverursachers wird mit knapp 22 cm angegeben, die Gesamtlänge mit etwa 55 cm. Die auf derselben Platte befindliche zweite Fährte weist 13 regelmäßig alternierende Abdrücke auf, die keine Details erkennen lassen. Auch bei dieser Fährte werden die kleinen Spuren als Handabdrücke und die großen als Fußabdrücke betrachtet. Letztere sind parallel zur Fährtenachse (nach WARREN & WAKEFIELD 1972 in Lokomotionsrichtung) verwischt. Im Gegensatz zur ersten Fährte überlappen die als Handabdrücke interpretierten Spuren nicht mit den Fußabdrücken. In der Längsachse der gesamten Fährte verläuft eine leicht wellenförmige Furche die als Schleifspur des Schwanzes oder des Körpers gedeutet wird. Dieser Umstand und die Tatsache, daß einige Handabdrücke im regelmäßigen Verlauf der Fährte fehlen, wird als Hinweis auf eine schubkriechende Fortbewegungsweise mit undulierendem Körper interpretiert. Über die dritte Fährte sind die Informationen etwas spärlich. Sie ist 1,05 m lang und weist 20 weniger stark alternierende Abdrücke auf, die alle etwas verwischt sind. Die als Handabdrücke gedeuteten Spuren überlappen nicht mit den Fußabdrücken, und es findet sich keine Schleifspur des Körpers oder des Schwanzes. Die errechnete Körpergesamtlänge des Fährtenverursachers wird mit etwa 90 cm angegeben.

Die beschriebenen Fährten aus den Genoa River Beds stammen aus dem Oberdevon. Es ist jedoch fraglich, ob sie dem Frasnium (frühes Oberdevon) oder dem Famennium (spätes Oberdevon) zuzuordnen sind. Wesentlich unsicherer ist die Datierung einer weiteren, von WARREN et al. (1986) beschriebenen, ebenfalls australischen Fährte aus den Grampians Mountains in West Victoria. Zum einen ist die Zuordnung der Fährtenplatte zu den Ablagerungen der Grampians Mountains problematisch, da sie als Bodenplatte im Garten eines Gehöfts entdeckt wurde und nicht klar ist, aus welchem Steinbruch sie stammt, zum anderen ist das Alter der Formation selbst umstritten. Die genannten Autoren beziehen sich auf eine Datierung, die das Alter der Ablagerungen in einem Bereich vom oberen Silur bis zum unteren Devon angibt. Nach CLACK (1997) schwanken die

Datierungen der Genoa River Beds jedoch, je nach Autor, zwischen dem oberen Silur und dem unteren Karbon. Nach neueren Untersuchungen sei das Alter der Ablagerungen in den Bereich des Givetium (spätes Mitteldevon) bzw. des Frasnium (frühes Oberdevon) zu verlegen. Die 23 Abdrücke der etwa 1 m langen Fährte sind sehr unscharf, unregelmäßig groß und in ihrer Folge nicht alternierend, sondern eher paarig angeordnet. Es ist keine Schleifspur zu erkennen. Trotz der fraglichen Interpretation als Tetrapodenfährte geben WARREN et al. (1986) einen geschätzten Glenoid-Acetabulum-Abstand des Fährtenverursachers von 29 cm und eine Gesamtkörperlänge von 85,5 cm an.

Eine weitere Fährtenplatte stammt aus dem Tarbat Ness Gebiet im Norden Schottlands (ROGERS 1990). Sie weist drei etwa parallel verlaufende Serien von Abdrücken auf, bei denen jeweils zwei dicht hintereinander liegen. Die Abdrücke lassen keine Details erkennen. Die erste, etwa 1,25 m lange Serie weist sieben, die zweite fünf und die dritte drei Abdrücke auf, die bei allen in der gleichen Größenordnung liegen. Nach ROGERS (1990) gehören die ersten beiden Serien zu einer Fährte, während die dritte eine Hälfte einer weiteren Fährte repräsentiert. Auf der Basis dieser Deutung würden die paarigen Abdrücke der beiden ersten Serien in alternierender Folge verlaufen, was möglicherweise für eine Tetrapodenfährte spräche. ROGERS (1990) schließt jedoch nicht aus, daß es sich auch um eine Arthropodenfährte handeln könnte. Noch unwahrscheinlicher wird die Deutung als Tetrapodenfährte, wenn nicht die erste und die zweite Serie, sondern die zweite und die dritte Serie zu einer Fährte gehörten. In diesem Fall, der von ROGERS (1990) als Möglichkeit offenbar gar nicht in Erwägung gezogen wurde, würden die paarigen Abdrücke nicht alternierend verlaufen, sondern jeweils parallel zueinander stehen. Für den Fall, daß es sich um eine Tetrapodenfährte handeln sollte, gibt ROGERS (1990) einen geschätzten Glenoid-Acetabulum-Abstand des Fährtenverursachers von 29 cm und eine Gesamtkörperlänge von etwa 90 cm (gemessen nach Abbildung) an. Eine Schleifspur findet sich nicht. Auch bei dieser Fährtenplatte ist die zeitliche Zuordnung problematisch, da die ausschließlich Fährten verschiedener Organismen enthaltende Schicht 900 m über der höchsten fossilhaltigen und damit datierbaren Schicht liegt. Das Alter der Fährte kann also zwischen dem Givetium (spätes Mitteldevon) und dem Tournasium (frühes Unterkarbon) liegen.

Die bislang längste vermeintliche Tetrapodenfährte (etwa 9 m) wurde 1992 an der Nordküste von Valentia Island in Südwest Irland entdeckt (STÖSSEL 1995). Sie wurde durch geologische Einflüsse stark verformt, so daß sie nur ein verzerrtes Bild ihrer ursprünglichen Ausprägung wiedergibt. Die mehr als 150 Abdrücke der Fährte, die nach STÖSSEL (1995) in zwei Größenkategorien fallen, lassen keine genauen Details erkennen. Nach der Abbildung in der genannten Publikation zu urteilen,

sind die Größenunterschiede zwischen den einzelnen Abdrücken jedoch eher fließend. Außerdem ist im Gegensatz zu den Fährten aus den Genoa River Beds in Neusüdwesten kein regelmäßiger Wechsel zwischen den großen und kleinen Spuren zu erkennen, die von STÖSSEL (1995) als Fuß- bzw. Handabdrücke interpretiert werden. Zudem scheint keine alternierende, sondern eher eine parallel verlaufende Folge der Abdrücke vorzuliegen, und eine Schleifspur des Körpers bzw. des Schwanzes findet sich nicht. All dies macht die Interpretation der Spuren als Tetrapodenfährte zumindest unsicher. STÖSSEL (1995), der die Spuren jedoch als Tetrapodenfährte ansieht, errechnete für den Fährten-

verursacher auf der Basis einer Rekonstruktion der entzerrten Fährte eine Gesamtkörperlänge von etwa 1 m. Neben der unsicheren Interpretation als Tetrapodenfährte ist auch die genaue Datierung der Spuren problematisch, da die Zuordnung innerhalb der Valentia Slate Formation nicht ganz einfach ist. Die Spannbreite des möglichen Alters der Fährte reicht daher vom Eifelium (frühes Mitteldevon) bis zum Famennium (spätes Oberdevon). Zu erwähnen ist noch, daß STÖSSEL (1995) eine weitere, vom selben Fundort stammende, stark verwitterte Fährte anspricht, die jedoch im genannten Aufsatz nicht beschrieben wird.

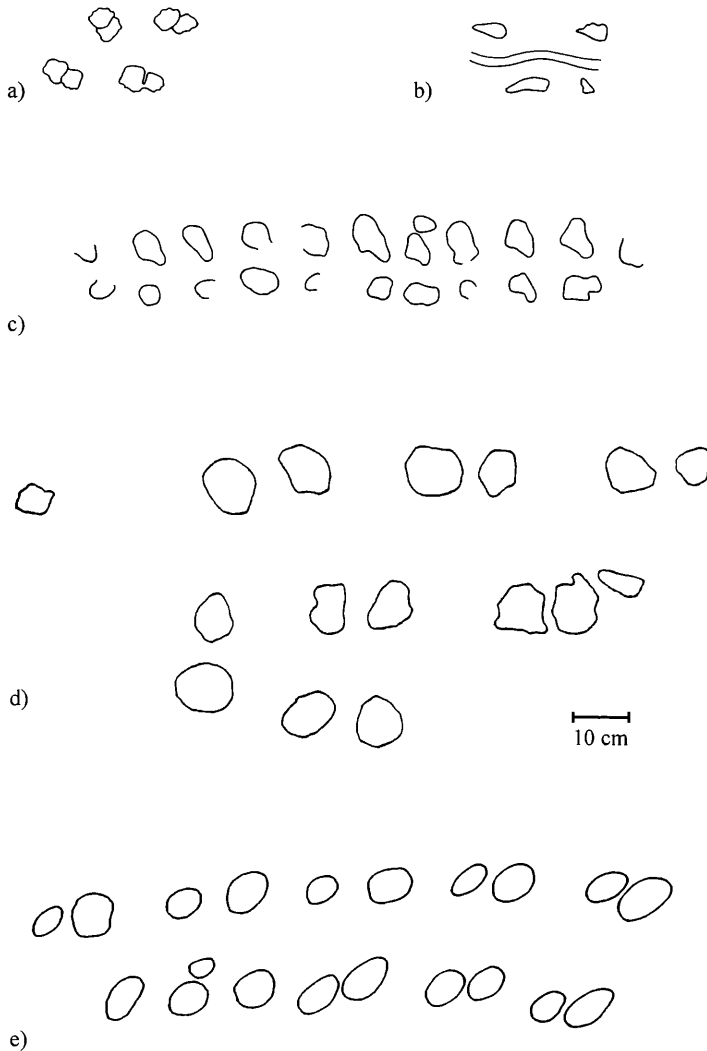


Abb. 5.2 Fossile Fußspuren: a u. b) Ausschnitt der Fährte 1 u. 2 aus den Genoa River Beds, Neusüdwesten. c) Komplette Fährte aus den Grampians Mountains, West Victoria. d) Komplette Fährte aus dem Tarbat Ness Gebiet, Nord Schottland. e) Fährtenausschnitt von Valentia Island, Südwest Irland. (Umgezeichnet nach WARREN & WAKEFIELD 1972, WARREN et al. 1986, ROGERS 1990 u. STÖSSEL 1995). Alle Abbildungen im gleichen Maßstab.

Bei dem lange Zeit als Tetrapodenfußspur (*Notopus petri*) angesehenen, einzelnen vierstrahligen Abdruck aus dem Mittel- bzw. Oberdevon der Ponta Grossa Formation in Brasilien (LEONARDI 1983, Fig. 1, 2) handelt es sich nach ROČEK & RAGE (1994) um den Körperabdruck eines Seesterns, der wahrscheinlich der Ichnogattung *Asteriacites* SCHLOTHEIM, 1820 zuzuordnen ist. Weitere, wahrscheinlich nicht von Tetrapoden verursachte, jedoch als Tetrapodenfährten diskutierte Fährten stammen aus dem Oberdevon des Hoy Sandstone der Orkney Insel Hoy Island (SARJEANT 1974, Fig. 5), dem Frasnium (frühes Oberdevon) der Kap Graah Halbinsel in Ostgrönland (FRIEND et al. 1976, Fig. 35, Pl. 28) und aus dem Oberdevon des Cascade Creek Sandstone in der Susquehanna Region Pennsylvanias (WILLARD 1935, Pl. 10, 11). Auf diese Fährten soll hier jedoch nicht weiter eingegangen werden. Insgesamt zeigt sich, daß sämtliche der bislang als Tetrapodenfußspuren diskutierten Fährten aufgrund ihrer zweifelhaften Basis keine sicheren Rückschlüsse auf die evolutionäre Entwicklung der frühen Tetrapoden und den Landgang zulassen. Als Quelle für eine Konstruktionsanalyse verbleiben daher nur die fossilen Überreste der oben aufgeführten bislang ältesten Tetrapoden. Von diesen ist jedoch nur bei drei Formen genügend Material überliefert, um eine Konstruktionsanalyse vornehmen zu können: *Ichthyostega*, *Acanthostega* und *Tulerpeton*.

5.2 Konstruktionsanalyse

Für die nun folgende Konstruktionsanalyse der ältesten fossilen Tetrapoden stand mir kein Originalmaterial zur Verfügung, so daß die verwendeten Informationen allein aus der verfügbaren Literatur stammen. Auf dieser Grundlage wurden folgende Konstruktionsstypen erstellt: der ichthyostegide Konstruktionsstyp, der acanthostegide Konstruktionsstyp und der tulerpetonide Konstruktionsstyp. Dabei basiert jeder Konstruktionsstyp nur auf einer einzigen fossilen Form, die auch jeweils nur aus einer einzigen Fundregion stammt.

5.2.1 Ichthyostegider Konstruktionsstyp

Die Datenbasis zum Skelett von *Ichthyostega* (Abb. 5.1 b) ist verglichen mit der anderer devonischer Tetrapodenformen groß. JARVIK (1996 a) gibt in seiner Monographie über *Ichthyostega* 232 registrierte Fossilien an. Dabei handelt es sich zum Teil um artikulierte Skeletteile. Unbekannt ist bislang lediglich die Hand.

Der Körper der zwischen etwa 60 cm und 100 cm langen Tiere (JARVIK 1980 a) wirkt in den Rekonstruktionen von JARVIK (1955 a, Fig. 9, 1980 a, Fig. 170, 1996 a, Fig. 47), BJERRING (1988, Fig. 10) und GULLÁR (1990 in KLEMBARA 1991, S. 88) massig und gedrungen. Dieser Eindruck ergibt sich vor allem durch den

faßförmigen Rumpf, an den sich der große Kopf Übergangslos ohne Halsansatz anschließt. Caudal des Beckens verjüngt sich der Rumpf und geht in den schlanken und vermutlich lateral abgeflachten, gerade ausgezogenen Schwanz über. Von lateral betrachtet wirken Kopf, Rumpf und Schwanz als Einheit insgesamt spindelförmig. Der breite, dorsoventral abgeflachte Kopf weist in der Dorsalansicht eine stumpf trianguläre bis trapezoide Gestalt mit abgerundeter Schnauzenspitze auf (Abb. 5.3 a). Der dermale Schädelteil bildet eine solide Einheit, die vermutlich fest mit dem Neurocranium verbunden war. Der Schädel ist daher akinetisch (JARVIK 1996 a). Trotzdem ist das Neurocranium ventral durch eine feine Fissur (*Fissura praeoticalis*) in zwei Abschnitte gegliedert.

Das Gebiß von *Ichthyostega* besteht aus zahlreichen spitzen, leicht nach caudal gebogenen, kegelförmigen Zähnen, die in zwei parallel verlaufenden Reihen auf den Kiefferrändern sitzen. Die Zähne der inneren Reihe sind deutlich kleiner als die der zum Teil aus außerordentlich langen Fangzähnen bestehenden äußeren Reihe. Der Kiefer arbeitet nach einem einfachen Scharniermechanismus, bei dem sich der Unterkiefer gegenüber dem restlichen Schädel bewegt. Die Kieferschließmuskulatur setzte mit großer Sicherheit gelenknah mit einem kurzen Hebel an, so daß hohe Kiefferverschlußgeschwindigkeiten erzeugt werden konnten, hohe Kaudrücke aber nicht möglich waren. Mit dieser Art von Schnappgebiß konnten die Fangzähne mit großer Wucht projektilartig in die Beute geschlagen werden. Am Hinterrand der Kiefergelenke befindet sich jeweils ein kleiner triangulärer Knochen, der als Subopercularknochen gedeutet wird. Kurz vor diesem liegt ein weiteres kleines, als Praeopercularknochen interpretiertes Element. Das Schädeldach weist ein offenes Pinealforamen und seitlich am Oberkiefertrand liegende, in den Gaumen führende Nasenöffnungen (Choanen) auf. Die ebenfalls am Schädel nachweisbaren Sinneskanäle des Seitenliniensystems sind in den Knochen eingesenkt. Sie deuten auf eine aquatische Lebensweise hin. Am Hinterrand des Schädeldaches findet sich auf beiden Seiten eine Inzisur, die nach JARVIK (1980 a) den Sitz eines Tympanums markieren soll. Da von *Ichthyostega* keine dem Stapes der späteren Tetrapoden äquivalente Struktur überliefert ist, bleibt diese Interpretation spekulativ.

Die bis weit in den Schädel reichende (JARVIK 1980 a, 1996 a) und über die gesamte Körperlänge uneingeschnürte Chorda dorsalis war von dicht aneinanderstehenden, einen weiten Kanal bildenden Wirbelelementen umschlossen. Letztere sind fossil gut überliefert (JARVIK 1952, Fig. 2, 3, 5, 6, 8 D, 14, 15, Pl. 1-6, 1955 a, Fig. 7, 8, 1980 a, Fig. 155, 156, 1955 b, Fig. 9 a, 1996 a, Fig. 34, 38 B, Pl. 34-40). Im Rumpf setzen sich die Wirbelelemente pro Segment aus einem paarigen Neuralbogen sowie aus ebenfalls paarigen ventralen und dorsalen Elementen (Interzentra bzw. Pleurozentra) zusammen (Abb. 5.4 a). Die beiden ventralen Elemente bilden zu-

sammen, sich ventral berührend, einen hufeisenförmigen, nach oben offenen Ring, der sich, weit nach dorsal reichend, um die Chorda schmiegt. Die basalen Schenkel der Neuralbögen sitzen auf den dorsalen Enden der ventralen Elemente auf. Zwischen diesen jeweils aus einem Neuralbogen und einem paarigen ventralen Element bestehenden Einheiten befinden sich, der Chorda dorsal aufliegend, je zwei kleine, kugelförmige dorsale Elemente. Deren Größe nimmt im Schwanz kontinuierlich ab, bis sie in der zweiten Schwanzhälfte ganz verschwinden. Jeder Neuralbogen besitzt an seiner Vorder- und Hinterseite paarige Fortsätze (Prae- und Postzygapophysen), die Artikulationsflächen aufweisen. Mit diesen sind die Neuralbögen miteinander verkettet. Dabei stehen die nach ventral zeigenden posterioren Prozessus mit den nach dorsal zeigenden Artikulationsflächen der anterioren Prozessus des darauffolgenden Neuralbogens in direktem Kontakt. Durch diese mechanische Verzahnung bilden die Neuralbögen in ihrer Gesamtheit neben der Chorda dorsalis eine weitere druckstabile Strebe, die sowohl die dorsoventrale Beweglichkeit des Rumpfes als auch die Verdrillbarkeit der Körperlängsachse limitiert sowie die Körperbewegung führt.

Die proximalen Enden der Neuralbögen und dorsalen Abschnitte der ventralen Elemente weisen Kontaktflächen für zweiköpfige Rippen auf (Abb. 5.4 a). Diese bilden einen rigiden Korb (Abb. 5.1 b). Die im vorderen Rumpfbereich langen Rippen nehmen in caudaler Richtung an Größe ab. Ihre ventralen Enden markieren die Grenze zwischen der ehemaligen Bauch- und Rumpfsseitenwandmuskulatur. Hier befand sich sicherlich ein die beiden Muskelgruppen trennendes Septum. Bauchrippen sind nicht bekannt. Der Rippenkorb war vermutlich ventral offen. Die einzelne Rippe besteht aus einem stabartigen proximalen Schaft, der mit den Wirbelelementen über zwei Kontaktpunkte in Verbindung steht, einem medialen Abschnitt, der am Hinterrand eine flache postaxiale Verbreiterung aufweist, und einem distalen, ebenfalls stabartigen, jedoch spitz auslaufenden Abschnitt. Die postaxiale Verbreiterung des medialen Rippenabschnitts dehnt sich so weit in caudaler Richtung aus, daß die jeweils folgende Rippe bis in den Bereich ihrer postaxialen Verbreiterung überdeckt wird. Da die sich überlappenden Abschnitte eine wellblechartige Oberfläche aufweisen (JARVIK 1980 a, Fig. 159), sind die Rippen fest miteinander verzahnt. Durch diesen dachziegelartigen Aufbau ist der Rippenkorb äußerst rigide, so daß die Rumpfbeweglichkeit beim lebenden Tier zweifellos erheblich mechanisch limitiert war. Die in caudaler Richtung kleiner werdenden postaxialen Verbreiterungen verlieren sich kurz vor dem Becken, wo die Rippen nur noch eine geringe Länge aufweisen. Im Bereich des Beckens stehen die distalen Enden der Rippen (Sacralrippen) mit den dorsalen Schenkeln der beiden Beckenhälften in Verbindung. Caudal des Beckens, wo beim lebenden Tier das Bauchcoelomseptum in das mediane Septum übergeht, enden die Rippen (Postsacralrippen), und die Hämalbögen beginnen.

Die Neuralbögen weisen distal prominente Neuralfortsätze auf, die bis in die Höhe des Schädeldaches reichen. Ihre Länge bleibt über die gesamte Rumpfspanne gleich und nimmt erst in der zweiten Schwanzhälfte kontinuierlich ab. In dem erstgenannten Bereich sind die Neuralfortsätze von lateral betrachtet auch sehr breit, so daß kaum eine Lücke zwischen ihnen bleibt. Dabei bilden die stumpfen distalen Enden der palisadenartig nebeneinanderstehenden Neuralfortsätze eine gemeinsame Kante, die ungefähr die ehemalige Rückenlinie des lebenden Tieres markiert. Durch die Höhe der Neuralfortsätze und ihren nahezu lückenlosen Verband ist die dorsoventrale Beweglichkeit des Rumpfes auf ein Minimum beschränkt, während die laterale Beweglichkeit durch die geringe caudodorsale Neigung nur wenig limitiert wird. Eine Dorsalflexion, wie sie in der *Ichthyostega*-Rekonstruktion von GULLÁR (1990 in KLEMBARA 1991, S. 88) dargestellt wurde, ist daher aus mechanischen Gründen einfach nicht möglich. Weniger stark, aber doch wirksam ist auch die Verdrillbarkeit der Körperachse durch den Aufbau der Neuralfortsätze limitiert. Insgesamt bilden die Wirbelelemente des Rumpfes zusammen mit dem Rippenkorb eine rigide Struktur, die in die Verspannungskonstruktion des lebenden Tieres integriert war. Die gleich hohen Neuralfortsätze sprechen für eine Tragkonstruktion, die durch die von Bindegewebssepten umhüllten Muskelpakete des Rückens hydraulisch stabilisiert wurde (siehe Kapitel 5.3.2). Der gesamte Rumpf war, wie es sich darstellt, ein nahezu starrer Körper.

In der zweiten Hälfte des Schwanzes nehmen die Neuralfortsätze, wie schon erwähnt, kontinuierlich in ihrer Länge ab und werden außerdem schmaler, so daß die Größe der Lücken zwischen den einzelnen Neuralfortsätzen zunimmt (Abb. 5.1 b). Das gleiche gilt für die Lücken zwischen den Hämalfortsätzen der ventral gegenüberliegenden Hämalbögen, die mit ihren paarigen Schenkeln der Chorda dorsalis von ventral aufsitzen. Gleichzeitig nimmt die caudodorsale Neigung der Neuralfortsätze und die caudoventrale Neigung der Hämalfortsätze in caudaler Richtung zu. Die Schwanzspitze bildet ein dünner, die Chorda dorsalis verlängernder Stab (Urostyl, JARVIK 1952, 1959, S. 36, 1980 a, 1996 a). Durch den genannten skelettalen Aufbau nimmt die Beweglichkeit des Schwanzes gegenüber lateralen Biegungen nach caudal in hohem Maße zu, so daß ausladende Schwanzschläge in der transversalen Ebene möglich sind. Die dorsoventrale Beweglichkeit ist dagegen stark limitiert, wenn auch nicht so sehr wie im Rumpf. Sie nimmt in caudaler Richtung ein wenig zu, ebenso wie die Verdrillbarkeit. Im Bereich der letzten zwei Drittel des Schwanzes sitzt jedem Neuralfortsatz ein Skelettstab (Radius) an seinem distalen Ende auf (insgesamt etwa 24 Skelettstäbe). Die im vorderen Bereich kurzen Skelettstäbe nehmen in caudaler Richtung zunächst an Länge zu, bis sie etwa die Länge der Neuralfortsätze aufweisen, und dann wieder bis zum Erreichen der Schwanzspitze auf ein Minimum ab. Die langen

Skelettstäbe sind in zwei Teile untergliedert. Allen Skelettstäben sitzen distal knöcherne, unverzweigte Flossenstrahlen auf, die lückenlos nebeneinander liegend einen niedrigen Flossensaum bilden.

Auf der ventralen Seite des Schwanzes ist nur das letzte Drittel der Hämalfortsätze mit kurzen Skelettstäben bestückt (die Zahl liegt bei etwa 16). Sie erreichen nicht die Länge der dorsalen Skelettstäbe und sind daher auch nicht gegliedert. Außerdem tragen hier nur die letzten 5 bis 6 Skelettstäbe an ihren distalen Enden Flossenstrahlen, die zudem nur sehr kurz sind. Die am weitesten caudal liegenden Flossenstrahlen sitzen dem die

Chorda dorsalis verlängernden Stab (Urostyl) direkt auf. Der niedrige Flossensaum beginnt also dorsal auf der Höhe des zweiten Drittels des Schwanzes und reicht bis zum Schwanzende, wo er zusammen mit dem kürzeren, erst im zweiten Drittel des Schwanzes beginnenden ventralen Flossensaumteil in einer gemeinsamen Spitze ausläuft. Äußerlich ist der Schwanz von kleinen, dünnen, knöchernen Cycloidschuppen bedeckt (JARVIK 1980 a), die beim lebenden Tier vermutlich bis weit auf die Flossenstrahlen reichten und damit den Flossensaum mechanisch stabilisierten. Es kann davon ausgegangen werden, daß die letzten zwei Drittel des Schwanzes lateral abgeflacht waren.

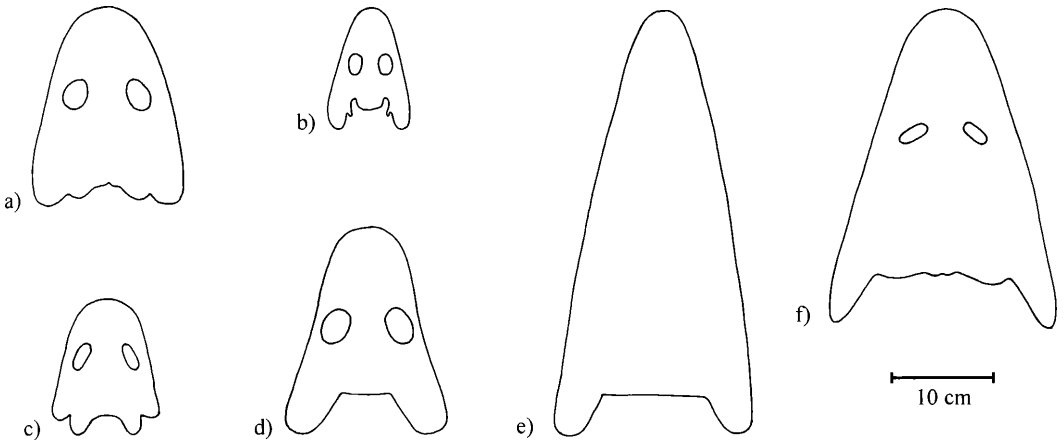


Abb. 5.3 Schädelrekonstruktionen (von dorsal): a) *Ichthyostega*, b) *Acanthostega*, c) *Ichthyostegopsis*, d) *Ventastega*, e) *Elginerpeton*, f) *Panderichthys*. (Umgezeichnet nach JARVIK 1996 a, Fig. 21 A, CLACK 1989, Fig. 4, SÄVE-SÖDERBERGH 1932, Fig. 11, AHLBERG et al. 1994, Fig. 11, AHLBERG 1995, Fig. 4 g, VOROBYEVA & SCHULTZE 1991, Fig. 19).

Das Becken von *Ichthyostega* ist fossil gut überliefert (JARVIK 1952, Fig. 5, Pl. 2, 1955 a, Fig. 8, 1964, Fig. 24 C, 1980 a, Fig. 160, 162, 1996 a, Fig. 48, 49, Pl. 37, 55-62). Es setzt sich aus einer rechten und einer linken Hälfte zusammen, die jeweils aus einem einzigen Stück besteht. Anders als in CARROLL (1988, Fig. 9-6 b, 1993, 9.6 b) dargestellt, sind die Beckenhälften nach JARVIK (1996 a) weder aus einzelnen Elementen aufgebaut, noch finden sich Suturen, die eine Untergliederung erkennen ließen. Von lateral betrachtet weist das Becken eine etwa trianguläre Form auf (Abb. 5.5 a). Die nach dorsal zeigende Spitze trägt an ihrem Hinterrand einen langen, stabförmigen Fortsatz (Prozessus iliacus), der etwa parallel zur Körperachse verläuft. An der ventralen Basis stehen die beiden Beckenhälften über ihre gesamte Länge miteinander in breitem Kontakt. Der dorsale Schenkel jeder Beckenhälfte war wahrscheinlich über kurze Rippen (Sacralrippen) mit dem Axialskelett verbunden. Das Becken bildete somit von anterior betrachtet vermutlich eine leicht V-förmige Struktur. Die lateralen Flächen des Beckens zeigen jeweils eine kompakte

tafreie Vertiefung, die die Lage des Acetabulums markiert. Von lateral betrachtet erstreckt sich diese längliche Vertiefung, etwa in der Mitte der Beckenhälfte beginnend, schräg in cranioventraler Richtung verlaufend, bis an den vorderen Beckenrand. Da eine so in die Länge gezogene Gelenkfläche im Zusammenhang mit der Breite des Extremitätengelenkkopfes mechanisch keinen Sinn ergibt, entspricht wahrscheinlich nur ein Teil dieser Vertiefung der ursprünglichen Lage des Acetabulums. Es ist daher eher anzunehmen, daß es eine ellipsoide Form aufwies, und seine Ausdehnung auf die Mitte der Beckenhälfte beschränkt war. Danach läge es nur wenig ventral der Chorda dorsalis. Weiter kann davon ausgegangen werden, daß die Gelenkpfanne nach lateral bis leicht ventrolateral zeigte. Das Acetabulum unterteilt das Becken in einen kleinen, dorsal liegenden Schenkel und einen großflächigen, ventral befindlichen, trapezoiden Teil. Dieser bot beim lebenden Tier viel Platz für die proximalen Enden der ventralen Extremitätenmuskulatur, die je nach Lage mehr als Adduktoren, Protraktoren oder Retraktoren genutzt werden konnten. Der

dorsale Schenkel bot dagegen Platz für die weniger mächtigen Extremitätenelevatoren.

Die fossile Datenbasis für die Rekonstruktion der Hinterextremität von *Ichthyostega* ist sehr gut (JARVIK 1952, Fig. 5, Pl. 2, 1955 a, Fig. 8, 1964, Fig. 25 D, 26 E, 1980 a, Fig. 155, 162-164, 1996 a, Fig. 51-53, Pl. 37, 62/1, 63-68, BENDIX-ALMGREEN et al. 1988, Fig. 5, CLACK 1988 a, Fig. 5, COATES & CLACK 1990, Fig. 1 d-f, 2 f, COATES 1991, Fig. 2, 1993, Fig. 1 c, 1994, Fig. 4 B, COOKE 1990, S. 14, LONG 1995, S. 208⁵⁸). Neben zahlreichen Fragmenten finden sich sogar artikulierte, nahezu komplette Extremitäten, deren skelettaler Aufbau gut überliefert ist. Auf der Basis dieses Materials läßt sich die Extremität in drei Abschnitte gliedern (Abb. 5.9 b): in einen aus nur einem Element (Femur) bestehenden proximalen Abschnitt (Stylopodium), in einen medialen, aus zwei zueinander parallelen Elementen (Tibia und Fibula) aufgebauten Abschnitt (Zeugopodium) und in einen distalen, aus vielen Elementen (Tarsalia, Metatarsalia und Phalanges) bestehenden Abschnitt (Autopodium). Die genannten Abschnitte sind etwa gleich lang. Bei dem proximalen Element (Femur) handelt es sich um einen kräftigen, stabförmigen Knochen, der etwa zwei- bis zweieinhalbmal so lang ist wie seine größte Breite. Während die beiden Enden etwa gleich breit sind, verjüngt sich der Schaft zur Mitte hin, so daß das proximale Element von dorsal eine bikonvexe Gestalt aufweist. An der ventralen Seite des Schaftes befindet sich ein prominenter, parallel zu diesem verlaufender Grat (Crista ventralis, „adductor crest“), der als Ansatzstelle für die schon erwähnte, ventral am Becken entspringende Extremitätenmuskulatur gedeutet werden kann (siehe Kapitel 5.3.3). Das konvexe proximale Ende des proximalen Elements ist dorsoventral abgeflacht und weist einen ovalen Querschnitt auf. Der nicht überlieferte, wahrscheinlich knorpelige Gelenkkopf war damit vermutlich ebenfalls konvex und queroval.

Das distale Ende des proximalen Elements besitzt zwei Gelenkflächen, an denen die beiden darauffolgenden Elemente (Tibia u. Fibula) des medialen Extremitätenabschnitts artikulieren. Diese beiden etwa rechteckig geformten Knochen sind im Verhältnis zur Länge sehr breit (etwa 3:2) und außerdem flach. Sie liegen nahezu lückenlos nebeneinander. Das posteriore der beiden Elemente (Fibula) ist etwas kürzer als das anteriore (Tibia) und artikuliert distal mit zwei weiteren Elementen, die etwa ein Drittel bzw. ein Fünftel so groß sind. Das kleinere, anteriore artikuliert gleichzeitig mit dem distalen Ende des anterioren medialen Elements (Tibia). Beide distalen Elemente sind breiter als lang und ebenso flach wie die Elemente des medialen Abschnitts. Der restliche, weiter distal liegende Teil der Extremität be-

steht aus kleinen und in der Aufsicht meist bikonkav rechteckigen, sehr flachen Elementen, die in Form von sieben fingerförmigen Strahlen aufgereiht sind (Abb. 5.9 b). Sieht man von dem äußerst kleinen dritten Strahl ab, nimmt die Länge der Strahlen, von der Extremitätenvorderkante zur Hinterkante gezählt, vom ersten zum vierten und fünften Strahl zu und dann bis zum siebten Strahl wieder ab, so daß die am weitesten distal liegenden Elemente etwa in einem Halbkreis angeordnet sind. In gleicher Weise steigt auch die Zahl der Elemente der einzelnen Strahlen, bei drei bis vier Elementen beginnend, auf bis zu sechs Elemente an und nimmt dann wieder auf vier Elemente ab. Ebenso nimmt die Breite der aufgereihten Elemente von den vorderen zu den mittleren Strahlen zunächst zu und dann zu den hinteren wieder ab. Der aus nur drei sehr schmalen Elementen bestehende dritte Strahl scheint aufgrund seiner geringen Größe nicht immer überliefert zu sein (MGUH VP A. 109: JARVIK 1952, Fig. 5 A, Pl. 2, 1955 a, Fig. 8, 1964, Fig. 25 D, 1980 a, Fig. 164, 1996 a, Pl. 37, 65/1). Bei einigen Stücken ist dieser jedoch deutlich zu erkennen (MGUH VP A. 166: JARVIK 1996 a, Pl. 64/3, MGUH VP 1394: COATES & CLACK 1990, Fig. d-f, 2 f, COATES 1991, Fig. 2 a, b, COOKE 1990, S. 14, LONG 1995, S. 208). Während alle sieben Strahlen des distalen Extremitätenabschnitts von COATES & CLACK (1990) und inzwischen auch von den meisten anderen Autoren (THOMSON 1991, 1993, 1994, RIEPPEL 1993, AHLBERG & MILNER 1994, LEBEDEV & COATES 1995, LONG 1995, SHUBIN 1995, VOROBYEVA & HINCHLIFFE 1996 u.a.) als *Digiti* angesehen werden, interpretiert JARVIK (1996 a) nach wie vor nur fünf Strahlen als *Digiti*, wogegen er den ersten Strahl als *Praehallux* und den dritten als interdigitale Struktur bezeichnet (siehe auch JARVIK 1964, 1980 a).

An der Basis der Strahlen des distalen Extremitätenskeletts finden sich hin und wieder neben den beiden schon erwähnten, nicht in Reihen angeordneten Elementen des distalen Extremitätenabschnitts ein bis zwei zusätzliche kleine Elemente, die, mit ersteren artikulierend, ebenfalls nicht in Reihen angeordnet sind. Bei diesen ist es oft schwierig zu entscheiden, ob es sich dabei um post mortem aus der Reihe geratene Elemente handelt oder um Elemente, die natürlicherweise unaufgereiht an der Basis der Strahlen stehen. Der distale Extremitätenabschnitt besteht demnach aus mindestens zwei, vielleicht aber auch aus bis zu vier basalen Elementen, von denen die restlichen Elemente, in sieben Strahlen aufgereiht, ausgehen. Durch den genannten Aufbau nimmt die Breite des gesamten Extremitätenskeletts, mit dem proximalen Abschnitt beginnend, bis zu dem strahlig auslaufenden distalen Abschnitt kontinuierlich zu. In der gleichen Richtung wird die Extremität immer flacher. Während das proximale Element ungefähr genauso hoch wie breit ist, sind die strahlig angeordneten Elemente des distalen Abschnitts sehr dünn.

⁵⁸ Bei LONG (1995) wird der auf S. 208 unten rechts abgebildete distale Extremitätenabschnitt von *Ichthyostega* fälschlicherweise als Fuß von *Acanthostega* bezeichnet. Es kann sich dabei nur um eine Verwechslung handeln.

Die Beweglichkeit des proximalen Extremitätenabschnitts gegenüber dem Becken kann nur grob abgeschätzt werden, da sowohl die genaue Form des Gelenkkopfes als auch die der Gelenkpfanne nicht bekannt ist (Abb. 5.5 a). Aufgrund der lateralen bis ventrolateralen Ausrichtung des Acetabulum und der leicht V-förmigen Struktur des Beckens kann davon ausgegangen werden, daß das proximale Extremitätenelement (Femur) beim lebenden Tier in entspannter Haltung, nur wenig nach ventral zeigend, vom Körper abgespreizt wurde. Die weite Ausdehnung des ventralen Beckenteils sowohl nach caudal als nach cranial läßt eine nicht geringe Beweglichkeit des proximalen Extremitätenabschnitts in caudocranialer Richtung vermuten. Dafür spricht auch die von dorsal betrachtet konvexe Form des proximalen Endes des proximalen Elements. Es ist sicher realistisch, von einem Aktionsradius von mindestens 90° auszuge-

hen. Die dorsoventrale Beweglichkeit war sicherlich geringer als die caudocraniale, doch lassen sich hier noch weniger zuverlässige Angaben machen, außer daß die dorsale Beweglichkeit wahrscheinlich geringer war als die ventrale. Dafür spricht die leicht ventrolaterale Ausrichtung des Acetabulum und die im Querschnitt leicht V-förmige Struktur des Beckens. Neben den genannten Bewegungsoptionen muß vermutet werden, daß der proximale Extremitätenabschnitt im Beckengelenk bis zu einem gewissen Grad um seine Längsachse rotierbar war. Sofern die Freiheitsgrade des Gelenks eine solche Bewegung zuließen, könnte die Rotation durch muskulären Zug an dem ventralen Grat (Crista ventralis) des proximalen Elementes eingeleitet werden (siehe Kapitel 5.3.3). Wie groß die Rotationsfähigkeit war, ist rein spekulativ.

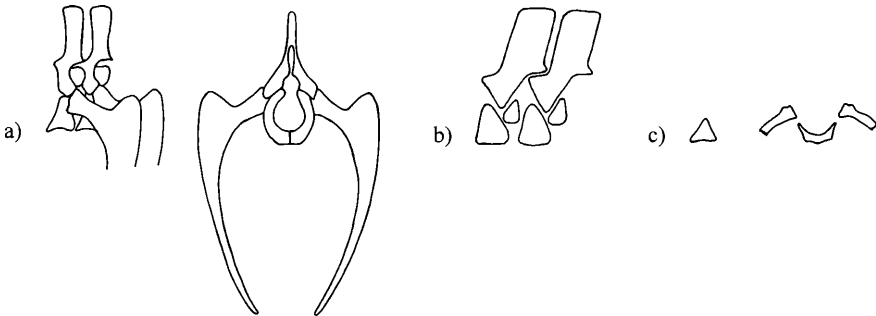


Abb. 5.4 Wirbelelemente: a) *Ichthyostega* (von lateral, linke Seite u. cranial), b) *Acanthostega* (von lateral, linke Seite), c) *Tulerpeton* (von lateral, linke Seite u. cranial). (Umgezeichnet nach JARVIK 1980 a, Fig. 157, COATES 1994, Fig. 4 D, LEBEDEV & COATES 1995, Fig. 15, 16).

Das distale Ende des proximalen Elements weist Artikulationsstellen auf, die darauf hinweisen, daß der mediale Extremitätenabschnitt gegenüber dem proximalen Abschnitt nach ventral flektierbar war (vermutlich bis zu 90°). Dies zeigt vor allem die anteriore Gelenkfläche, die sich, gleich einer Gelenkrolle, vom distalen Ende nach ventral krümmt. Eine Dorsalflexion war auf der Basis dieser Gelenkung nicht möglich, ebenso Beugungen in caudocranialer Richtung. Das distale Ende des proximalen Elements weist auf seiner dorsalen Seite eine Einkerbung auf, in der beim lebenden Tier wahrscheinlich eine Extensorsehne verlief. Während die kleinere posteriore Gelenkfläche aufgrund ihrer nahezu kreisförmigen Gestalt Rotationsbewegungen um die Längsachse des daran anschließenden Elements erlaubt, sind Rotationsbewegungen im anterioren Gelenk durch die Breite der Artikulationsfläche unterbunden. Prinzipiell bestünde also die Möglichkeit, das posteriore Element des medialen Extremitätenabschnitts gegenüber dem anterioren Element so zu verdrehen und gleichzei-

tig zu flektieren, daß der distale Extremitätenabschnitt um seine Längsachse rotiert wird. Durch die Breite der Elemente des medialen Extremitätenabschnitts und ihre enge, nahezu lückenlose Verbindung miteinander wird jedoch eine solche Bewegung so stark mechanisch behindert, daß eine Verdrillung der Extremität vermutlich auf ein geringes Maß beschränkt war, so daß der distale Extremitätenabschnitt gegenüber dem medialen Abschnitt nur wenig pro- bzw. supiniert werden konnte. Da die Kontaktstellen der breiten Verbindung des medialen Extremitätenabschnittes mit dem distalen Abschnitt nicht auf einer gemeinsamen Linie liegen, sondern einer Zickzackbahn folgen, sind Flexionen, aufgrund dieser Verzahnung in der dorsoventralen Richtung, stark limitiert. Caudocraniale Abwinkelungen sind durch die Breite der Verbindung völlig unterbunden. Dagegen liegen die basalen Artikulationsstellen der einzelnen, aus aufgereihten Elementen bestehenden Strahlen auf einer gemeinsamen, leicht gebogenen Linie. Entlang dieser Linie ist der distale Bereich gegenüber dem proximalen

Bereich des distalen Extremitätenabschnitts in seiner Gesamtheit flektierbar. Ebenso sind die einzelnen Strahlen in sich flektierbar. Der Grad ihrer Flektierbarkeit hängt jedoch von dem Umstand ab, ob diese sich in einem gemeinsamen Septum befanden (z.B. in einer Schwimmhaut), oder ob sie getrennt voneinander waren. Davon hängt auch der Grad ihrer voneinander unabhängigen Beweglichkeit ab. Darüber läßt sich allerdings nur spekulieren. Auf alle Fälle besteht jedoch auf der Basis des skelettalen Aufbaus auch die Möglichkeit, die distalen Extremitätenstrahlen zu spreizen sowie anzulegen.

Der Schultergürtel von *Ichthyostega* ist gut bekannt (JARVIK 1955 a, Fig. 1, 1955 b, Fig. 11, 12, 1980 a, Fig. 165 B-D, 168, 169, 170, 1996 a, Fig. 40-42, Pl. 45-52). Er war wahrscheinlich beim lebenden Tier völlig in den Körper eingesenkt und stand nicht in knöcherner Verbindung mit dem Schädel. Der dermale Teil (Abb. 5.8 a) besteht aus fünf Elementen (2 Cleithra, 2 Claviculae, 1 Interzentrum). Von anterior betrachtet bilden sie eine nach oben offene, U-förmige Struktur. Die langen, schlanken ventrolateralen Elemente (Cleithra) weisen schräg nach caudodorsal. Sie stehen mit ihren Basen mit den ebenfalls schlanken dorsalen Schenkeln der kleineren ventralen Elemente (Claviculae) in Verbindung. Letztere überlappen, nach ventral abbiegend und sich verbreiternd, mit dem vergleichsweise großen, unpaaren ventralen Element (Interclavicula). Dieses besitzt eine in der Aufsicht T-förmige Gestalt. Während der stielartige Abschnitt achsenparallel nach caudal weist, dehnt sich der oval geformte anteriore Abschnitt quer zur Körperachse in lateraler Richtung aus, wo er, wie erwähnt, mit den beiden ventrolateralen Elementen überlappt. Der endoskelettale Teil des Schultergürtels von *Ichthyostega* sitzt dem dermalen Teil nicht wie bei vielen Sarcopterygiern von innen auf, sondern ist als massives Knochenelement ein tragender Bestandteil des Schultergürtels, der sich großflächig an den caudalen Rand der von den ventrolateralen und ventralen Elementen gebildeten Spangen anschließt (Abb. 5.8 a). Von lateral betrachtet besitzt er eine trianguläre Gestalt. Während der breite basale Teil, sich weit nach ventral ausdehnend, mit dem unpaaren ventralen Element (Interclavicula) überlappt, endet der dorsale Abschnitt mit seiner Spitze schon an der Basis des ventrolateralen Schultergürtelelementes, mit der er in fester knöcherner Verbindung steht. Eine längliche, parallel zur Transversalebene verlaufende, kompakttafreie Vertiefung am caudalen Rand des endoskelettalen Schultergürtels markiert die Position der ehemals knorpeligen Gelenkpfanne des Schultergelenks. Ihre Form war wahrscheinlich queroval gestreckt, und ihre Öffnung zeigte nach caudolateral. Der sich vom Gelenk aus nach ventral ausdehnende Abschnitt des endoskelettalen Schultergürtels bildete beim lebenden Tier eine großflächige Ansatzfläche für die ventralen Teile der Extremitätenmuskulatur. Diese konnten aufgrund ihrer Lage sowohl als Adduktoren als auch als Protraktoren genutzt werden. Die Retraktoren setzten wahrscheinlich an einem mit dem caudalen Stiel des ventrolateralen

Dermalelements in Verbindung stehenden, großflächigen Septum an. Aufgrund der ventralen Lage waren diese auch als Adduktoren nutzbar. Der gegenüber dem ventralen Abschnitt des endoskelettalen Schultergürtels kleine dorsale Ausläufer bot eine Ansatzstelle für die als Elevatoren nutzbaren Anteile der Extremitätenmuskulatur.

Von der Vorderextremität (Abb. 5.9 a) ist nur der proximale und der mediale Abschnitt (Humerus, Radius u. Ulna) gut überliefert (JARVIK 1955 a, Fig. 1, 1980 a, 166, 167, 1996 a, Fig. 44, 46, Pl. 53, 54.). Der distale Extremitätenabschnitt (Carpalia, Metacarpalia u. Phalanges) ist weitgehend unbekannt. Von diesem existieren nur wenige, sehr schlecht erhaltene Fragmente der Basis, die keine Rekonstruktion zulassen. Das Skelett des proximalen Extremitätenabschnitts besteht aus nur einem kurzen, breiten Element (Humerus). Seine Gestalt ist durch die reiche Skulpturierung sehr komplex. Die Oberfläche weist zahlreiche Grate und Prozessus auf. Von dorsal betrachtet ist die Form des proximalen Elements etwa rechteckig, während sie im Querschnitt durch drei etwa parallel zur Längsachse verlaufende Grate, einen dorsalen, einen praeaxialen und einen postaxialen, eine dreistrahlig umgekehrt T-förmige Gestalt besitzt. Der dorsale Grat verläuft, vom distalen Ende beginnend, über drei Viertel der Länge des proximalen Elements in gleicher Breite, bis er kurz vor dem proximalen Ende abrupt im rechten Winkel abbricht. Von dort aus verläuft ein niedrigerer Grat quer zur Längsachse zur Vorderkante, die vom praeaxialen Grat gebildet wird. Letzterer verläuft, sich in der gleichen Ebene wie der postaxiale Grat ausbreitend, über die gesamte Länge des proximalen Elements. Der etwas breitere postaxiale Grat ist dagegen nur halb so lang und befindet sich am distalen Ende. Gemeinsam bilden beide Grate den größten Teil der ventralen Fläche des proximalen Elements. Auf dieser Ebene verläuft im distalen Drittel ein niedriger Grat quer zur Längsachse bis auf das proximale Ende des postaxialen Grates. Am proximalen Ende des proximalen Elements befindet sich ein dorsoventral abgeflachter, langgezogener Gelenkkopf mit einer konvexen Oberfläche, der mit der Gelenkpfanne des Schultergürtels artikuliert. Das distale Ende des proximalen Elements weist zwei Artikulationsstellen auf, an denen die beiden Elemente des medialen Extremitätenabschnitts ansetzen. Die mit dem posterioren Element (Ulna) artikulierende, ebenfalls konvexe Gelenkfläche weist eine leicht birnenförmige bis hochovale Gestalt auf und sitzt am distalen Ende des dorsalen Grates, so daß sie zum größten Teil in axiale Richtung zeigt. Ein kleiner Bereich reicht jedoch, sich nach ventral krümmend, auf die ventrale Seite des proximalen Elements. Die Artikulationsstelle mit dem anterioren Element (Radius) des medialen Extremitätenabschnitts liegt dagegen völlig auf der ventralen Seite am distalen Ende des praeaxialen Grates. Sie weist eine zur Längsachse hochovale Form auf, ist ebenfalls konvex gestaltet und zeigt direkt nach ventral. Bei einem fossilen Exem-

plar ist das anteriore Element des medialen Extremitätenabschnitts in Artikulation mit dem proximalen Element überliefert. Die beiden Abschnitte stehen dabei zueinander im rechten Winkel (Abb. 5.9 a).

Die beiden Elemente des medialen Extremitätenabschnitts sind im Verhältnis zum proximalen Element sehr klein. Sie weisen nur etwa ein Viertel bzw. ein Drittel von dessen Länge auf. Beide sind etwa halb so breit wie lang. Das anteriore Medialelement ist flach und in der Aufsicht rechteckig geformt. Sein proximales Ende besitzt eine in Richtung der verlängerten Achse weisende, leicht konkave, längliche Gelenkfläche, die in Kontakt mit dem proximalen Element steht (siehe oben). Das größere posteriore Medialelement ist ebenfalls breit und flach. Bei diesem krümmt sich das proximale Ende zur Seite, so daß die dort befindliche Gelenkfläche ge-

genüber der distalen Artikulationsfläche abgewinkelt ist. Die damit zur Seite zeigende proximale Gelenkfläche besitzt eine walzenförmig konkave Gestalt. In Artikulation mit der passenden Gelenkstelle des proximalen Elements steht das posteriore Medialelement etwa in einem rechten Winkel zu diesem (Abb. 5.9 a), was mit der für das anteriore Medialelement geschilderten Stellung übereinstimmt. Da die Gelenke keine andere Orientierung zulassen, befinden sich beide Elemente des medialen Extremitätenabschnitts, zueinander parallel stehend, in einer abgewinkelten Haltung zum proximalen Extremitätenabschnitt. Die distalen Enden der beiden Medialelemente liegen in dieser Position auf der gleichen Ebene. Die daran anschließenden Skelettelemente des distalen Extremitätenabschnitts sind, wie erwähnt, nicht bekannt.

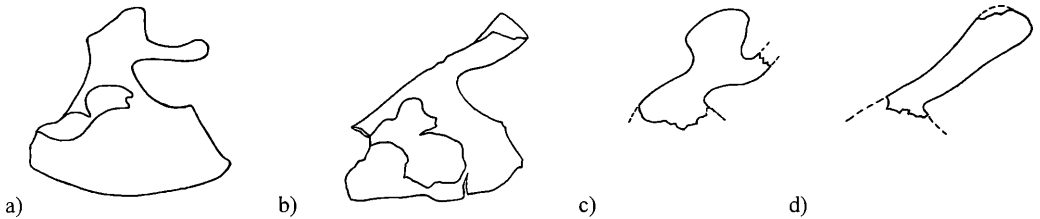


Abb. 5.5 Becken (linke Seite von lateral): a) *Ichthyostega*, b) *Acanthostega*, c) *Tulerpeton*, d) *Ventastega*. (Umgezeichnet nach JARVIK 1996 a, Fig. 48 A, CLACK 1988 a, Fig. 12 B, LEBEDEV & COATES 1995, Fig. 18, AHLBERG et al. 1994, Fig. 13 a, e).

Das nach caudolateral zeigende Glenoid weist darauf hin, daß der proximale Extremitätenabschnitt beim lebenden Tier im entspannten Zustand in der waagerechten Ebene in caudolateraler Richtung gehalten wurde. Aufgrund der Form des Schultergelenks läßt sich schließen, daß der proximale Extremitätenabschnitt gegenüber dem Schultergürtel gut vor und zurück sowie in gewissem Maße auch auf und ab bewegt werden konnte. Der caudocraniale Aktionsradius lag wie bei der Hinterextremität vermutlich bei mindestens 90° . Im Gegensatz zu letzterer war die Beweglichkeit in cranialer Richtung durch das nach caudolateral zeigende Glenoid beschränkt. Der proximale Extremitätenabschnitt konnte wahrscheinlich nicht wesentlich über eine 90° -Position zur Körperachse cranialwärts bewegt werden. Auch Rotationsbewegungen um die Längsachse waren auf der Basis der Schultergelenkform bis zu einem gewissen Grad möglich. Die Rotation kann prinzipiell durch an einem oder mehreren Graten des proximalen Elements angreifende Muskeln eingeleitet werden. Der, wie oben erwähnt, in entspannter Haltung zum proximalen Extremitätenabschnitt im rechten Winkel stehende mediale Abschnitt ließ sich auf der Basis seiner Gelenkung nur unwesentlich aus dieser Position bringen. Eine gewisse Extensionsfähigkeit muß jedoch vermutet werden, da

das proximale Ende des posterioren Medialelements einen Fortsatz trägt, der als muskulärer Hebel genutzt werden kann. Die Möglichkeit einer vollen Extension muß jedoch auf der Grundlage der bisher bekannten Zusammenhänge ausgeschlossen werden. Ebenfalls war die Rotationsfähigkeit der beiden Elemente des medialen Extremitätenabschnitts stark limitiert, da eine Gelenkfläche eine ovale und die andere eine walzenförmig konkave Gestalt aufweist. Daraus ergibt sich, daß auch eine Verdrillung des medialen Extremitätenabschnitts nicht oder nur in äußerst geringem Maße möglich war.

5.2.2 Acanthostegider Konstruktionstyp

In den letzten zehn Jahren haben sich die Kenntnisse über *Acanthostega* deutlich verbessert. Vor 1988 waren nur zwei unvollständige Schädeldächer bekannt, die von JARVIK (1952, 1980 a) beschrieben wurden und aus dem Jahr 1932 stammten. Mit der Beschreibung des im Jahr 1970 in Ostgrönland gefundenen Materials durch CLACK (1988 a) kamen zu den beiden Schädeldächern noch drei weitere Schädel und zahlreiche Schädelfragmente sowie erstmals fragmentarische Reste des Postcranialskeletts. Eine solide Grundlage für eine Skelettrekonstruktion

von *Acanthostega* lieferte jedoch erst das reichhaltige, 1987 gesammelte Material (BENDIX-ALMGREEN et al. 1988, CLACK 1988 b), das bis heute in Bearbeitung ist und immer wieder für neue Sensationen sorgt. Da eine Monographie zu diesem Material bislang nicht existiert

und mir die Untersuchung des Originalmaterials, abgesehen von einem kurzen Blick auf ein einziges Exemplar, nicht möglich war, kann sich die Konstruktionsanalyse nur auf die bisher publizierten Stücke beziehen.

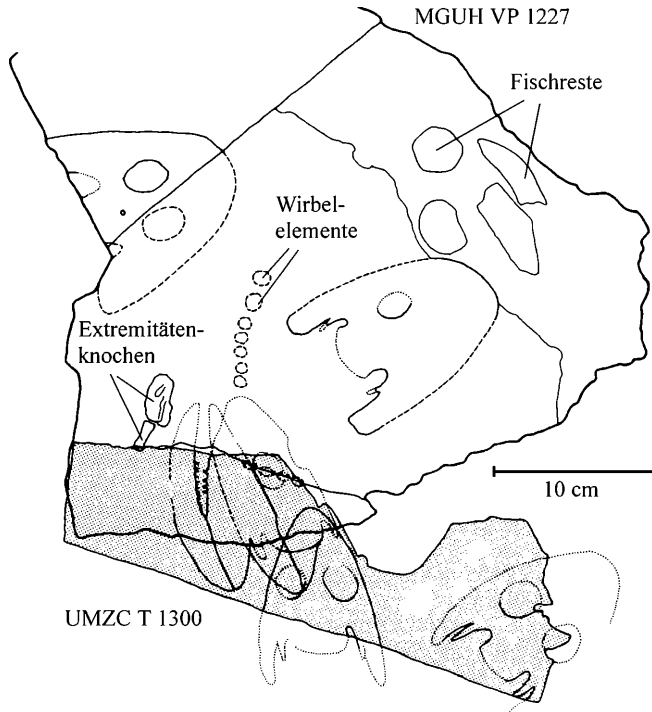


Abb. 5.6 Zusammengesetzter Gesteinsblock aus Devonablagerungen Ostgrönlands mit Skelettresten von *Acanthostega*. (Umgezeichnet nach BENDIX-ALMGREEN et al. 1988, Fig. 4). Erläuterungen siehe Text.

Zum Teil war es außerordentlich schwer, die notwendigen Daten zusammenzubekommen, und häufig grenzte es an detektivische Kleinarbeit, sich aus den Mosaiksteinen der einzeln publizierten und nur selten beschriebenen Fragmente ein hinreichend genaues Bild von der Konstruktion *Acanthostegas* zu machen. Es existiert zwar eine von COATES & CLACK (1995, Fig. 1A) angefertigte Rekonstruktion des Gesamtskeletts von *Acanthostega*, doch wird von den beiden Autoren nicht angegeben, welche Stücke hierfür die Grundlage bildeten. So ist nicht direkt nachvollziehbar, welche der dargestellten Strukturen fossil überliefert sind, und welche ergänzt wurden. Da das Schwanzskelett von *Acanthostega* zum Zeitpunkt der Anfertigung der genannten Rekonstruktion offenbar noch nicht hinreichend bekannt war, ist diese dort mit dem von JARVIK (1952, Fig. 6, 8 D) für *Ichthyostega* rekonstruierten Schwanzskelett versehen worden. Bei einer von COATES (1994) erstellten Rekonstruktion des gesamten Axialskeletts (abgesehen

von den Rippen) von *Acanthostega*, die sich auf die Stücke UMZC T 1300, MGUH VP 1227, 1258 und 1324 bezieht, scheint das Schwanzskelett jedoch schon bekannt gewesen zu sein. Um die in meiner Arbeit abgebildete Skelettrekonstruktion von *Acanthostega* (Abb. 5.1 a) auf den neuesten Stand zu bringen, wurde hier das Axialskelett der von COATES & CLACK (1995, Fig. 1A) angefertigten Rekonstruktion durch das von COATES (1994) erstellte Axialskelett ersetzt⁵⁹ Unglücklicherweise

⁵⁹ Bei den Recherchen war es äußerst verwirrend, daß die jüngere, von COATES (1994) erstellte Rekonstruktion früher publiziert wurde als die zweifellos ältere von COATES & CLACK (1995, Fig. 1A). Erschwerend kam hinzu, daß die von COATES & CLACK (1995) angefertigte Rekonstruktion offenbar noch vor deren Publikation in später datierten Arbeiten von CARROLL (1995, Fig. 1, 1996, Fig. 2) unter Verweis auf die im Druck befindliche Arbeit der beiden Autoren bereits erschienen war. Es war daher nicht einfach herauszufinden, was nun der neueste Stand der Dinge ist.

se finden sich in den genannten Arbeiten keine Angaben darüber, ob die relevanten Originalstücke in irgendeiner Publikation abgebildet und/oder beschrieben sind. In mühevollen und zeitraubenden Recherchen konnten Hinweise auf zwei der Stücke gefunden werden. Bei dem Fund mit der Nummer UMCZ T 1300 handelt es sich um die schon erwähnten Fossilien aus einem zusammengesetzten Gesteinsblock, die 1970 in Ostgrönland gefunden (FRIEND et al. 1976) und von CLACK (1988 a) beschrieben wurde. Das Stück mit der Sammlungsnummer MGUH VP 1227, von dem bislang nur Teile beschrieben sind, wurde 1987 bei einer Grabung im gleichen Fundgebiet geborgen. In BENDIX-ALMGREEN et al. (1988) findet sich eine grafische Darstellung des zusammengesetzten Gesteinsblocks (Fig. 4) gemeinsam mit den oben erwähnten, 1970 gefundenen Fossilien (UMCZ T 1300), die darauf hinweist, daß die beiden Stücke von einem identischen Fundpunkt stammen und unmittelbar zusammengehören (Abb. 5.6). Diese Vermutung findet ihre Bestätigung in einem Aufsatz von CLACK (1988 b), in dem die Stücke zwar nicht explizit mit ihren Sammlungsnummern auftauchen, jedoch indirekt erwähnt werden. Abbildung 5.6 zeigt den Gesteinsblock mit der Nummer MGUH VP 1227 in einem noch wenig präparierten Zustand, so daß nur ein Schädeldach, zwei Extremitätenknochen und schemenhaft Wirbelelemente zu erkennen sind. Das Stück wurde nach und nach weiterpräpariert und offenbarte schließlich ein nahezu vollständiges Skelett von *Acanthostega*, das mit dem Namen „Boris“ versehen wurde (Abb. 5.7). Eine Abbildung des gesamten Exemplars findet sich in der Literatur meines Wissens bislang nur in dem populärwissenschaftlichen Buch „Prehistoric Life“ in Form eines Fotos (NORMAN 1994, S. 97). Obwohl die Sammlungsnummer dort nicht angegeben ist, konnte das Exemplar eindeutig identifiziert werden. Es zeigt den frei präparierten Schädel, Schultergürtelfragmente, eine komplette Vorderextremität und einen großen Teil der Wirbelsäule. Inzwischen scheint das Fossil noch weiter präpariert worden zu sein, da immer wieder neue Bestandteile des Exemplars in Publikationen auftauchen, die nicht auf dem genannten Foto zu sehen sind (z.B. in COATES 1991, Fig. 3, 1994, Fig. 4, CLACK & COATES 1993, Fig. 2). Abbildung 5.7 zeigt das Exemplar als Logo des 41st Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy, das 1993 in Cambridge stattfand. Es weist hier zusätzlich zu den schon erwähnten Skeletteilen weitere Wirbelelemente, Beckenreste und eine fragmentarische Hinterextremität auf. Auch wenn es sich bei dem Logo nicht um eine Abbildung in einer wissenschaftlichen Publikation handelt, kann davon ausgegangen werden, daß die neu hinzugekommenen Skelettelemente authentisch sind. Dies gilt jedoch nicht für die abgebildete zweite Vorderextremität. Bei ihr handelt es sich um eine nachträglich hinzugefügte grafische Spiegelung der schon bekannten Vorderextremität. Obwohl diese Manipulation, die im Fall eines Logos zweifellos legitim ist, wahrscheinlich die einzige Abänderung gegenüber dem Original darstellt, soll das in Ab-

bildung 5.7 gezeigte Skelett bei der Datenerhebung für die nun folgende Konstruktionsanalyse nicht berücksichtigt werden. Es soll dagegen nur zur Veranschaulichung dienen.

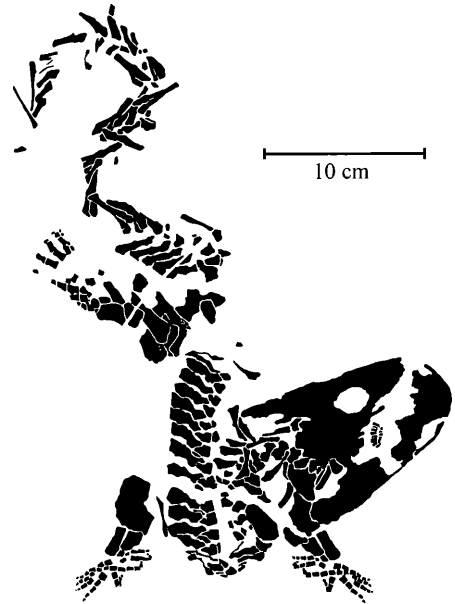


Abb. 5.7 „Boris“, ein nahezu komplettes Exemplar von *Acanthostega* (nach dem Logo des 41st Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy 1993 in Cambridge; ein Foto des zu diesem Zeitpunkt noch weniger weit präparierten Exemplars findet sich bei NORMAN 1994, S. 97).

Die von *Acanthostega* bekannten Exemplare fallen meist in eine Größenordnung, die auf eine Gesamtkörperlänge von etwa 50-60 cm schließen läßt. In der Rekonstruktion (Abb. 5.1) wirkt der Körper deutlich schlanker als der von *Ichthyostega*. Dieser Eindruck ergibt sich vor allem durch die größere Zahl der Praesacralwirbel (etwa 30 bei *Acanthostega* gegenüber etwa 23 bei *Ichthyostega*) und den im Vergleich zum Gesamtkörper langen und schmalen Rumpf. Der Rumpf war im Querschnitt vermutlich rund bis leicht queroval. Er geht wie bei *Ichthyostega*, sich caudal des Beckens verjüngend, in einen schlanken, gerade ausgezogenen und vermutlich lateral abgeflachten Schwanz über (siehe unten). Der Schädel von *Acanthostega* (Abb. 5.3 b) ist inzwischen gut überliefert (BENDIX-ALMGREEN et al. 1988, Fig. 3 A, B, 4, 1990, Fig. 3 C, 4, CLACK 1988 a, Fig. 1-8, 1988 b, Fig. 6, 7, 1989, Fig. 1-3, 4 b, 1990, Fig. 1, 2 B, 1992, Fig. 20.1-20.4, 20.5 B, 20.6, 20.7, 1994 a, Fig. 2-11, 12 C, 13 C, 1994 b, Fig. 1, 2 a, b, CLACK & COATES 1993, Fig. 1, 2 A, C, NORMAN 1994, S. 96, 97, LONG 1995, S. 200). Er ist dorsoventral abgeflacht und weist von dorsal betrachtet eine trianguläre Gestalt mit stumpf abgerundeter Spitze auf. Das Schädeldach besitzt ein offenes Pinealforamen, und die äußere

ren Nasenöffnungen liegen wie bei *Ichthyostega* seitlich am Oberkiefertrand. Genau wie bei diesem finden sich in den Schädel eingesenkte Sinneskanäle des Seitenliniensystems, die auf eine aquatische Lebensweise hindeuten. Außerdem weist das Neurocranium von *Acanthostega* ebenfalls ventral eine feine Fissur (Fissura praecalcis) auf. Im Gegensatz zu *Ichthyostega* weist der Hinterrand des Schädeldaches auf jeder Seite statt einer, zwei Inzisuren auf. Nach CLACK (1989, 1990, 1992) steht eine dem Stapes der späteren Tetrapoden äquivalente Struktur in Kontakt mit dem Rand der dorsalen Inzisur, an der kein Tympanum aufgespannt sei. Dieser kurze und breite Knochen verbinde den Gaumen mit dem otischen Neurocranium und sei von Bedeutung für eine effektive Bukkalpumpe. Diese Deutung ist jedoch davon abhängig, daß der Schädel nicht völlig akinetisch ist, wovon CLACK (1992) ausgeht. Ob dies für den Schädel von *Acanthostega* angenommen werden kann, entzieht sich jedoch meiner Kenntnis. Nicht weit von den beiden genannten Inzisuren findet sich wie bei *Ichthyostega* am Hinterrand der Kiefergelenke jeweils ein kleiner Knochen, der als Praeoperkularknochen interpretiert wird. Anders als bei *Ichthyostega* sind von *Acanthostega* Reste eines knöchernen Kiemenapparates überliefert, der nach COATES & CLACK (1991, Fig. 1,2) denen von Fischen wie *Polypterus*, *Chirodipterus* oder *Eusthenopteron* ähnelt (siehe auch CLACK & COATES 1993, Fig. 2 C). Dies kann als weiterer Punkt gewertet werden, der für eine aquatische Lebensweise spricht.

Wie bei *Ichthyostega* besteht das Gebiß von *Acanthostega* aus zahlreichen spitzen, kegelförmigen Zähnen, die in zwei parallel verlaufenden Reihen auf den Kieferrändern sitzen. Diese sind hier jedoch deutlich kleiner, weniger gebogen und untereinander gleichförmig. Die Kieferränder weisen hier keine Fangzähne auf. Wie bei *Ichthyostega* sind die Zähne der inneren Reihe kleiner als die der äußeren. Die Zahnbasen weisen nach CLACK (1988 a) Schmelzeinfaltungen auf. Außerdem existiere auch eine dentikuläre Gaumenbezaugung mit einzelnen Fangzähnen. Da die Wange gegenüber dem Schädeldach nicht beweglich war, arbeiteten die Kiefer wie bei *Ichthyostega* wahrscheinlich nach einem einfachen Scharniermechanismus. So kann davon ausgegangen werden, daß die Kieferschließmuskulatur wie bei diesem gelenknah mit einem kurzen Hebel ansetzte und kurze Kieferverschußzeiten, jedoch geringe Kaudrücke erlaubte. Für diese Deutung sprechen auch die Fangzähne im Gaumen.

Die Chorda dorsalis war über die gesamte Körperlänge uneingeschnürt. Die, diese umhüllend, einen Kanal bildenden Wirbelelemente (Abb. 5.4 b) sind zum Teil in Artikulation überliefert (Abb. 5.1 a, 5.7, NORMAN 1994, S. 97, COATES 1994, Fig. 4 D, COATES & CLACK 1995). Sie entsprechen in ihrem Bau wie in ihrer Zusammensetzung prinzipiell denen von *Ichthyostega*. Wie bei diesem bildet jeweils ein Neuralbogen mit zwei ventralen und zwei dorsalen Elementen (Inter-

zentra bzw. Pleurozentra) eine sich seriell wiederholende Einheit (Abb. 5.4 b). Jeder Neuralbogen besitzt an seiner Vorder- und Hinterseite paarige Fortsätze (Prae- und Postzygapophysen), die nach COATES & CLACK (1995) weniger stark ausgeprägt sein sollen als bei *Ichthyostega*. Sich mit ihren Artikulationsflächen miteinander verzahnend, bilden sie zweifellos auch bei *Acanthostega* eine druckstabile Kette. Damit ergibt sich zusammen mit den breiten und nahezu lückenlos aneinandergereihten Neuralfortsätzen eine starke mechanische Restriktion des Rumpfes vor allem gegenüber dorsoventralen Biegungen, aber auch, in geringerem Maße, gegenüber Verdrillungen in der Körperlängsachse. Die laterale Beweglichkeit ist dagegen nur wenig limitiert. Da die Neuralfortsätze des Rumpfes alle gleich lang sind, bilden ihre stumpfen distalen Enden, die bis auf die Höhe des Schädeldaches reichen, eine gemeinsame Kante, die wie bei *Ichthyostega* in etwa die ehemalige Rückenlinie markiert. Wie bei diesem spricht dieser Aufbau für eine Tragkonstruktion, die durch die von Bindegewebssepten umhüllten Muskelpakete des Rückens hydraulisch stabilisiert wurde (siehe Kapitel 5.3.2).

Im Gegensatz zu *Ichthyostega* sind bei *Acanthostega* nur wenige Rippenfragmente überliefert, die wesentlich schlanker und graziler sein sollen als bei ersterem (CLACK 1988 a, b, COATES & CLACK 1995, jeweils ohne Abbildung). Ihre Länge sowie ihre Artikulationsweise an den Wirbelelementen ist, wie es scheint, bislang nicht rekonstruierbar. Sie sind in den von COATES (1994) und COATES & CLACK (1995, Fig. 1, A) vorgenommenen Rekonstruktionen des Axialskeletts sowie in Abbildung 5.1 a und 5.4 b auch nicht dargestellt. Aufgrund dieses Informationsdefizits kann auch nicht der Grad der mechanisch restringierenden Wirkung der Rippen auf die Rumpfbeweglichkeit rekonstruiert werden. Vermutlich war die laterale Rumpfbeweglichkeit im Fall von *Acanthostega* - aufgrund der angeblich schlankeren Rippen - weniger stark limitiert als bei *Ichthyostega*. Im Zusammenhang mit dem Rumpf ist noch zu erwähnen, daß von *Acanthostega* nach den Angaben von CLACK (1988 b) „robuste spindelförmige Osteoderme“ existieren, die vermutlich den gesamten Bauch bedeckten (BENDIX-ALMGREEN et al. 1988, Fig. 3 C, 1990, Fig. 3 A). Genauere Informationen zu dieser Bauchbeschußung waren mir auf der Basis der bislang publizierten Aufsätze nicht zugänglich.

Hinweise auf den Bau des Schwanzskeletts von *Acanthostega* sind in der Literatur äußerst spärlich. Neben dem schon erwähnten Foto (NORMAN 1994, S. 97) des Exemplars mit der Sammlungsnummer MGUH VP 1227 (Abb. 5.7), das im Schwanzbereich zahlreiche nach caudal geneigte Neural- bzw. Hämalfortsätze aufweist, ist mir nur eine Publikation bekannt (COATES 1994), die Informationen zum Schwanzskelett von *Acanthostega* enthält. Da sich aber auch dort keine detaillierte Beschreibung des Schwanzskeletts findet, können sich meine Angaben im wesentlichen nur auf die in

dieser Arbeit abgebildete Rekonstruktionszeichnung des mit einem Flossensaum versehenen Axialskeletts (COATES 1994, Fig. 4 D) und den Inhalt der dazugehörigen Abbildungslegende beziehen. Auf welcher Grundlage diese Rekonstruktion steht, ist aus der Literatur, wie erwähnt, nicht ganz nachvollziehbar, da mir nur zwei der vier zugrundeliegenden Stücke bekannt sind, die beide keinen Flossensaum aufweisen. Kurze, nicht sehr weit führende Hinweise auf das Vorhandensein eines Flossensaumes finden sich bei CLACK (1988 b) und AHLBERG & MILNER (1994). Nach der Rekonstruktion von COATES (1995, Fig. 4 D) scheint die gerade verlaufende Schwanzwirbelsäule im Grunde wie die von *Ichthyostega* aufgebaut zu sein (Abb. 5.1 a). Im gesamten Schwanzbereich sind die leicht nach caudal geneigten Neural- bzw. Hämalfortsätze schmal. In der zweiten Hälfte des Schwanzes nehmen diese sukzessive an Länge ab. Auch hier scheint die Schwanzspitze aus einem die Chorda dorsalis verlängernden Stab (Urostyl) zu bestehen. Wie bei *Ichthyostega* sitzt jedem Neuralfortsatz im Bereich der letzten zwei Drittel des Schwanzes ein Skelettstab (Radius) distal auf (insgesamt etwa 26 vermutlich ungegliederte Skelettstäbe). Allen Skelettstäben sitzen distal lückenlos nebeneinander liegende Flossenstrahlen auf, die im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Ichthyostega* einen breiten Flossensaum bilden. Das gleiche gilt für die ventrale Seite des Schwanzes, wo jedoch nur die zweite Hälfte der Hämalfortsätze mit Flossenstrahlen tragenden Skelettstäben bestückt ist (etwa 18). Der dorsale und der ventrale Flossensaumteil läuft in einer gemeinsamen Spitze aus. Zusammen mit dem Schwanzskelett bilden sie eine vertikal stehende lanzettliche Fläche (Abb. 5.1 a). Die letzten zwei Drittel des Schwanzes waren vermutlich stark lateral abgeflacht. Über Hinweise auf eine Schwanzbeschuppung, wie sie für *Ichthyostega* angenommen wird, ist mir nichts bekannt. Aufgrund des ähnlichen Baus des Schwanzskeletts kann die gleiche Beweglichkeit wie für *Ichthyostega* angenommen werden.

Eine kurze Beschreibung eines vermutlich zu *Acanthostega* gehörenden Beckens findet sich in einer Arbeit von CLACK (1988 a, Fig. 12 B). Diese fragmentarische rechte Beckenhälfte weist eine gleichseitig trianguläre Form auf, bei der die Spitze nach dorsal zeigt, und die basalen Ecken abgebrochen sind (Abb. 5.5 b). Die dorsale Spitze geht in einen schlanken, stabartigen Schenkel über (Prozessus iliacus), der, in der parasagittalen Ebene liegend, in Verlängerung der anterioren Beckenkante in einem Winkel von etwa 45° zur Körperlängsachse in caudodorsale Richtung weist. CLACK (1988 a) nimmt an, daß der dorsale Abschnitt des Beckens über Sacralrippen mit dem Axialskelett verbunden war. Auch wenn dies sicherlich wahrscheinlich ist, steht diese Vermutung nicht auf einer fossilen Grundlage. Ob die Beckenhälfte sich aus mehreren Elementen aufbaut oder aus einem Stück besteht, ist unklar. Eine kompakte freie Region am Vorderrand des oberen Drittels des Beckens markiert die ungefähre Lage des Acetabulums.

Über dessen ursprüngliche Form läßt sich auf der Basis des genannten Beckenfragments wenig sagen. Geschlossen von dem proximalen Ende der Hinterextremität läßt sich jedoch vermuten, daß es eher als rundliche bis querovale Gelenkpfanne ausgebildet war. Die Gelenköffnung zeigte mit Sicherheit mehr oder weniger nach lateral. Der großflächige, ventral des Acetabulums liegende Teil des Beckens bot beim lebenden Tier als Muskelansatzstelle viel Raum für die ventrale Extremitätenmuskulatur, deren Anteile je nach Ansatzpunkt mehr als Protraktoren, Retraktoren oder Adduktoren genutzt werden konnten. Die wesentlich kleinere dorsal des Acetabulums liegende Fläche konnte als Ansatzstelle für die Extremitätenelevatoren genutzt werden. Nach neuen Erkenntnissen von COATES & CLACK (1995) soll das Becken von *Acanthostega* entgegen der bisherigen Ansicht (CLACK 1988 a) dorsal nicht nur einen, sondern zwei stabförmige Schenkel tragen, einen anterioren und einen posterioren (Abb. 5.1 a). Unglücklicherweise existiert hiervon weder eine detaillierte Beschreibung, noch ist nachvollziehbar, auf welcher Grundlage die Beckenrekonstruktion steht. Hinweise auf noch nicht beschriebene fragmentarische Beckenreste finden sich bei BENDIX-ALMGREEN et al. (1990, Fig. 3 A) und auf Abbildung 5.7.

Ebenso wie im Fall des Beckens ist bei der von CLACK & COATES (1995, Fig. 1 A) vorgenommenen Rekonstruktion des Gesamtskeletts von *Acanthostega* nicht klar, auf welcher Datengrundlage die dort abgebildete Hinterextremität steht (Abb. 5.1 a). Auf der Basis der beiden mir bekannten Überlieferungen der Hinterextremität (Abb. 5.7 u. 5.9 d₁) ist nicht ersichtlich, ob der distale Extremitätenabschnitt tatsächlich achtstrahlig angeordnete Skelettelementreihen aufwies. Wie es scheint, handelt es sich bei dem dargestellten Extremitätenteil um eine nicht auf fossiler Grundlage stehende Ergänzung: „The pes is restored provisionally to have eight digits, and an ankle consisting of relatively few large components“ (CLACK & COATES 1995, S. 379). Die beiden mir bekannten fragmentarischen Überlieferungen der Hinterextremität stammen offenbar von dem schon angesprochenen nahezu vollständigen Exemplar mit der Sammlungsnummer MGUH VP 1227. Während die eine Hinterextremität in einem Aufsatz von COATES (1991, Fig. 3) abgebildet ist, scheint die andere noch nicht in die Literatur eingegangen zu sein. Sie ist mir allein von dem schon erwähnten Logo bekannt (Abb. 5.7). Da das dort dargestellte Skelett aus den oben genannten Gründen nicht als Datengrundlage genutzt werden soll, kann sich die nun folgende Analyse nur auf die andere überlieferte Hinterextremität beziehen (Abb. 5.9 d₁), von der es zwar eine Abbildung gibt, die aber meines Wissens bislang noch nicht detailliert beschrieben wurde. Bei dieser ist der proximale und der mediale Extremitätenabschnitt erhalten, während der distale Abschnitt nur durch acht kleine, verstreut angeordnete Elemente überliefert ist (Abb. 5.9 d₁). Anders als bei der Hinterextremität von *Ichthyostega* ist der proximale Ab-

schnitt etwa doppelt so lang wie der mediale. Das Skelett des proximalen Extremitätenabschnitts besteht aus einem schlanken, stabartigen Element (Femur), dessen Breite zur Mitte hin etwas abnimmt, so daß es eine in der Aufsicht leicht bikonvexe Form erhält. Sein proximales Ende ist abgerundet und scheint dorsoventral abgeflacht zu sein, was etwa den Verhältnissen bei *Ichthyostega* entspricht. Vermutlich lag auch ein ähnlich gestalteter Gelenkkopf vor. Die ventrale Seite des proximalen Elements ist nach Coates (1994) wie bei *Ichthyostega* durch einen parallel zur Achse verlaufenden Grat markiert (Crista ventralis, „adductor crest“). An das distale Ende des proximalen Elements schließen sich die beiden Skelettelemente des medialen Abschnitts an (Tibia u. Fibula). Diese sind denen von *Ichthyostega* in ihrer Gestalt und ihrem Größenverhältnis sehr ähnlich. Auch hier sind beide Elemente etwa rechteckig geformt, sehr flach, kurz und breit. In Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei *Ichthyostega* wird das etwas längere der beiden Elemente als das anteriore angenommen (Tibia). Geht man von der Authentizität der in Abbildung 5.7 zu sehenden Hinterextremität aus, wofür die Fortführung des durch die Schwanzwirbelsäule verlaufenden Risses in der Gesteinsplatte spricht, ist der distale Extremitätenteil ähnlich aufgebaut wie der der im folgenden noch zu beschreibenden Vorderextremität. Die Skelettelemente des strahlig angeordneten Extremitätenabschnitts (mindestens sechs Strahlen) scheinen bei der Hinterextremität jedoch länger und etwas massiver zu sein. Da, wie erwähnt, genaue Informationen fehlen, soll über den distalen Extremitätenabschnitt hier nicht weiter spekuliert werden.

Über die Gelenkflächen der Extremitätenabschnitte liegen mir keine Daten vor, so daß nur sehr grobe Aussagen über die Beweglichkeit der Hinterextremität gemacht werden können. Aufgrund der mehr oder weniger lateralen Ausrichtung des Acetabulums wurde das proximale Extremitätenelement (Femur) beim lebenden Tier in entspannter Haltung vermutlich vom Körper abgespreizt. Da die Beckenform und wahrscheinlich auch das Hüftgelenk einen ähnlichen Aufbau wie bei *Ichthyostega* aufweisen, kann davon ausgegangen werden, daß auch die Mobilität des proximalen Extremitätenabschnitts gegenüber dem Becken mit der für *Ichthyostega* rekonstruierten Beweglichkeit im groben übereinstimmt. Das gilt sowohl für den Aktionsradius als auch für Rotationen um die Längsachse. Auch wenn genaue Informationen zu den Gelenkflächen der einzelnen Extremitätenabschnitte fehlen, so kann doch davon ausgegangen werden, daß sich diese an den terminalen Enden der Skelettelemente befanden und in Verlängerung der jeweiligen Achse ausgerichtet waren. Wäre dies nicht der Fall, müßten die in der Abbildung von COATES (1991, Fig. 3) in Aufsicht dargestellten Skelettelemente sichtbar Artikulationsstellen aufweisen. Ausgehend von dieser Annahme, würde der mediale Extremitätenabschnitt beim lebenden Tier in entspannter Haltung nicht gegenüber dem proximalen Abschnitt abgewinkelt sein, son-

dern auf einer gemeinsamen Achse liegen. Über eine Flektierbarkeit lassen sich jedoch keine Aussagen machen, auch wenn die Ähnlichkeit der Extremitätenbestandteile mit denen von *Ichthyostega* vergleichbare Verhältnisse vermuten läßt. Wie auch immer die Gelenke gebaut waren, so läßt sich schon aufgrund der Breite der beiden Elemente des medialen Extremitätenabschnitts und ihres dadurch zwangsläufig geringen Abstands voneinander eine limitierte Verwindbarkeit annehmen. Der distale Extremitätenabschnitt konnte demnach wie bei *Ichthyostega* nur wenig gegenüber dem medialen Abschnitt pro- bzw. supiniert werden. Die Beweglichkeit des distalen Extremitätenabschnitts läßt sich auf der Basis des in COATES (1991, Fig. 3) abgebildeten Stückes nicht bestimmen. Wird jedoch die von COATES & CLACK (1995, Fig. 1 A) angefertigte Gesamt-rekonstruktion des Skeletts von *Acanthostega* zugrunde gelegt, entsprechen die biomechanischen Verhältnisse des distalen Extremitätenabschnitts etwa denen von *Ichthyostega*. Betrachtet man die gesamte Hinterextremität, nimmt deren Breite wie bei *Ichthyostega* von proximal nach distal zu, während die Skelettelemente in der gleichen Richtung immer flacher werden.

Der Schultergürtel von *Acanthostega* ist nur fragmentarisch überliefert (CLACK 1988 a, Fig. 4, 9-11, 1992, Fig. 20.1, COATES & CLACK 1991, Fig. 3), so daß über seine Struktur und Zusammensetzung noch einige Unklarheiten bestehen. In CLACK & COATES (1993, Fig. 2 B, C) ist zwar eine Rekonstruktion des Schultergürtels zu sehen (siehe auch COATES & CLACK 1995, Fig. 1 A), doch ist hierbei die Datengrundlage nicht nachvollziehbar (Abb. 5.1 a, 5.8 b). Sicher ist, daß der dermale Teil des Schultergürtels aus sieben Elementen besteht (2 Anocleithra, 2 Cleithra, 2 Claviculae, 1 Interzentrum). Den Hauptteil machen die paarigen ventrolateralen (Cleithra) und ventralen Elemente (Claviculae) aus, deren rechte und linke Hälften über ein rautenförmiges, unpaares ventrales Element (Interclavicula) miteinander verbunden sind, das vergleichsweise groß ist. Der Grad der Überlappung der paarigen ventralen Elemente mit dem unpaaren ventralen Element ist bislang unbekannt. Auch die genaue Gestalt der ventrolateralen Elemente ist meines Wissens noch unklar. Die schlanken, schräg nach caudodorsal zeigenden ventrolateralen Elemente stehen nach COATES & CLACK (1991) ventral über einen die Vorderkante verlängernden Fortsatz mit den dorsalen Enden der ventralen Elemente in Verbindung. An die dorsalen Enden der ventrolateralen Elemente schließt sich jeweils ein mit diesem überlappendes, ovales Element (Anocleithrum) an, daß im Vergleich zum restlichen Körper klein erscheint. Zusammen bilden die dermalen Elemente eine im Querschnitt nach oben offene U-förmige Struktur. Der craniale Rand der ventrolateralen Elemente weist nach COATES & CLACK (1991) eine Abflachung auf, die als postbranchiale Lamina gedeutet wird. Dieser Bereich bildet bei kiementragenden Fischen den Hinterrand der Kiementaschen. Wie bei *Ichthyostega* sitzt der endoskeletale Teil des

Schultergürtels den dermalen Elementen nicht von innen auf, sondern ist ein tragender Bestandteil des Schultergürtels. Seine caudale Ausdehnung ist noch ungewiß (COATES & CLACK 1991). Er setzt am Hinterrand des paarigen ventralen Elements an und ist dorsal knöchern mit dem ventralen Ende des ventrolateralen Elements verwachsen. Die Bestimmung der genauen Lage des Glenoids und seiner Öffnungsrichtung ist nach CLACK (1988 a) auf der Basis des bis zu diesem Zeitpunkt vor-

handenen Materials nicht möglich. Eventuell gibt es inzwischen neue Funde, die eine solche Diagnose ermöglichen. Trotz dieser Unklarheiten läßt sich jedoch sagen, daß der gesamte Schultergürtel beim lebenden Tier in den Körper eingesenkt war, dieser wahrscheinlich nicht in knöcherner Verbindung mit dem Schädel stand und mit Sicherheit ausreichend große Angriffsflächen für die Extremitätenmuskulatur bot.

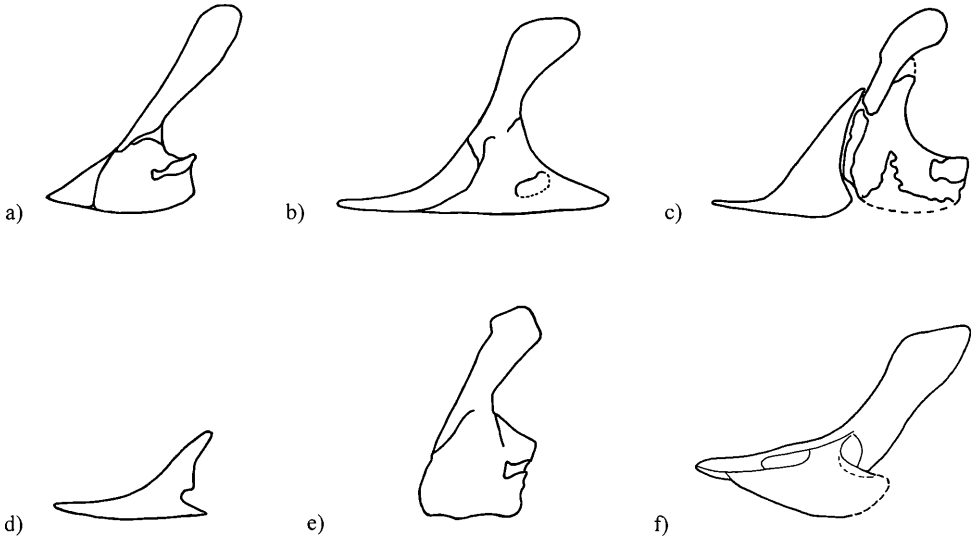


Abb. 5.8 Schultergürtel (rechte Seite von lateral): a) *Ichthyostega*, b) *Acanthostega*, c) *Tulerpeton*, d) *Ventastega* (nur ventrales Element), e) *Hynerpeton* (nur ventrolaterales Element + endoskeletaler Schultergürtel), f) *Panderichthys*. (Umgezeichnet nach JARVIK 1980 a, Fig. 170, 1996 a, Fig. 42 B, COATES & CLACK 1995, Fig. 1 A, LEBEDEV & COATES 1995, Fig. 3 A, 4 B, AHLBERG et al. 1994, Fig. 12 b, DAESCHLER et al. 1994, Fig. 1 A, VOROBYEVA 1995, Fig. 1 B).

Die Vorderextremität von *Acanthostega* ist nahezu komplett überliefert (BENDIX-ALMGREEN 1990, Fig. 4, COATES & CLACK 1990, Fig. 1 a-c, 2 e, 1995, Fig. 1 A, COATES 1991, Fig. 1, 1993, Fig. 1 a, 4 d, 1994 Fig. 4 C, CLACK & COATES 1993, Fig. 2 B, C, NORMAN 1994, S. 97). Es handelt sich dabei um das schon mehrfach erwähnte Exemplar mit der Sammlungsnummer MGUH VP 1227. Bei zwei weiteren, möglicherweise zu *Acanthostega* zu rechnenden proximalen Extremitätenelementen ist die Zuordnung unsicher (CLACK 1988 a, Fig. 12 A, BENDIX-ALMGREEN 1990, Fig. 3 B). Die drei Abschnitte der Extremität sind in ihrer Größenordnung ungefähr gleich lang. Das Skelett des proximalen Abschnitts besteht aus einem - im Vergleich zu den anderen Extremitätenknochen großen und massiven Element (Humerus). Durch seine im Verhältnis zur Länge großen Breite wirkt es von dorsal betrachtet eher gedrunken. Seine Oberfläche ist reich skulpturiert und weist zahlreiche Grate auf. Am Hinterrand trägt es an seiner distalen Hälfte eine große, flache, rechteckige Verbreiterung, die

dem gesamten proximalen Element eine von dorsal betrachtet L-förmige Gestalt verleiht. Der eigentliche Körper des proximalen Elements ist dagegen in der Aufsicht etwa rechteckig. Da in der Literatur nur die dorsale Seite des Elements abgebildet ist, kann über die ventrale Seite und über den Querschnitt keine Aussage gemacht werden. Sicher ist jedoch, daß das proximale Element im Verhältnis zu seiner Breite flach war. Das stumpfe proximale Ende ist breit und nur leicht konvex gebogen. Der daran anschließende Gelenkkopf war wahrscheinlich ebenfalls breit und flach und besaß nach COATES & CLACK (1991) eine langgezogene, querovale Gelenkfläche.

Das distale Ende des proximalen Elements der Vorderextremität weist zwei Artikulationsstellen auf, an denen die beiden parallel zueinander verlaufenden Elemente des medialen Extremitätenabschnitts ansetzen (Radius u. Ulna). Beide Gelenkflächen weisen leicht nach anterior, so daß die Elemente des medialen Extre-

mitätenabschnitts in einem Winkel von etwa 130°-140° zum proximalen Abschnitt stehen. Das stabförmige anteriore Medialelement (Radius) ist fast doppelt so lang und etwa ein Drittel so breit wie das posteriore. Sein proximales Ende besitzt einen etwa runden Querschnitt, während sein etwas breiteres distales Ende dorsoventral abgeflacht ist. Die runde proximale Gelenkfläche artikuliert mit der ebenfalls runden anterioren Gelenkfläche des distalen Endes des proximalen Extremitätenelements. Im Gegensatz dazu ist die proximale Gelenkfläche des flachen und breiten posterioren Medialelements langgezogen oval. Die zugehörige posteriore Gelenkfläche am distalen Ende des proximalen Extremitätenelements ist im Fossil nur ansatzweise sichtbar, doch kann davon ausgegangen werden, daß auch sie eine gestreckt ovale Form besaß. Der distale Teil des medialen Extremitätenabschnitts ist schwer zu interpretieren, da dieser unzureichend erhalten ist. Es ist nicht klar ersichtlich, ob die überlieferten Medialelemente distal abgebrochen sind oder ob sie das tatsächliche distale Ende repräsentieren. So können auch keine Aussagen über die distalen Gelenkflächen gemacht werden. Es muß also offen bleiben, wie der mediale Extremitätenabschnitt mit dem distalen Abschnitt verbunden war.

Vom distalen Extremitätenabschnitt sind zahlreiche kleine, zylindrische Elemente überliefert, von denen fast alle in acht Reihen angeordnet sind. Innerhalb der Reihen nimmt die Größe der Elemente in distaler Richtung ab. Die Länge der Reihen und die Breite ihrer Elemente nimmt, von den am weitesten anterior liegenden Reihen zu den mittleren Reihen, zunächst zu und dann zu den am weitesten posterior liegenden Reihen wieder ab. Die acht fossil erhaltenen Reihen waren wahrscheinlich strahlig angeordnet und setzten proximal vermutlich an mehreren basalen Elementen an, von denen möglicherweise eines überliefert ist. Bei einer solchen strahligen Anordnung würden die distalen Enden der einzelnen Reihen in einem halbkreisförmigen Bogen angeordnet sein. Da der proximale Bereich des distalen Extremitätenabschnitts nicht fossil erhalten ist, können auch mittels der Kenntnis des distalen Extremitätenabschnitts keine Rückschlüsse auf die Artikulation mit dem medialen Abschnitt gezogen werden. Nachweisbar ist jedoch, daß die gesamte Extremität wie bei *Ichthyostega* nach distal flacher wird. Anders als bei diesem läßt sich aufgrund der Größe des proximalen Elements aber keine wesentliche Verbreiterung in gleicher Richtung feststellen. Statt dessen nimmt die Breite vom proximalen zum medialen Abschnitt zunächst ab und dann im distalen Abschnitt wieder zu.

Auch im Fall der Vorderextremität kann über deren Beweglichkeit aufgrund der durch die mangelnde Erhaltung unsicheren mechanischen Verhältnisse nur spekuliert werden. Gerade die Haltung der Extremität beim lebenden Tier ist wegen der unbekanntenen Ausrichtung der Schultergelenköffnung schwer einzuschätzen. Den

einzigen Hinweis bietet die gegenüber dem proximalen Extremitätenabschnitt nach cranial leicht abgewinkelte Stellung des medialen Abschnitts. Diese Winklung läßt vermuten, daß das proximale Element beim lebenden Tier etwas mehr nach caudal gerichtet war als bei *Ichthyostega*, bei dem es nach caudolateral zeigt. In dieser Ausrichtung kann der restliche Extremitätenteil nur über eine Abwinkelung des medialen Abschnitts gegenüber dem proximalen Abschnitt in cranialer Richtung in eine vom Körper abgespreizte Position gelangen, wodurch er als Antriebs- oder Steuerorgan besser nutzbar ist. Da die den proximalen mit dem medialen Extremitätenabschnitt verbindenden Gelenkflächen weder nach dorsal noch nach ventral weisen, befanden sich die Skelettelemente der beiden Extremitätenabschnitte beim lebenden Tier in entspannter Haltung in einer Ebene. Auch wenn die genaue Art der Gelenkung nicht bekannt ist, kann jedoch von einer gewissen, wenn auch sicher nicht hohen, Flektierbarkeit in der dorsoventralen Ebene ausgegangen werden. Da die Gelenkfläche zwischen dem anterioren Medialelement und dem proximalen Element eine runde Form aufweist, kann das anteriore Medialelement in seiner Längsachse rotiert werden, wodurch sich der mediale Extremitätenabschnitt bei gleichzeitiger Dorsal- bzw. Ventralflexion in sich verwindet, so daß der distale Extremitätenabschnitt pro- bzw. supiniert wird. Für diese Bewegungsoption sprechen die im Vergleich zu *Ichthyostega* schmalen Elemente des medialen Extremitätenabschnitts, die dadurch einen größeren Abstand voneinander aufweisen können, was die Verwindbarkeit erhöht. Außerdem bietet die am Hinterend des distalen Endes des proximalen Elements befindliche Fläche genügend Raum für daran ansetzende und am anterioren Medialelement inserierende Muskeln, die eine Verwindung des medialen Extremitätenabschnitts verursachen können.

Über die Beweglichkeit des distalen Extremitätenabschnitts gegenüber dem medialen Abschnitt lassen sich aufgrund der mangelnden Überlieferung keine Aussagen machen. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß die beiden Abschnitte eine mechanische Einheit bildeten und nicht gegeneinander flektierbar waren, auch wenn die Tetrapodenhaftigkeit von *Acanthostega* das Gegenteil suggerieren mag. Auch über die Beweglichkeit der strahlig angeordneten Skelettelemente des distalen Extremitätenabschnitts läßt sich wenig sagen, da deren Mobilität, wie im Fall von *Ichthyostega* schon dargestellt, von der Präsenz oder Nichtpräsenz einer „Schwimmhaut“ abhängt. Insgesamt betrachtet scheint die Beweglichkeit des proximalen Extremitätenabschnitts gegenüber dem Schultergürtel nicht sehr hoch gewesen zu sein. Zumindest läßt sich vermuten, daß die caudocraniale Beweglichkeit eingeschränkt war. Der große endoskeletale Teil des Schultergürtels spricht jedoch für eine kräftige, dort ansetzende und am proximalen Element inserierende Muskulatur, die den proximalen Extremitätenabschnitt bewegen konnte.

5.2.3 Tulerpetonider Konstruktionstyp

Von *Tulerpeton* existieren zahlreiche Skelettreste mehrerer Individuen verschiedener Körpergröße. Während der Schädel nur sehr fragmentarisch überliefert ist, sind vom Postcranialskelett weite Bereiche erhalten. Der größte Teil des bislang bekannten postcranialen Fossilmaterials stammt von einem einzigen Exemplar, bei dem die rechte Vorder- und Hinterextremität, Teile des Schultergürtels und zusammenhängende Flächen der Beschuppung erhalten sind (LEBEDEV & COATES 1995, Fig. 2). Dazu kommen noch zahlreiche Skelettreste, die nicht sicher *Tulerpeton* zugewiesen werden können. Da es Hinweise gibt, daß in dem Fundgebiet neben *Tulerpeton* noch eine zweite Tetrapodenform existiert, ist die Zuordnung isolierter Skelettreste oft unsicher.

Die Körperform von *Tulerpeton* ist aufgrund der mangelhaften fossilen Überlieferung zur Zeit völlig unklar. Die von LEBEDEV (1985, S. 30, 1990, S. 1274) angefertigte Rekonstruktion ist daher äußerst spekulativ. Da das Schwanzskelett von *Tulerpeton* unbekannt ist, läßt sich auch die Körperlänge nur sehr grob angeben. Sofern ein Schwanz-Rumpf-Verhältnis wie bei *Ichthyostega* und *Acanthostega* bestanden hätte, läge die Körperlänge, von den Extremitätenknochen hochgerechnet, im Bereich von etwa 50-80 cm. Dies deckt sich auch mit den Angaben von LEBEDEV (1990), der eine geschätzte Länge von mindestens 50 cm angibt. Trotz dieser Unsicherheiten steht jedoch fest, daß die Größe der überlieferten Skelettelemente im Durchschnitt zwischen denen von *Acanthostega* und *Ichthyostega* liegt. Es handelt sich also bei *Tulerpeton* um ein Tier, das etwa in die gleiche Körpergrößenkategorie fällt wie die anderen beiden Formen.

Da der Schädel von *Tulerpeton* nur sehr fragmentarisch erhalten ist (LEBEDEV & CLACK 1993, Fig. 1), kann über seine Form und Struktur nur wenig gesagt werden. Aufgrund seiner flachen, breiten Schnauze kann davon ausgegangen werden, daß der Kopf dorsoventral abgeflacht war. Ob er eine von dorsal trianguläre oder eher trapezoide Gestalt aufwies, ist unbekannt. Sicher ist, daß das Seitenliniensystem des Schädels wie bei *Ichthyostega* und *Acanthostega* in eingesenkten Kanälen verlief, was auch hier als Hinweis auf eine aquatische Lebensweise gewertet werden kann. Ebenso liegen die äußeren Nasenöffnungen wie bei den anderen beiden Formen seitlich am unteren Rand des Oberkiefers. Das Gebiß von *Tulerpeton* ist nur zum Teil erhalten (LEBEDEV & CLACK 1993, Fig. 1). Es scheint so, daß auch hier in beiden Kiefern zwei parallel zueinander verlaufende Zahnreihen vorhanden waren, bei denen die innere kleinere Zähne aufwies als die äußere. Die Schmelzeinfaltungen aufweisenden Zähne besitzen eine kegelförmige, nach caudal gebogene Gestalt und variieren wie bei *Ichthyostega* in der Länge. Unter ihnen finden sich auch lange Fangzähne. Wie bei *Acanthostega* weist der Gau-

men ebenfalls Fangzähne sowie Dentikel auf. Da sowohl die Kiefergelenkung als auch das Neurocranium unbekannt sind, können über den Kiefermechanismus keine Aussagen gemacht werden. Erwähnenswert ist jedoch, daß sich unter dem nicht sicher zuzuordnenden Material Stücke befinden, die auf eine Beweglichkeit zwischen Wange und Schädeldach hinweisen. Ob jedoch deshalb ein kinetischer Schädel für *Tulerpeton* angenommen werden muß, ist fraglich.

Das Axialskelett von *Tulerpeton* ist nahezu unbekannt. Es existieren bislang nur elf Wirbelelemente, deren Zuordnung zu *Tulerpeton* zudem unsicher ist (LEBEDEV & COATES 1995, Fig. 15). Es handelt sich dabei vermutlich um ventrale und dorsale Wirbelelemente (Inter- und Pleurozentra) (Abb. 5.4 c). Bogenelemente sind nicht überliefert. Die Krümmung des mutmaßlichen ventralen Elements läßt darauf schließen, daß die Chorda dorsalis des zugehörigen Tieres wahrscheinlich uneingeschnürt war. Auf dieser unzureichenden Datenbasis bleibt es völlig unklar, ob die Neuralbögen wie bei *Ichthyostega* und *Acanthostega* über Fortsätze (Prae- und Postzygapophysen) miteinander verkettet waren. Neben den genannten Wirbeln sind noch vier proximale Bruchstücke zweiköpfiger Rippen bekannt (LEBEDEV & COATES 1995, Fig. 16), deren Zuordnung zu *Tulerpeton* ebenfalls unsicher ist. Das weniger stark gekrümmte Rippenfragment (Abb. 5.4 c) stammt vermutlich aus dem vorderen Rumpfbereich, während die drei stärker gekrümmten wahrscheinlich im caudalen Rumpfabchnitt lagen. Über die ursprüngliche Länge der Rippen lassen sich keine Aussagen machen. Im Rumpfbereich sind große Flächen der ehemaligen Körperbeschuppung von *Tulerpeton* überliefert (LEBEDEV & COATES 1995, Fig. 2). Es ist jedoch nicht bekannt, welche Bereiche von diesen 7 mm langen, ovalen Schuppen bedeckt waren. Möglicherweise war sogar der gesamte Körper beschuppt, denn es finden sich auch an den Extremitäten Schuppen, die jedoch eine cycloide Form besitzen und kleiner sind als die Schuppen des Rumpfes.

Vom Becken existiert nur ein einziges, nicht sicher *Tulerpeton* zuweisbares Fragment (LEBEDEV & COATES 1995, Fig. 18). Es handelt sich dabei um die dorsale Spitze einer wahrscheinlich triangulären linken Beckenhälfte (Abb. 5.5 c). Die vermutete Form ergibt sich durch Verlängerung des anterioren und posterioren Randes in ventraler Richtung. Die erhaltene Spitze trägt an ihrem posterioren Rand den basalen Teil eines nach caudodorsal zeigenden stabartigen Fortsatzes, bei dem der distale Teil abgebrochen ist. Anterior von diesem befindet sich am dorsalen Rand der Beckenspitze ein flächiger, eher rechteckiger Fortsatz. Auf der mesialen Seite finden sich keine auf einen Kontakt mit dem Axialskelett hinweisenden Artikulationsflächen. Da der wahrscheinlich größere ventrale Teil des Beckens fehlt, kann weder eine Aussage über die Lage noch über die Ausrichtung des Acetabulum gemacht werden. Sofern

die vermutete ursprüngliche Form des Beckens zuträfe, bot es, wie im Fall von *Ichthyostega* und *Acanthostega* beschrieben, viel Platz für die daran ansetzende Extremitätenmuskulatur.

Die Hinterextremität von *Tulerpeton* ist nahezu komplett überliefert (LEBEDEV 1984, Fig. 1, 1985, Titelbild, S. 30, 1990, S. 1274, LEBEDEV & COATES 1995, Fig. 2, 10-13). Anders als bei *Ichthyostega* und *Acanthostega* liegen hier die Längen der Extremitätenabschnitte nicht annähernd im gleichen Größenbereich (Abb. 5.9 h). Der längste Abschnitt ist der distale. Er ist mehr als doppelt so lang wie der mediale, der von den drei Extremitätenabschnitten der kürzeste ist. Der proximale Abschnitt ist etwa um zwei Fünftel länger als letzterer, aber deutlich kürzer als der distale Abschnitt. Das Skelett des proximalen Extremitätenabschnitts besteht aus einem schlanken, lateral leicht konvexen, stabförmigen Element (Femur). Das proximale Ende ist von dorsal betrachtet leicht konvex gebogen und besitzt eine querovale Gelenkfläche. An seiner ventralen Seite trägt das proximale Element im mittleren Drittel einen prominenten, in der Längsachse verlaufenden Grat (Crista ventralis, „adductor crest“). Das distale Ende des proximalen Elements weist eine kompaktfreie Fläche auf, die die Artikulationsstellen mit den beiden Elementen des medialen Extremitätenabschnitts markiert. Die genannte Fläche zeigt zum größten Teil in Richtung der verlängerten Achse, reicht aber auch, sich nach ventral krümmend, bis auf die ventrale Seite des proximalen Elements. Das distale Ende des proximalen Elements weist auf seiner dorsalen Seite eine Einkerbung auf, in der beim lebenden Tier wahrscheinlich eine Extensorsehne verlief.

Das anteriore Skelettelement des medialen Extremitätenabschnitts (Tibia) ist nur unwesentlich länger, aber deutlich massiver als das posteriore (Fibula). Dies äußert sich vor allem in der stärkeren dorsoventralen Abflachung des posterioren Elements im distalen Bereich. Beide Elemente weisen eine von dorsal betrachtet gestreckt rechteckige, lateral leicht bikonkave Gestalt auf. Das proximale Ende des anterioren Medialelements besitzt eine etwa in Verlängerung der Achse weisende, ovale bis abgerundet rechteckige Artikulationsstelle. Die des posterioren Medialelements weist dagegen eine abgerundet trianguläre Form auf und ist etwa halb so groß wie diese. Die distalen Enden der beiden Elemente des medialen Extremitätenabschnitts besitzen längliche Artikulationsstellen, die in eine gegenüber der Längsachse abgewinkelte Richtung zeigen. An diesen setzen die basalen Elemente des distalen Extremitätenabschnitts an. Das distale Ende des posterioren Medialelements ist, wie erwähnt, stark abgeflacht.

Der distale Extremitätenabschnitt besteht aus zahlreichen Skelettelementen, von denen die Mehrzahl in Reihen angeordnet sind. Die nicht in Reihen angeordneten Elemente befinden sich nah beieinanderliegend

proximal und bilden die Basis für die von dort ausgehenden Strahlen der in Verlängerung der Extremitätenachse ausgerichteten aufgereihten Elemente. Da die genannten Skelettelemente des basalen Teils des distalen Extremitätenabschnitts nicht in ihrer natürlichen Position überliefert sind, und wahrscheinlich einige Teile aus diesem Bereich fehlen, ist unklar, in welcher Weise die einzelnen Elemente beim lebenden Tier angeordnet waren. Daher ist auch nicht sicher, wie viele und welche der erhaltenen Elemente mit den beiden Knochen des medialen Extremitätenabschnitts in Kontakt standen. Es ist jedoch wahrscheinlich, daß die beiden größten der basalen Skelettelemente wie bei *Ichthyostega* und vielen späteren Tetrapoden mit dem distalen Ende des posterioren Medialelements artikulierten. Bei dieser Anordnung würde das anteriore der beiden großen Basalelemente gleichzeitig mit dem distalen Ende des anterioren Medialelements artikulieren (Abb. 5.9 h). Die ursprüngliche Position der restlichen Basalelemente und ihre genaue Zahl ist dagegen äußerst spekulativ. Es kann jedoch davon ausgegangen werden, daß die Gesamtheit der Basalelemente eine breite, zusammenhängende, stabile Struktur bildete, die eine mechanische Einheit darstellte.

Anders als bei den Basalelementen sind die in Reihen angeordneten Skelettelemente des distalen Extremitätenabschnitts überwiegend in ihrer natürlichen Position überliefert, doch auch hier fehlen offensichtlich einige Teile aus dem distalen Bereich. Von den wahrscheinlich sechs Strahlen sind nur bei zweien die kegelförmigen Endglieder der sonst zylindrisch bikonkaven Elemente überliefert. Die Länge der Strahlen nimmt, von anterior gezählt, vom ersten zum vierten Strahl zu. Es ist anzunehmen, daß die distalen Endglieder dieser Strahlen nicht im Halbkreis angeordnet waren, sondern wie bei der Vorderextremität auf einer Geraden lagen. Die ursprüngliche Länge des fünften Strahls ist unbekannt, er ist nur durch ein sich an der Basis befindliches Skelettelement vertreten, dessen distales Ende abgebrochen ist. Vermutlich nahm die Länge der Strahlen wie bei der Vorderextremität (siehe unten) ab dem fünften Strahl wieder ab (Abb. 5.9 h₂). Die Breite der Strahlen ist abgesehen vom sechsten, der etwas dünner ist, ungefähr gleich. Wie bei *Ichthyostega* nimmt die Breite des Hinterextremitätenskeletts von proximal nach distal zu. Gleichzeitig werden die Skelettelemente in derselben Richtung flacher. Über die Beweglichkeit des proximalen Extremitätenabschnitts gegenüber dem Becken läßt sich aufgrund des nicht überlieferten Acetabulums nur spekulieren. Da der Gelenkkopf des proximalen Elements in seiner Geometrie ungefähr mit dem von *Ichthyostega* übereinstimmt, würden bei einer triangulären Beckenform und einer lateralen Ausrichtung der Gelenkpfanne auch ähnliche Bewegungsoptionen wie bei *Ichthyostega* vorliegen. Das proximale Element würde dann beim lebenden Tier in entspannter Haltung in einer vom Körper abgespreizten Stellung stehen. Da diese Spreizhaltung der Hinterextremität für nahezu

alle bekannten frühen Tetrapoden typisch ist, kann diese Vermutung durchaus als realistisch angenommen werden. Für diese Annahme spricht auch der prominente Grat an der ventralen Seite des proximalen Skelettelements, der in einer lateral abgespreizten Stellung einen

Ansatzpunkt für die Vortrieb erzeugende Retraktormuskulatur bot, die gleichzeitig, den Hebelarm des ventralen Grates nutzend, eine Rotationsbewegung um die Längsachse des proximalen Elements einleiten konnte (siehe Kapitel 5.3.3).

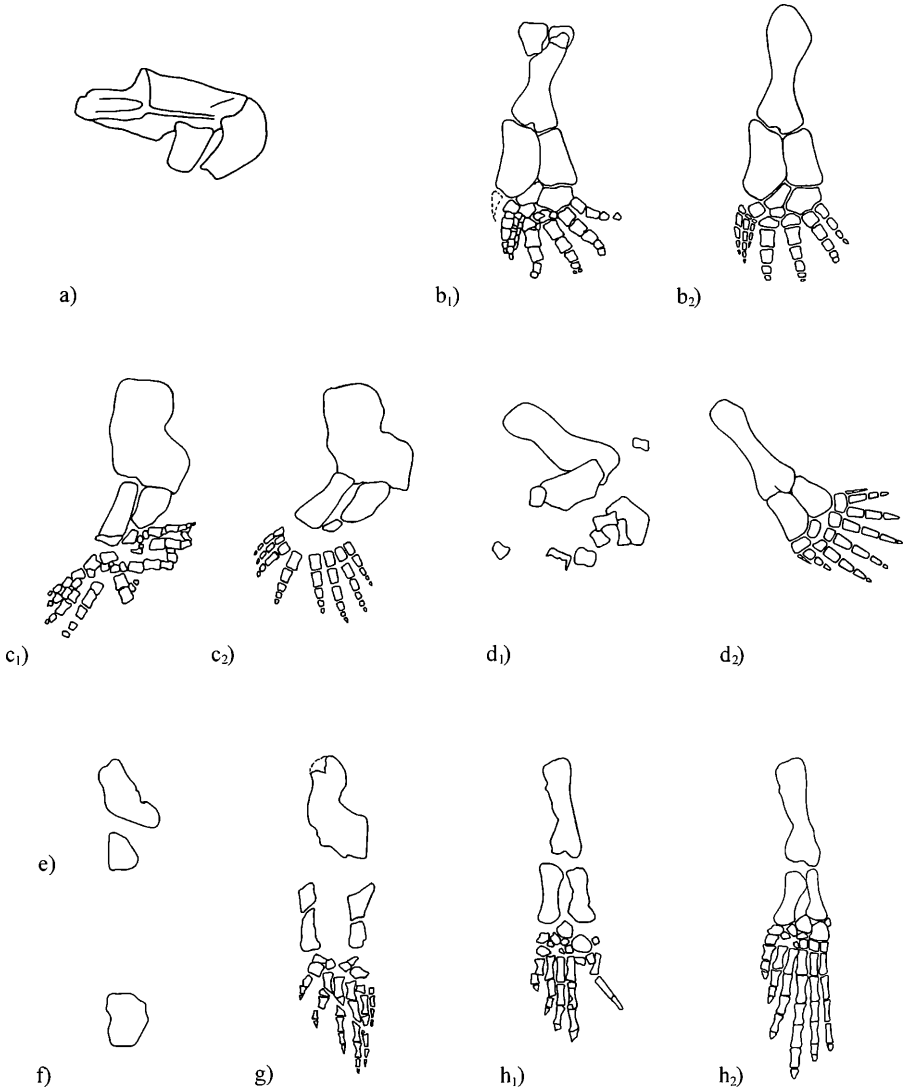


Abb. 5.9 Extremitätenskelette (jeweils linke Extremität von lateral [a] bzw. dorsal [b-h]): a) Vorderextremität von *Ichthyostega*, b) Hinterextremität von *Ichthyostega* (Fossil u. Rekonstruktion), c) Vorderextremität von *Acanthostega* (Fossil u. Rekonstruktion), d) Hinterextremität von *Acanthostega* (Fossil u. Rekonstruktion), e) *Elginerpeton* zugeordnete Skelettelemente einer Vorderextremität, f) Fragment aus der Fundstätte Ketleri, Rußland, g) Vorderextremität von *Tulerpeton*, h) Hinterextremität *Tulerpeton* (Fossil u. Rekonstruktion). (Umgezeichnet nach JARVIK 1996 a, Fig. 47, COATES 1991, Fig. 1-3, COATES & CLACK 1995, Fig. 1 a, AHLBERG 1991, Fig. 1 a, 2 a, AHLBERG et al. 1994, Fig. 15 b, LEBEDEV & COATES 1995, Fig. 5 A, 8, 10 B, 11 A, H, 12).

Da die Gelenkflächen am distalen Ende des proximalen Elements auf die ventrale Seite übergreifen, konnte der mediale Extremitätenabschnitt gegenüber dem proximalen Abschnitt nach ventral flektiert werden. Bei einem Fossil ist der mediale Extremitätenabschnitt in einer gegenüber dem proximalen Abschnitt um 90° nach ventral flektierten Position überliefert (LEBEDEV & COATES 1995, Fig. 13 A, B). Da die beiden Elemente des medialen Extremitätenabschnitts nicht sehr breit sind und daher nicht eng beieinander stehen müssen, kann von einer Verdrillbarkeit dieses Extremitätenabschnitts ausgegangen werden, durch die der distale Abschnitt pro- bzw. supiniert werden konnte. Die Beweglichkeit zwischen medialem und distalen Extremitätenabschnitt ist aufgrund der unsicheren Anordnung der basalen Elemente des distalen Abschnitts nicht rekonstruierbar. Aufgrund der gebogenen distalen Enden der beiden Medialelemente ist jedoch zu vermuten, daß die Artikulationsstellen mit den Elementen des distalen Extremitätenabschnitts nicht auf einer gemeinsamen Linie lagen, sondern gegeneinander versetzt waren. Eine solche verzahnte Anordnung würde jede Abknickung stark limitieren. Innerhalb des distalen Extremitätenbereichs existieren jedoch gleich zwei Zonen, bei denen die Artikulationsstellen auf einer Linie liegen. Dies ist am Ansatzpunkt der strahlig angeordneten Elemente und zwischen deren ersten und zweiten Gliedern der Fall. Entlang dieser beiden Linien sind Flexionen durch den knöchernen Aufbau nicht limitiert. Die Beweglichkeit der einzelnen Strahlen hängt wieder davon ab, ob sich diese in einem gemeinsamen Septum befanden oder nicht. Darüber bestehen bislang jedoch keine Informationen.

Der Schultergürtel von *Tulerpeton* (Abb. 5.8 c) ist nahezu komplett, jedoch in zahlreiche Fragmente zerbrochen, überliefert (LEBEDEV 1984, Fig. 2, 1985, S. 30, 1990, S. 1274, LEBEDEV & COATES 1995, Fig. 2-4, 17). Der dermale Teil besteht aus sieben Elementen (2 Anocleithra, 2 Cleithra, 2 Claviculae, 1 Interzentrum). Die sehr schlanken ventrolateralen Elemente (Cleithra) sind in caudodorsaler Richtung geneigt. An den distalen Enden überlappen sie anterior mit jeweils einem kleinen ovalen Element (Anocleithrum). Ventral überlappen die in diesem Bereich besonders schmalen ventrolateralen Elemente mit den dorsalen Fortsätzen der ventralen Elemente (Claviculae). Von diesen dorsalen Fortsätzen ausgehend, nimmt die Breite der sich nach ventral krümmenden ventralen Elemente kontinuierlich zu, so daß sie eine in sich gebogene trianguläre Gestalt aufweisen. An ihren Basen stehen sie rechts und links mit einem vergleichsweise großen, rautenförmigen, unpaaren ventralen Element (Interclavicula) in überlappender Verbindung. Der Grad der Überlappung ist jedoch unbekannt. Insgesamt bilden die dermalen Schultergürtel-elemente zusammen eine im Querschnitt nach oben offene U-förmige Struktur.

Wie bei *Ichthyostega* und *Acanthostega* sitzen die beiden endoskelettalen Teile des Schultergürtels (Scapu-

locoracoid) den dermalen Elementen nicht von innen auf, sondern sind selbsttragende Bestandteile des Schultergürtels. Sie machen hier sogar einen großen Teil des gesamten Schultergürtels aus. Die beiden großflächigen endoskelettalen Elemente fügen sich jeweils an den leicht konkaven Hinterrand jenes dermalen Schultergürtelabschnitts an, der vom dorsalen Fortsatz des paarigen ventralen Elements (Clavicula) und dem ventralen Ende des ventrolateralen Elements (Cleithrum) gebildet wird. Der vordere Teil der endoskelettalen Elemente läuft dorsal jeweils in einen schmalen Fortsatz aus (Pars scapularis), der, dem Hinterrand des lateralen Elements folgend, weit nach dorsal reicht. Das Glenoid befindet sich am caudalen Ende des endoskelettalen Schultergürtels. Es besitzt eine gestreckt querovale, konkave Form und weist mit seiner Öffnung nach caudolateral. Der gesamte Schultergürtel war beim lebenden Tier in den Körper eingesenkt. Er stand wahrscheinlich nicht in knöcherner Verbindung mit dem Schädel. Vor allem der endoskelettale Teil des Schultergürtels bot reichlich Platz für die Ansatzstellen der Extremitätenmuskulatur.

Die Vorderextremität von *Tulerpeton* (Abb. 5.9 g) ist nahezu komplett und vergleichsweise ungestört überliefert (LEBEDEV 1984, Fig. 2, 1985, S. 30, 1990, S. 1274, LEBEDEV & COATES 1995, Fig. 2, 5, 6 a, 7-9). Wie bei der Hinterextremität liegen die Längen der drei Abschnitte nicht in der gleichen Größenordnung. Auch hier ist der distale Extremitätenabschnitt der längste. Dieser ist ungefähr doppelt so lang wie der mediale, und wie im Fall der Hinterextremität ist der proximale Abschnitt um etwa zwei Fünftel länger als letzterer. Insgesamt sind Vorder- und Hinterextremität etwa gleich lang. Das Skelett des proximalen Extremitätenabschnitts besteht aus einem flachen, breiten Element (Humerus), das zahlreiche Grate und Prozessus aufweist. Das ebenfalls flache proximale Ende ist nicht gut erhalten. Es verlief vermutlich in einem halbkreisförmig konvexen Bogen. Über die Gelenkflächen kann aufgrund der schlechten Erhaltung keine Aussage gemacht werden. Auf der ventralen Seite des proximalen Elements befindet sich ein über die gesamte Länge der distalen Hälfte verlaufender Grat, der zwischen den beiden distalen Artikulationsstellen, an denen die beiden Elemente des medialen Extremitätenabschnitts ansetzen, endet. Von dorsal betrachtet knickt das proximale Element an seinem distalen Ende mit einer breiten parallelogrammartigen Fläche in einem Winkel von ungefähr 60° nach posterior ab. Durch diesen schrägen Verlauf des distalen Endes liegen auch die distalen Artikulationsstellen in einem Winkel von 60° zur Längsachse, so daß die Gelenkflächen entsprechend schräg nach vorne zeigen. Der sich daran anschließende mediale Extremitätenabschnitt ist damit in natürlicher Haltung gegenüber dem proximalen Abschnitt nach anterior abgknickt.

Die beiden stabförmig schlanken Elemente des medialen Extremitätenabschnitts (Radius u. Ulna) sind etwa

gleich lang. Das im Querschnitt runde proximale Ende des anterioren Medialelements (Radius) trägt eine ebenfalls runde, konkave Gelenkfläche, deren Öffnung in Verlängerung der Achse zeigt. Im Gegensatz dazu ist das gegenüber dem Schaft verbreiterte proximale Ende des posterioren Medialelements im Querschnitt queroval, und die ebenfalls querovale, konkave Gelenkfläche ist gegenüber der Längsachse abgewinkelt. Beide Elemente des medialen Extremitätenabschnitts flachen in distaler Richtung dorsoventral ein wenig ab, so daß sie an ihren distalen Enden einen querovalen Querschnitt aufweisen. Bei beiden sind die distalen Enden von dorsal betrachtet konvex abgerundet. Über die daran befindlichen Gelenkflächen liegen mir keine Informationen vor.

Der distale Extremitätenabschnitt besteht wie bei der Hinterextremität aus zahlreichen Elementen, von denen die Mehrzahl in Reihen angeordnet ist. Auch hier liegen die nicht in Reihen angeordneten Elemente proximal und bilden die Basis für die davon ausgehenden strahlig angeordneten Reihen. Wie im Fall der Hinterextremität sind die basalen Elemente weder komplett noch in ihrer natürlichen Position überliefert. Über ihren ursprünglichen Aufbau können hier keine Aussagen gemacht werden außer, daß sie auch hier wahrscheinlich zu einer stabilen mechanischen Einheit zusammengefaßt waren, die proximal mit den Elementen des medialen Extremitätenabschnitts in Kontakt stand und distal die Basis für die in Reihen angeordneten Elemente bildete. Die Strahlen der in Reihen angeordneten Elemente sind wahrscheinlich komplett überliefert. Danach wäre die Vorderextremität sechsstrahlig. Die distalen Endglieder der sonst zylindrisch bikonkaven Elemente weisen eine kegelige Gestalt auf. Die Länge der einzelnen Strahlen nimmt, von anterior gezählt, vom ersten zum vierten Strahl zu und bis zum letzten Strahl wieder ab. In gleicher Weise nimmt die Zahl der Glieder bis zum vierten Strahl zu und dann wieder ab. Die Breite der Strahlen ist beim zweiten, dritten, und vierten Strahl gleich, der fünfte ist etwas schmaler und der sechste ist deutlich der dünnste. Anders als bei den distalen Extremitätenabschnitten von *Ichthyostega* und *Acanthostega* beschreiben die Endglieder der Strahlen bei *Tulerpeton* keinen halbkreisförmigen Bogen. Hier liegen statt dessen die distalen Enden des ersten bis vierten Strahls auf einer schräg zur Extremitätenachse verlaufenden Geraden.

Trotz der guten Erhaltung des Vorderextremitätenskeletts, lassen sich auch hier dessen Bewegungsmöglichkeiten nur grob abschätzen. Da das Glenoid in caudolaterale Richtung zeigt, befand sich der proximale Extremitätenabschnitt beim lebenden Tier in entspannter Haltung vermutlich in einer waagerechten, nach caudolateral weisenden Position. Aufgrund der längs gestreckten Gelenkpfanne und dem wahrscheinlich halb-

kreisförmigen Gelenkkopf läßt sich schließen, daß der proximale Extremitätenabschnitt gegenüber dem Schultergürtel wie bei *Ichthyostega* gut vor und zurück sowie in gewissem Maße auch auf und ab bewegt werden konnte. Der caudocraniale Aktionsradius lag vermutlich bei mindestens 90°, wobei der proximale Extremitätenabschnitt, aufgrund des nach caudolateral zeigenden Glenoids, in cranialer Richtung nicht wesentlich über eine senkrecht vom Körper abgespreizte Stellung hinausgeführt werden konnte. Bis zu einem gewissen Grad waren sicher auch Rotationen um die Längsachse des proximalen Elements möglich, doch sind die Freiheitsgrade in diesem Bereich durch die gestreckte Form des Schultergelenks limitiert.

Für eine nach ventral flektierte Haltung des medialen Extremitätenabschnitts gegenüber dem proximalen Abschnitt spricht die seitliche Ausrichtung der proximalen Gelenkfläche des posterioren Medialelements und der Besitz eines über diese Gelenkfläche hinausweisenden Fortsatzes (Olecranon), der als Extensionshebel genutzt werden kann. In Artikulation mit dem proximalen Element ist das posteriore Medialelement gegenüber diesem um 90° in der Längsachse verdreht, so daß der distale Extremitätenabschnitt in einer um ebenfalls 90° pronierten Position steht. Eine solche Haltung setzt voraus, daß der mediale Extremitätenabschnitt gegenüber dem proximalen Abschnitt in gestreckter Stellung durch die Lage der Gelenke nach anterior abgewinkelt ist, und damit das anteriore Medialelement bei einer Flexion in eine proximale Position gerät. Dies ist, wie oben dargestellt, bei *Tulerpeton* auch der Fall. Eine weitere Voraussetzung ist die Flektierbarkeit und die Rotationsfähigkeit des anterioren Medialelements. Aufgrund der runden Gelenkfläche an seinem proximalen Ende ist die Rotationsfähigkeit in der Längsachse nicht limitiert. Da die beiden Elemente des medialen Extremitätenabschnitts schmal sind und deshalb nicht eng beieinander stehen müssen, kann damit auch von einer Verdrillbarkeit dieses Extremitätenabschnitts ausgegangen werden. Um eine Ventralflexion zu ermöglichen, müßte die anteriore distale Gelenkfläche des proximalen Elements auf dessen ventrale Seite übergreifen, was bei *Tulerpeton* jedoch anscheinend nicht der Fall ist. Da dies im Widerspruch zu allen anderen bisher genannten mechanischen Zusammenhängen stehen würde, wird hier davon ausgegangen, daß in diesem Punkt die fossile Überlieferung ungenau ist. Über die Beweglichkeit des distalen Extremitätenabschnitts gegenüber dem medialen Abschnitt können wie im Fall der Hinterextremität aufgrund der unbekannteren Artikulationsweise keine Aussagen gemacht werden. Doch auch hier ist der strahlig angeordnete Teil des distalen Extremitätenabschnitts gegenüber Flexionen entlang zweier Linien nicht limitiert. Da sich hier dieselben mechanischen Verhältnisse wie bei der Vorderextremität finden, werden die Zusammenhänge an dieser Stelle nicht weiter ausgeführt.

5.3 Bestimmung einer hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion

Die nun zu entwerfende hypothetische Tetrapoden-Konstruktion muß gleichzeitig Ziel- und Ausgangskonstruktion sein. Von ihr aus muß sich zum einen wenigstens ein Teil der bekannten rezenten und fossilen Tetrapoden-Konstruktionen ableiten lassen, zum anderen muß sie ihrerseits von einer wie auch immer beschaffenen Fisch-Konstruktion herleitbar sein. Letztere wird in Kapitel 5.4. bestimmt werden. Methodisch erfolgt daher der Entwurf der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion, indem die zu erfüllenden Bedingungen nach und nach quasi von zwei Seiten eingeeengt werden. Zum einen werden also die Ergebnisse der oben erfolgten Konstruktionsanalyse und die bereits vorhandenen Kenntnisse über fossile und rezente Tetrapoden genutzt, zum anderen fließen die aus den vorangegangenen Kapiteln gewonnenen Kenntnisse über den prinzipiellen Bau von Fisch-Konstruktionen, insbesondere von den als potentielle Vorfahren betrachteten Sarcopterygier-Konstruktionen, mit in den Erstellungsprozeß der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion ein. Nachdem die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion bestimmt ist, muß sich dann deren Tauglichkeit als Ziel- bzw. Ausgangskonstruktion im Ablaufmodell erweisen. Hierbei kann es notwendig werden, Korrekturen vorzunehmen. Insofern ist die zu erstellende hypothetische Tetrapoden-Konstruktion zunächst nur vorläufig. Prinzipiell dient sie als Fixpunkt in der evolutionären Dynamik, der je nach Erkenntnisstand, Zielsetzung oder Modellstandard neu festgelegt werden kann. Dies bedeutet nicht, daß die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion willkürlich ist, sondern daß sie im Gegenteil als Modell für einen bestimmten Moment im Evolutionsprozeß immer wieder mit den konkreten Forschungsgegenständen abgeglichen werden muß. Dabei handelt es sich um eine wechselseitige Beziehung. Zum einen wird die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion als Modellorganismus von den an konkreten Tetrapoden oder deren Resten gewonnenen Erkenntnissen bestimmt, zum anderen erfolgt die Interpretation der konkreten Formen anhand des Modells⁶⁰ Wie in Kapitel 1 ausführlich erläutert, ist hierbei ein methodisch geordnetes Vorgehen notwendig, um zirkuläre Argumentationen zu vermeiden. Insbesondere ist jeweils der Modellstandard zu reflektieren. In der nun folgenden Beschreibung der hypothetischen Tetrapoden-

Konstruktion wird selbige, entsprechend dem hier verwendeten Modellstandard, als hydraulische bionome Konstruktion dargestellt. Auf dieser Grundlage werden im Anschluß in den darauf folgenden Kapiteln die notwendigen Bedingungen für die Tragkonstruktion und die Konsequenzen für die Lokomotionsmechanik ermittelt.

5.3.1 Konstruktionsbeschreibung

Die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion entspricht in ihrem Aufbau einer vielfach gekammerten, hydraulischen Hülle-Füllungs-Konstruktion, in deren Verspannungsstrukturen zahlreiche Versteifungselemente integriert sind (siehe Kapitel 1.3.2 u. 2.2). Die Form und die Anordnung der Skelettelemente spiegelt das durch die Kammerung der hydraulischen Untereinheiten hervorgerufene Netz der Interseptalräume wider. Die skeletale Kontinuität ist somit durch die Kontinuität der Interseptalräume vorgeprägt. Dabei besteht das Hüll- und Verspannungsmaterial aus kollagenem Bindegewebe und die Versteifungselemente aus Knochen oder Knorpel. Die Füllmaterialien basieren grundsätzlich auf Wasser. Die Gesamtlänge der Konstruktion liegt in der Größenordnung von etwa 50 cm. Der Körper besitzt eine längsgestreckte, etwa spindelförmige Gestalt (Abb. 5.10). Er läßt eine Gliederung in Kopf, Rumpf und Schwanz erkennen. Im Bereich des Kopfes und des vordersten Rumpfabschnitts weist der Körperquerschnitt eine querovale Form auf. Von dort aus geht der Rumpf in caudaler Richtung kontinuierlich in eine zylindrische Form mit ungefähr kreisförmigem Querschnitt über (Abb. 5.11 a). Hier weist er seine größte Breite und Höhe auf. Weiter nach caudal nimmt der Körperquerschnitt sukzessive ab. Im schlanken Schwanzabschnitt geht dann der Körper, sich lateral abflachend, in eine im Querschnitt hochovale Form über (Abb. 5.11 b). Das vordere Extremitätenpaar setzt in ventrolateraler Position am Vorderende des Rumpfes an, während das hintere Extremitätenpaar weiter dorsal in lateraler Lage inseriert.

Der gesamte Körper ist, einschließlich der Extremitäten, von einer bindegewebigen Hülle umgeben. Im abgeflachten Kopfbereich ist diese Hülle mineralisiert und in Form skelettaler, starr miteinander verbundener Schalenelemente ausgebildet (Dermatocranium). Dadurch stellt der Kopf ein eigenes, mechanisch weitgehend unabhängiges Konstruktionselement dar, das sich nicht nur optisch, sondern auch funktionell vom restlichen Körper absetzt. Zwischen Kopf und Rumpf befinden sich fünf in die Körperhülle eingesenkte skelettale Schalenelemente, die zusammen den dermalen Schultergürtel bilden (Abb. 5.12). Diese den vorderen Rumpf von ventral U-förmig umfassende Spange steht nicht in skelettaler Verbindung mit dem Schädel. Der restliche Teil der bindegewebigen Körperhülle (peripheres Septum, Dermis) ist dagegen, abgesehen von den Körper bedeckenden, kleinen, mechanisch unwirksamen Schuppen, nicht mineralisiert und daher biegeunsteif. Der

⁶⁰ Es darf hierbei nicht vergessen werden, daß die sogenannten konkreten Organismen als solche nicht unmittelbar vorliegen, sondern uns immer erst, ob bewußt oder unbewußt, über unser interpretierendes Handeln in Erscheinung treten. Vorher werden sie gar nicht wahrgenommen. Die Interpretationshandlung anhand des verwendeten Interpretationsmaßstabs (Modellstandards) zu reflektieren unterscheidet eine wissenschaftlich reproduzierbare Aussage von einer alltagsprachlichen.

Körper ist mit Ausnahme des Kopfes durch zahlreiche verspannende Septen in eine Vielzahl hydraulischer Untereinheiten gegliedert. Der postcraniale Körperabschnitt wird in seiner gesamten Länge von einem in der transversalen Ebene verlaufenden Septum (Transversalseptum, horizontales Septum) in eine dorsale und eine ventrale Untereinheit geteilt (Abb. 5.11, 5.13). Die dorsale Untereinheit (epaxonische Muskulatur) trennt ein in der sagittalen Ebene verlaufendes Septum (dorsales Medianseptum) in eine linke und rechte Hälfte. Im Schwanzbereich setzt sich dieses Septum, weiter in der sagittalen Ebene verlaufend (ventrales Medianseptum),

in die ventrale Untereinheit (hypaxonische Muskulatur) fort (Abb. 5.11 b, 5.13 b). Im Bereich des Rumpfes geht das Medianseptum, sich nach links und rechts aufspaltend, in das die Bauchhöhle umspannende Septum (Bauchcoelomhülle) über (Abb. 5.11 a, 5.13 a). Hier wird die ventrale Untereinheit durch zwei jeweils links und rechts der Bauchhöhle verlaufende Längssepten (Ventrolateralsepten) in einen dorsalen und einen ventralen Teil gegliedert (Rumpfsseitenwandmuskulatur u. Bauchmuskulatur). Der ventrale Teil ist durch ein in der Sagittalebene verlaufendes Septum (Ventralseptum) in eine rechte und eine linke Hälfte geteilt.

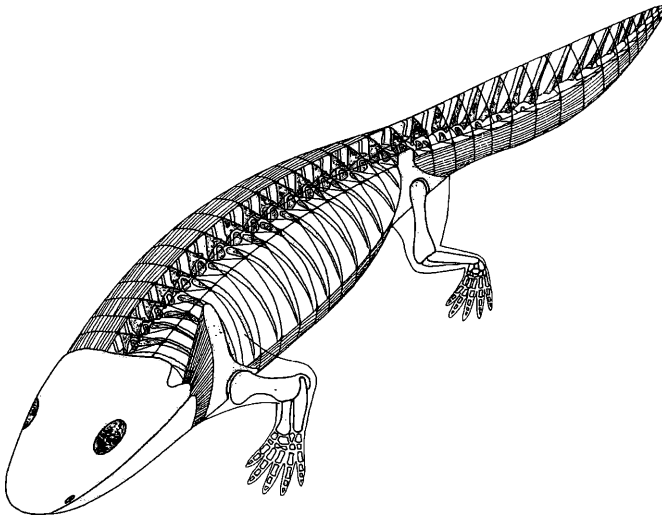


Abb. 5.10 Hypothetische Tetrapoden-Konstruktion.

Durch die beschriebene septale Verspannung gliedert sich der postcraniale Körperabschnitt in neun längs verlaufende Kammern, vier paarige und eine unpaare, die jeweils kohärente hydraulische Einheiten darstellen. Im Gegensatz zur unpaaren, mit Coelomflüssigkeit gefüllten Bauchcoelomkammer sind die paarigen Kammern durch zahlreiche Quersepten (Myosepten) in serieller Weise in entsprechend viele hydraulische Untereinheiten mit muskulärer Füllung (Myotome) gegliedert (Abb. 5.10, 5.12). Die beiden dorsalen Kammern verlaufen als Muskelwalzen (epaxonische Muskulatur) über die gesamte Länge des Postcraniums bis in die Schwanzspitze (Abb. 5.12 b). Ihre Hülle wird vom dorsalen Medianseptum, vom rechten bzw. linken Transversalseptum und von den angrenzenden Teilen der Körperhülle gebildet (bei rezenten Tetrapoden Fascia lumbodorsalis). Dabei gehen die genannten Längssepten fließend ineinander über (Abb. 5.11, 5.13). Die beiden ebenfalls als Muskelwalzen (hypaxonische Schwanz-

muskulatur) ausgebildeten ventralen Kammern des Schwanzabschnittes (Abb. 5.12 c) verlaufen vom Ende des Bauchcoeloms bis in die Schwanzspitze in spiegelbildlicher Weise zum caudalen Teil der dorsalen Kammern (Abb. 5.11 b). Die Hülle wird hier vom ventralen Medianseptum, vom rechten bzw. linken Transversalseptum und den angrenzenden Teilen der Körperhülle gebildet. Auch hier gehen die genannten Längssepten fließend ineinander über. Der Querschnitt des Schwanzabschnittes ist also durch vier senkrecht aufeinander stehende Septen und die Körperhülle in vier etwa gleich große kohärente Kammern gegliedert (Abb. 11 b). Durch den Druck der muskulären Füllung sind die Stellen, an denen die Längssepten ineinander übergehen, abgerundet. Auf diese Weise wird in der Mitte, wo sich die sagittalen und die transversalen Septen treffen, ein interseptaler, im Querschnitt vierstrahliger Kanal aufgezogen.

Im Rumpfbereich schließen sich ventral der beiden dorsalen Muskelwalzen in lateraler Lage zwei flächige, muskuläre Kammern an (Rumpfseitenwandmuskulatur), die dem dorsalen Teil der Bauchcoelomkammer rechts und links aufliegen (Abb. 5.11 a, 5.12 a, 5.13 a). Ihre Hülle bildet der craniale Teil des rechten bzw. linken Transversalseptums, die dorsalen Teile der Bauchcoelomhülle, das rechte bzw. linke Ventrolateralseptum und die angrenzenden Bereiche der Körperhülle. Ventral liegen der Bauchcoelomkammer zwei ebenfalls flächige muskuläre Kammern auf (Bauchmuskulatur), die dorso-lateral jeweils an die lateralen Kammern angrenzen (Abb. 5.11 a, 5.12 c). Die Hülle der ventralen Kammern des Rumpfes werden vom rechten bzw. linken Ventrolateralseptum, dem ventralen Teil der Bauchcoelomhülle, dem Ventralseptum und dem angrenzenden Teil der Körperhülle gebildet. Der Rumpf besteht danach aus sieben hydraulischen Kammern, die, in einer gemeinsamen Hülle (Körperhülle) steckend, eine kohärente Einheit bilden (Abb. 5.11 a). Dabei umschließen die paarigen, muskulär gefüllten Kammern die unpaare Bauchcoelomkammer vollständig. Das rechte und linke Transversalseptum und das dorsale Medianseptum treffen im Rumpfbereich, zentripetal konvergierend, auf den sagittalen Scheitel der Bauchcoelomhülle, wo die beteiligten Septen ineinander übergehen. Durch den hydraulischen Innendruck der Füllungen wird die Stelle, an der die genannten Septen aufeinandertreffen, so auseinandergezogen, daß ein interseptaler, im Querschnitt fünfstrahliger Kanal entsteht. Dieser geht caudal in den im Querschnitt vierstrahligen, interseptalen Kanal des Schwanzab-

schnitts über. Auf diese Weise durchzieht ein in der Sagittalebene verlaufender interseptaler Kanal das gesamte Postcranium. Er bietet Platz für ein weiteres kohärentes hydraulisches Element, den Achsenstab (Chorda dorsalis), der als Längenkonstanz sichernde Strebe vom Schädel bis in die Schwanzspitze läuft. Da der Achsenstab einen kreisförmigen Querschnitt aufweist, wird der im Querschnitt sternförmige Interseptalkanal nicht vollständig ausgefüllt. Die dadurch verbleibenden triangulären Kanalreste bieten Raum für Nervenstränge und Gefäße. Der größte, dorsal des Achsenstabes liegende Kanal, der von dem sich hier aufspaltenden dorsalen Medianseptum gebildet wird, beherbergt das Neuralrohr. In diesem zugkraftfreien Raum reicht diese ebenfalls hydraulische Einheit von der Schwanzspitze bis tief in den Schädel.

In den interseptalen Lücken des dorsalen Medianseptums befinden sich dort, wo die Quersepten ansetzen, also in intersegmentaler Lage, seriell angeordnete Neuralbögen, deren Neuralfortsätze dorsal bis an die Körperhülle reichen (Abb. 5.10, 5.11, 5.13). Die Höhe dieser Neuralfortsätze ist über den gesamten Rumpf bis zum Ende der anterioren Schwanzhälfte gleich und nimmt erst weiter caudal zusammen mit der Höhe des dorsalen Medianseptums kontinuierlich ab. In diesem Bereich sind die Quersepten, vom Transversalseptum ausgehend, nach caudal geneigt, so daß die Neuralfortsätze im gleichen Winkel nach caudodorsal weisen. Nach cranial nimmt der Neigungswinkel der Quersepten der epaxonischen Muskulatur ab, so daß die Neuralfortsätze im vorderen Rumpfbereich nahezu senkrecht ste-

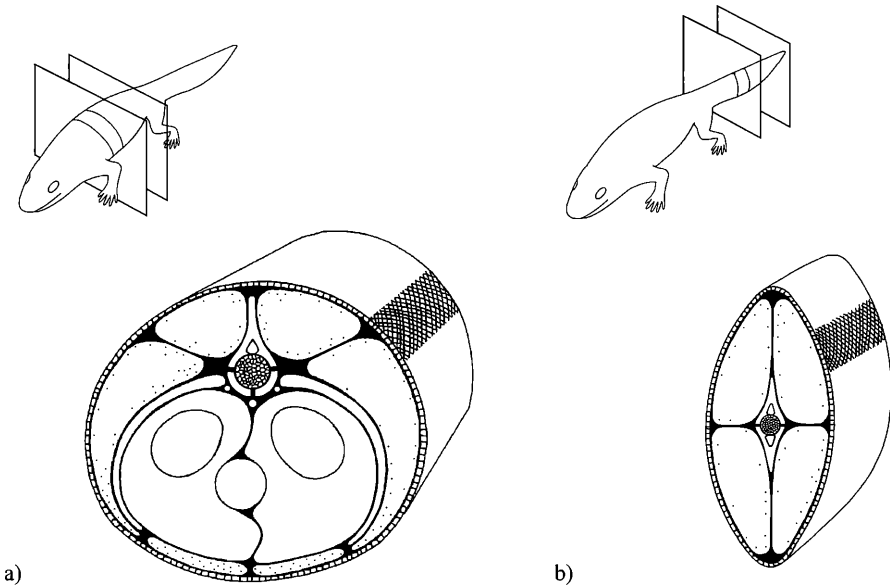


Abb. 5.11 Kammerung und septale Verspannung der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion: Rumpfquerschnitt (a) und Schwanzquerschnitt (b). Erläuterungen siehe Text.

hen. Im gesamten Rumpfbereich und bis in den anterioren Schwanzabschnitt weisen die Neuralfortsätze an ihren Basen, wo sie in die Schenkel der Neuralbögen übergehen, am Vorder- und Hinterrand paarige Fortsätze auf (Prae- und Postzygapophysen), die miteinander artikulieren. Dabei sind jeweils die posterioren Fortsätze mit ihren nach dorsal zeigenden Artikulationsflächen mit den nach ventral weisenden Artikulationsflächen der anterioren Fortsätze des folgenden Neuralfortsatzes bindegewebig verbunden. Auf diese Weise bilden die neuronalen Wirbelelemente eine in sich verzahnte, druck-

stabile Kette. Mit ihren proximalen Schenkeln sitzen die Neuralbögen, dem Verlauf des dorsalen Medianseptums folgend, dem Achsenstab auf (Abb. 5.10, 5.11, 5.13). Zwischen diesen Ansatzstellen finden sich in den beiden Interseptalkanälen, die rechts und links des Achsenstabes durch die hier auftreffenden Transversalsepten entstehen, kleine, den jeweiligen Raum ausfüllende Skelettelemente (Pleurozentra) in segmentaler Lage. Deren Größe nimmt nach caudal mit der sich verringernden Weite des Interseptalkanals kontinuierlich ab, bis sie in der zweiten Schwanzhälfte ganz verschwinden.

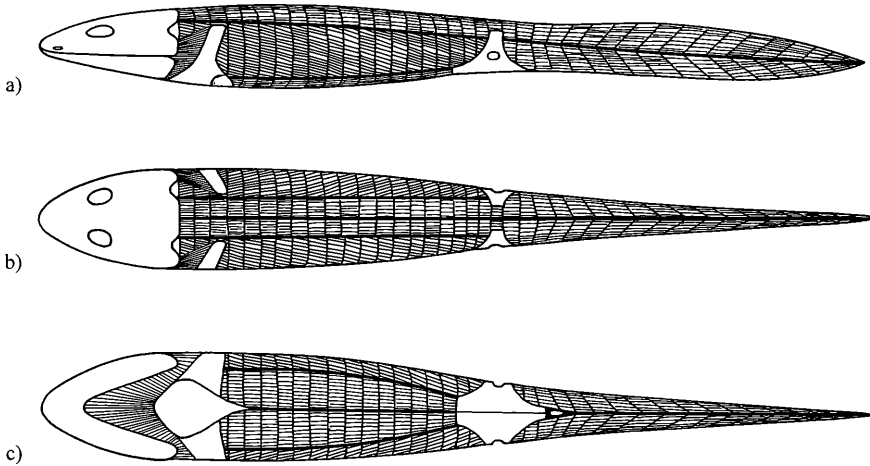


Abb. 5.12 Hypothetische Tetrapoden-Konstruktion (Extremitäten weggelassen) von lateral (a), dorsal (b) und ventral (c). Erläuterungen siehe Text.

Im Rumpf befinden sich an der ventralen Seite des Achsenstabes in den beiden Interseptalkanälen, die von den hier auftreffenden Septen der Bauchcoelomhülle gebildet werden, dort, wo die Quersepten auftreffen, paarige Skelettelemente in intersegmentaler Lage (Abb. 5.11, 5.13). Jedes Paar bildet ventral aneinanderstoßend einen hufeisenförmigen, nach oben offenen Ring, der den Achsenstab umgibt. Wo die Quersepten der Rumpfsseitenwandmuskulatur auf die Bauchcoelomhülle treffen, befinden sich in den dort verlaufenden Interseptalkanälen lange Skelettstäbe (Rippen, Abb. 5.11, 5.13 a). Ihre distalen Spitzen reichen auf beiden Seiten des Rumpfes bis zu dem ventrolateralen Septum, das die Bauchmuskulatur von der Rumpfsseitenwandmuskulatur trennt (Abb. 5.10, 5.12 a). Von dort aus ziehen sie, die Krümmung der Bauchcoelomhülle nachzeichnend, bis zum Achsenstab, wo sie an den ebenfalls in intersegmentaler Lage befindlichen ventralen Wirbelelementen sowie an den proximalen Enden der Neuralbögen ansetzen. Da sich die Rumpfsseitenwandmuskulatur nach caudal verschmälert, nimmt die Länge der einzelnen Rippen in der gleichen Richtung kontinuierlich ab. Gleichzeitig nimmt deren Krümmung durch den sich nach caudal

verringerten Bauchhöhlenquerschnitt zu. Da die rechte und die linke Hälfte der Bauchcoelomhülle, sich in caudaler Richtung vereinigend, in das ventrale Medianseptum übergeht, finden sich caudal der Bauchhöhle keine Rippen mehr. Im Übergangsbereich vereinigen sich auch die beiden ventrolateral des Achsenstabes verlaufenden Interseptalkanäle zu einem einzigen ventralen Kanal mit triangulärem Querschnitt, der bis in die Schwanzspitze reicht (Abb. 5.11 b). Mit Beginn des ventralen medianen Septums können sich die ventralen Wirbelelemente in die interseptalen Lücken der hier auftreffenden Quersepten der hypaxonalen Schwanzmuskulatur ausdehnen. Da sich in dem ventralen Interseptalkanal ein großes Blutgefäß (Schwanzarterie) befindet, können die ventralen Wirbelelemente (Hämalelemente) an dieser Stelle nicht den vollen Raum einnehmen. Sie bestehen daher im proximalen Bereich aus zwei einen Hämälbogen bildenden Schenkeln, die distal konvergierend in einen Hämälfortsatz übergehen. In ihrer Form und Anordnung sowie in ihrer Winkelung zur Schwanzachse entsprechen sie in spiegelbildlicher Weise den Neuralelementen des dorsalen Schwanzabschnitts.

Die vier Extremitäten stellen jeweils eine weitere hydraulische Untereinheit der gekammerten Gesamtkonstruktion dar. Hier wird die Form der Hülle-Füllungs-Konstruktion jedoch maßgeblich von den Versteifungselementen bestimmt. Umgekehrt wird die Form der Versteifungselemente auch von den hydraulischen Konstruktionselementen beeinflusst. Die Hülle der Extremitätenkonstruktion besteht im wesentlichen aus dem sie umgebenden Teil der Körperhülle. Den proximalen Abschluß bildet der septale Bereich des Körpers, an den die Extremität ansetzt. Sie stellt damit eine geschlossene Einheit dar. Die Füllung der Extremitätenkonstruktion besteht aus zahlreichen hydraulischen, muskulären Untereinheiten. Auch wenn hier keine deutliche septale Gliederung wie im Rumpf vorkommt, so ist die Extremitätenmuskulatur doch in einen dorsalen und ventralen Teil gegliedert, so daß auch hier von zwei Kammern gesprochen werden soll (Abb. 5.13, 5.14). In der zwischen diesen beiden hydraulischen Einheiten liegenden Fläche befinden sich in den interseptalen Lücken die skelettalen Versteifungselemente. Aneinandergereiht und in distaler Richtung flächig aufzweigend, überspannen sie als gelenkig gegliederte, druckstabile Strebe die gesamte Länge des hydraulischen Körpers (Abb. 5.13). Diese Anordnung ermöglicht die gestreckte Form der Extremität und die Konstanz ihrer Länge. Auf der Basis des skelettalen Aufbaus läßt sich die Extremität in drei Abschnitte unterteilen: einen proximalen, einen medialen und einen distalen (Abb. 5.13, 5.14). Während der proximale Abschnitt nur ein einziges stabförmiges Element enthält (Humerus bzw. Femur), weist der mediale Abschnitt zwei zueinander parallele, ebenfalls stabförmige Elemente auf (Radius u. Ulna bzw. Tibia u. Fibula). Die äußere Form der beiden Extremitätenabschnitte ist etwa zylindrisch. Dagegen ist der distale Abschnitt breit und flach und enthält eine Vielzahl kleinerer Elemente.

Anhand der Anordnung seiner Elemente läßt sich der distale Extremitätenabschnitt wiederum in zwei Bereiche unterteilen, einen basalen und einen strahligen. Die kuboiden Basalelemente (Carpalia, Tarsalia) bilden, flächig miteinander artikulierend, eine stabile mechanische Einheit. Die Größe dieser Elemente nimmt nach distal ab. Gleichzeitig nimmt deren Zahl in derselben Richtung zu. Die großen proximalen Basalelemente (hier drei) artikulieren mit den distalen Enden der beiden Skelettelemente des medialen Extremitätenabschnitts. An die distalen Basalelemente schließen sich distal die Strahlen (hier fünf) der in Reihen angeordneten Elemente an. Jeder Strahl besteht aus mehreren aneinandergereihten, zylindrischen Elementen und einem kegelförmigen Endglied. Die proximalen Glieder der Strahlen (Metacarpalia bzw. Metatarsalia) sind jeweils die längsten. Ihre proximalen Artikulationsstellen mit den Basalelementen liegen auf einer gemeinsamen, leicht distalkonvex gebogenen Linie. Da sich die proximalen Strahlenglieder in einer gemeinsamen bindegewebigen Hülle befinden, stellen sie eine mechanische Einheit dar. Die sich distal anschließenden Glieder be-

finden sich dagegen jeweils in einer eigenen Hülle, so daß sie mechanisch voneinander unabhängig sind. Der muskuläre Aufbau der Extremität und die mechanischen Engführungen des Skeletts werden in einem anderen Kapitel abgehandelt (Kapitel 5.3.2 bzw. 5.3.3).

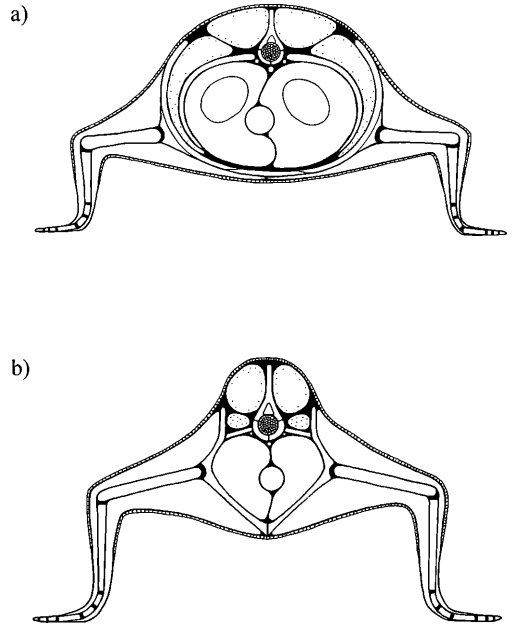


Abb. 5.13 Kammerung und septale Verspannung der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion: a) Schnitt durch den Schultergürtel und die Vorderextremitäten, b) Schnitt durch das Becken und die Hinterextremitäten. Erläuterungen siehe Text.

Die Hinterextremität sitzt als hydraulische Untereinheit mit ihrem proximalen Ende einer Körperstelle auf, an der gleich mehrere hydraulische Untereinheiten der gekammerten Hülle-Füllungs-Konstruktion aneinandergrenzen (Abb. 5.12 b, c, 5.13 b). Der größte Teil der triangulären Kontaktfläche steht in Verbindung mit dem caudalen Abschnitt der Bauchcoelomhülle. Dorsal wird die Ansatzstelle durch den Verlauf des Transversalseptums begrenzt. In diesem Bereich steht der dorsale Teil des Extremitätenansatzes mit der Hülle der hier nur noch sehr schmalen Rumpfseitenwandmuskulatur in Verbindung. Ventral enden die triangulären Ansatzflächen der beiden Hinterextremitäten mit ihren breiten Basen am Ventralseptum, wo sie miteinander in Kontakt stehen. Von lateral betrachtet liegt die Extremitätenansatzfläche eingekeilt zwischen dem caudalen Ende der Bauchmuskulatur und dem cranialen Ende der hypaxonalen Schwanzmuskulatur. Die Bindegewebsfläche zwischen dorsaler und ventraler Extremitätenmuskulatur geht proximal in die von Extremitätenansatz und Körper gebildete septale Kontaktfläche über. Auf diese Weise ist

eine interseptale Kontinuität zwischen den hydraulischen Untereinheiten der Extremität und denen des Körpers gewährleistet.

In ihrer gesamten Ausdehnung sind die Ansatzflächen der beiden Hinterextremitäten interseptal mineralisiert, so daß sich zwei trianguläre Versteifungselemente ergeben. Zusammen bilden diese beiden Beckenhälften, ventral aneinanderstoßend, eine stabile, im Querschnitt etwa U-förmige Einheit (Pelvis), die die Krümmung der Bauchcoelomhöhle nachzeichnet (Abb. 5.13 b). Die beiden dorsalen Enden folgen dagegen nicht mehr dem Verlauf der Bauchcoelomhöhle, sondern ziehen jeweils lateral entlang der Oberfläche der hier auslaufenden Rumpfsseitenwandmuskulatur bis zum Transversalseptum. Von den in den interseptalen Lücken zwischen Rumpfsseitenwandmuskulatur und Bauchcoelomhülle liegenden Rippen steht am caudalen Ende des Rumpfes mindestens eines der hier nur noch kurzen Rippenpaare mit den distalen Beckenenden in Verbindung. Da diese Rippen wiederum mit Wirbelelementen in Verbindung stehen, ergibt sich ein geschlossener, skelettaler Ring, der den caudalen Teil der Bauchcoelomhöhle und die caudalen Ausläufer der Rumpfsseitenwandmuskulatur komplett umschließt.

Jede Beckenhälfte besteht aus drei fest miteinander verschmolzenen, etwa gleich großen Elementen. Die Trennlinien verlaufen, jeweils eine Seite der triangulären Beckenhälfte halbiierend, etwa auf den Dreieckschwerpunkt zu (Abb. 5.12 b, c). Dort befindet sich eine konkave Einbuchtung (Acetabulum), mit der das konvexe proximale Ende des Extremitätenskeletts (Caput femoris) gelenkig verbunden ist. Auf diese Weise bilden die interseptalen Skelettelemente der Extremität eine mechanisch geschlossene Kette mit den interseptalen Skelettelementen des Rumpfes. In lateral abgespreizter Extremitätenhaltung ist der Körperquerschnitt in Höhe der Beckengelenke unter Einbeziehung der Chorda dorsalis und des Neuralrohrs in elf hydraulische Kammern gegliedert (Abb. 5.13 b). Zusammen bilden sie eine kohärente Einheit, die von der zugfesten Körperhülle umgeben ist. In dem sich in den Zwischenräumen dieser Kammern ausgebreiteten interseptalen Kontinuum befinden sich die skelettalen Versteifungselemente. Ihre Form wird im wesentlichen durch die Kammerung der hydraulischen Untereinheiten vorgegeben. Die Form des Körperquerschnitts ergibt sich aus der Wechselwirkung zwischen diesen Versteifungselementen und dem Aufbau der hydraulischen Kammern. So bilden die Skelettelemente der beiden Extremitäten zusammen mit dem Becken und den beteiligten Wirbelelementen und Rippen eine druckstabile Kette, die die Transversalebene verstrebt. Die Sagittalebene wird allein durch das Becken, die Rippen und die Wirbelelemente verstrebt.

Die Vorderextremität setzt mit ihrer proximalen Kontaktfläche an der Hülle der Rumpfsseitenwandmuskulatur und der Bauchmuskulatur an (Abb. 5.13 a). Der

schmale dorsale Teil der Ansatzfläche reicht bis zum Transversalseptum (Abb. 5.12 a), während der breite ventrale Bereich, sich bis in die Nähe des ventralen Septums ausbreitend, vom unpaaren ventralen Element des dermalen Schultergürtels (Interclavicula) begrenzt wird (Abb. 5.12 c). Nach cranial wird die Ausdehnung der Extremitätenansatzstelle durch die Schalenennung des dermalen Schultergürtels beschränkt (Abb. 5.12 a). Dessen schmale ventrolaterale Elemente (Cleithra) reichen, etwa in Höhe des ventrolateralen Septums beginnend und schräg nach caudodorsal verlaufend, bis in den Bereich des transversalen Septums. Die sich ventral anschließenden paarigen ventralen Elemente (Claviculae) biegen, der Krümmung des Körpers folgend und sich dabei kontinuierlich verbreiternd, auf die Bauchseite, wo sie von beiden Seiten auf das rautenförmige, longitudinal gestreckte unpaare ventrale Element (Interclavicula) stoßen. Auch im Fall der Vorderextremität geht die Bindegewebsfläche zwischen der dorsalen und ventralen Extremitätenmuskulatur proximal in die von Extremitätenansatz und Körper gebildete septale Kontaktfläche über, so daß eine Kontinuität der Interseptalräume zwischen den hydraulischen Untereinheiten der Extremität und denen des Körpers besteht. Wie im Fall der Hinterextremitäten sind auch die proximalen Ansatzflächen der beiden Vorderextremitäten interseptal mineralisiert. Diese beiden endoskelettalen Versteifungselemente (Scapulocoracoide) stehen in fester Verbindung mit dem Hinterrand des dermalen Schultergürtels (Abb. 5.12 a). Zusammen bilden sie eine stabile mechanische

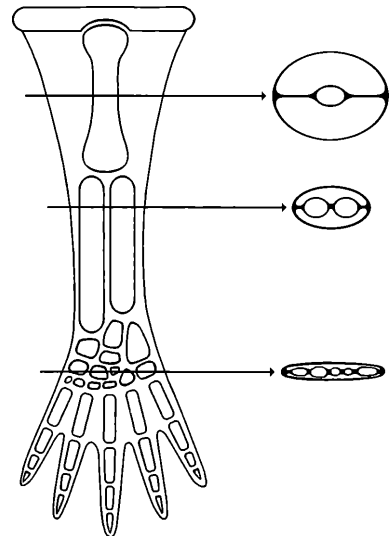


Abb. 5.14 Kammerung der Extremität der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion mit integrierten Skelettelementen (links: Extremität von dorsal, rechts: Querschnitte durch den proximalen, medialen und distalen Extremitätenabschnitt).

Einheit, die das vordere Rumpffende von ventral spangenartig umschließt. In ventrolateraler Lage befindet sich am caudalen Rand des endoskelettalen Schultergürtелеlements eine nach caudolateral weisende Grube (Glenoid), die mit dem konvexen Kopf des proximalen Extremitätenskeletts (Caput humeri) gelenkig artikuliert. Damit besteht eine über die Kontinuität der Interseptalräume gewährleistete Verketzung der Skelettelemente der rechten und linken Vorderextremitäten mit dem Schultergürtel. Gemeinsam bilden sie eine druckstabile Einheit, die in diesem Körperabschnitt die Transversalebene verstrebt (Abb. 5.13 a).

Im Gegensatz zu den Verhältnissen im Beckenbereich liegt jedoch im Fall der Vorderextremitäten kein direkter skelettaler Zusammenhang mit den Wirbelelementen oder den hier langen Rippen vor. Trotzdem besteht über die septale Verspannung eine enge mechanische Kopplung zwischen diesen, sich in unmittelbarer Nachbarschaft zueinander befindenden, Skeletteilen. Deren Form und Lage spiegelt die Art der Kammerung der Hülle-Füllungs-Konstruktion wider. Der größte Teil des Rumpfquerschnitts wird in diesem Körperbereich von der Bauchcoelomkammer eingenommen. Sie wird von den Kammern der epaxonalen Muskulatur, der Rumpfsseitenwandmuskulatur und der Bauchmuskulatur ringförmig umschlossen. In einer gemeinsamen Hülle steckend, stellen sie eine kohärente Einheit dar, die maßgeblich die Form des Rumpfquerschnitts bestimmt. Die interseptale entlang der Bauchcoelomhülle bis zu den ventrolateralen Septen verlaufenden Rippen bilden zusammen mit den Wirbelelementen eine umgekehrt U-förmige Spange. Diese wird von ventral von der ebenfalls U-förmigen, jedoch nach dorsal geöffneten Schultergürtelspanne umschlossen. Da die Rumpfsseitenwandmuskulatur nicht sehr dick ist, ist der Abstand zwischen diesen ineinander geschachtelten Spangen gering. So ist mindestens ein Rippenpaar über kurze Quersepten der Rumpfsseitenwandmuskulatur eng mit dem Schultergürtel verbunden. Auf diese Weise bilden die Bauchcoelomkammer ringförmig umgebenden, muskulären Kammern zusammen mit den beiden ineinander geschachtelten Skelettspangen eine stabile mechanische Einheit. Durch diese Anordnung werden sowohl Zug- als auch Druckkräfte weitgehend um die Bauchcoelomkammer gelenkt. In diesem ruhiggestellten Körperbereich findet sich auch der Herzbeutel, der in cranioventraler Lage eine hydraulische Untereinheit der Bauchcoelomkammer darstellt. In diesem befindet sich das Herz, von dem aus sich die Gefäße, das interseptale Kontinuum der Hülle-Füllungs-Konstruktion nutzend, in alle Körperbereiche verzweigen.

Die Bauchcoelomkammer ist intern nicht verspannt. Ihre Form ergibt sich durch das Zusammenspiel mit den anderen Kammern der Hülle-Füllungs-Konstruktion (Abb. 5.13 a). Trotzdem verläuft in der Sagittalebene ein ungespanntes Septum (medianes Bauchcoelomseptum), das die Bauchcoelomkammer, wenn auch nicht

vollständig, in einen rechten und einen linken Bereich gliedert. In diesem Septum verläuft der Nahrungskanal. An seinem Vorderende entspringt ein Luftkanal, der, sich dichotom verzweigend, in je einen rechts bzw. links des medianen Bauchcoelomseptums liegenden Lungen-sack mündet. Im caudalen Bereich der Bauchcoelomkammer befinden sich weitere Organe, wie die unpaare Leber und der paarige Urogenitalapparat. Der Nahrungskanal endet caudal des Beckens in einer zugkraftfreien, triangulären Fläche, die von den sich hier zum ventralen Medianseptum vereinigenden Hälften der Bauchcoelomhülle gebildet wird. Cranial mündet er, aus dem medianen Bauchcoelomseptum tretend, in die Mundhöhle. Sie trennt den aus dermalen und endoskelettalen Skelettelementen bestehenden, U-förmigen Unterkiefer von dem restlichen Schädel. Die Körperhülle biegt hier nach innen und bildet den Mundboden. Nach caudal verläuft sie bis zur Mündung des Nahrungskanals, wo sie, ihre Richtung umkehrend, in mineralisierter Form an der ventralen Seite des Oberschädels bis auf die Oberkieferländer reicht, wo sie dann auf die mineralisierten Schalenelemente des Schädels trifft. Auf diese Weise ist die kohärente Kontinuität der Hülle der hydraulischen Hülle-Füllungs-Konstruktion gegeben. Der mit seinen Schalenelementen einen Hohlkörper bildende Oberschädel ist in seinem Innern durch eine komplexe, zu einer Einheit verschmolzenen Struktur interseptaler Mineralisierungen (Neurocranium) gekennzeichnet, die hier nicht weiter beschrieben werden soll. Es sei hier nur darauf hingewiesen, daß die Form dieser internen Versteifungsstruktur auch von hydraulischen Elementen wie den Augenblasen und der Hirnblase geprägt ist.

Der Oberschädel bildet eine einzige rigide mechanische Einheit. Die Wange ist daher nicht gegen das Schädeldach beweglich. Schädelöffnungen liegen in Form des Pinealforamens, der Augenhöhlen und der in den Gaumen mündenden Nasengänge (Choanen) vor. Am Hinterrand des Schädeldaches befindet sich lateral jeweils eine Inzisur, in der möglicherweise ein Tympanum aufgespannt ist, an dem ein mit der Gehörkapsel in Verbindung stehender Skelettstab inseriert (Stapes). Die Kiefergelenkung arbeitet nach einem einfachen Scharniermechanismus. Das Gebiß besteht aus kegelförmigen, spitzen Zähnen, die Schmelzeinfaltungen aufweisen. Sie sind in zwei Reihen auf den Kieferrändern angeordnet, wobei die Zähne der inneren Reihe kleiner sind. Die Kiefermuskulatur setzt gelenknah an, so daß hohe Kieferverschlußgeschwindigkeiten, jedoch nur geringe Kau-drücke erzeugt werden können. Die Interseptalräume des Schädellinnern stehen mit denen des Rumpfes in Verbindung. So reicht die Chorda dorsalis, dem medianen Interseptalkanal folgend, bis tief in den Occipitalbereich des Schädels hinein. Das Neuralrohr dringt dagegen über diesen Punkt hinaus in die Interseptalräume des Schädellinnern vor, wo es sich als hydraulisches Element in den Hohlkörper ausdehnt. Die den restlichen Raum dieses Interseptalkanals ausfüllenden Wirbelelemente stellen damit zusammen mit dem interseptal minerali-

sierten Komplex des Schädelinnern eine skelettale Kette dar, die den gesamten Körper von der Schnauze bis in die Schwanzspitze durchzieht. Gemeinsam mit der Chorda dorsalis bildet diese Kette eine Strebe, die die Länge der Hülle-Füllungs-Konstruktion konstant hält. An ihrem cranialen Ende gehen die Bindegewebssepten der epaxonalen Muskelkammern in die mineralisierten Septen des Oberschädels über. Zusammen bilden sie eine mechanisch stabile Einheit. Der verbleibende Raum zwischen Kopf und Schultergürtel wird von zahlreichen, in der Körperlängsachse verlaufenden Muskelgruppen überbrückt.

5.3.2 Mechanik der Tragkonstruktion

Die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion kann sich mit Hilfe ihrer Extremitäten vom Boden abstemmen, so daß der Körper, auf vier Stützen stehend, frei über dem Substrat schwebt. Diese Fähigkeit stellt sowohl spezielle Anforderungen an die Körperkonstruktion als auch an die Extremitätenmechanik. So müssen Kopf, Rumpf und Schwanz zusammen eine stabile Einheit bilden, die sich selbst trägt. Dabei dürfen die für die Statik des Körpers notwendigen Konstruktionselemente nicht mit den dynamischen Anforderungen an die Lokomotionsmechanik in Konflikt treten. Die Stabilität der freitragenden Konstruktion wird durch das Zusammenwirken der hydraulischen Elemente mit den Verspannungs- und Versteifungselementen erreicht. Das Endoskelett ist dabei so in die Verspannungsstrukturen der gekammerten hydraulischen Konstruktion integriert, daß es von den prallen Kammern gestützt und in seiner Position gehalten wird (siehe unten). Dabei kann die Prallheit der Kammern durch den Tonus der muskulären Füllung abgestuft werden. Die Anforderungen an die Stabilität können damit mit den Anforderungen an die Dynamik abgestimmt werden. Bei Erschlaffung der Muskulatur erhöhen sich zwangsläufig auch die mechanischen Freiheitsgrade.

Es muß betont werden, daß die Stützung der Skelletteile durch die Muskulatur im wesentlichen durch die bei der Kontraktion auftretende Querschnittszunahme erfolgt und weniger durch die Verkürzung. Da Muskelfasern hydraulische Hülle-Füllungs-Konstruktionen darstellen, ist eine Verkürzung, aufgrund der inkompressiblen Füllung, zwangsläufig mit einer Verdickung verbunden, so daß senkrecht zu der erzeugten Zugkraft eine Druckkraft auftritt. Die in einer gemeinsamen Hülle befindlichen, zueinander parallel verlaufenden Muskelfasern eines Muskelpakets üben daher bei simultaner Kontraktion Druck aufeinander aus, der sie in ihrer Verkürzung behindert. Um die Zugkraft der kontrahierenden Muskulatur optimal nutzen zu können, müssen die Muskelfasern daher so angeordnet sein, daß sie sich durch die auftretende Verdickung nicht gegenseitig behindern (siehe PFUHL 1937, WILLEMSE 1965). Dies ist der Fall, wenn die Muskelfasern, wie in Kapitel 3.2 im Zusammenhang mit der Schrägstellung der Fischmyosepten

gezeigt, in flachem Winkel auf eine kraftübertragende Struktur treffen, so daß sie sich bei der Kontraktion aufrichten können (Abb. 5.15 b). Die genannte Anordnung ist jedoch nur dann sinnvoll, wenn die Muskelkontraktion zur Erzeugung einer Zugkraft genutzt wird. Im Fall einer Nutzung der Muskelkontraktion zur Erzeugung einer quer zur Kontraktionsrichtung stehenden Druckkraft, müssen die Muskelfasern dagegen so angeordnet sein, daß sie ihren Angriffswinkel bei der Kontraktion nicht oder nur wenig ändern können (Abb. 5.15 a). Bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion sind daher die Quersepten (Myosepten) der die Chorda dorsalis umgebenden Hauptkammern nur geringfügig schräggestellt, so daß sich eine Kontraktion der muskulären Füllung nicht nur als eine Zugkraft in Körperlängsrichtung bemerkbar macht, sondern sich auch als senkrecht zur Kontraktionsrichtung weisende Druckkraft auswirkt. Entgegen der allgemeinen Vorstellung, daß Muskeln nur Zugkräfte aufnehmen können, wird hier also davon ausgegangen, daß sie in einem entsprechend strukturierten, gekammerten septalen Verband auch fähig sind, direkt Druckkräfte aufzunehmen. Muskeln sind daher prinzipiell sowohl als Zug- als auch als Druckelemente nutzbar.

Der dargestellte Zusammenhang kann für die Stabilisierung des Rumpfes genutzt werden. Durch die bei der Kontraktion der muskulären Füllung prall werdenden Myotome der dorsalen und lateralen Hauptkammern

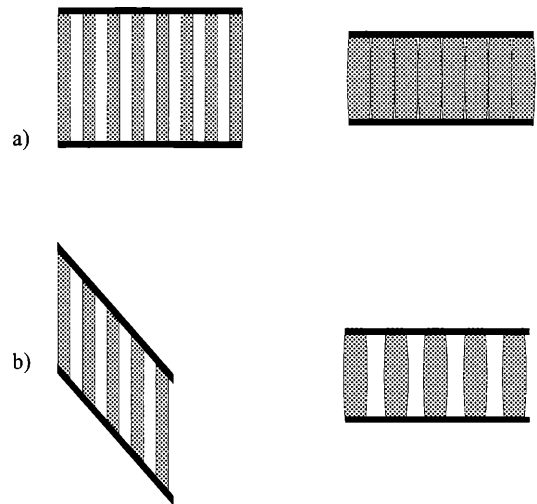


Abb. 5.15 Muskelkontraktion bei quer (a) und schräg (b) zur Zugrichtung verlaufenden Angriffsflächen (grob schematisch in Anlehnung an WILLEMSE 1965): a) Die Muskelfasern (graue Säulen) werden durch die bei der Kontraktion auftretende Querschnittszunahme dicht aneinander gedrängt. b) Die Angriffsflächen (schwarze Balken) richten sich bei der Kontraktion auf, so daß sich der Abstand zwischen den Muskelfasern trotz Querschnittszunahme nicht verringert. Weitere Erläuterungen siehe Text.

(epaxonale Muskulatur und Rumpfsseitenwandmuskulatur) gerät deren Hülle und die sie untergliedernden Quersepten unter Zugspannung. Gleichzeitig geraten die Chorda dorsalis und die sie umgebenden Wirbelelemente zentripetal unter Druck, wodurch sie von den umgebenden hydraulischen Kammern dicht gepackt und damit stabilisiert werden. Durch diesen Umstand wird die Chorda dorsalis bei einer in der Körperlängsachse wirkenden äußeren Druckbelastung von den prallen Myotomen an einer Querschnittszunahme gehindert. Die äußere Krafteinwirkung wird daher nicht allein von der Chorda dorsalis aufgenommen, sondern auch von den sie umgebenden Kammern. Daß dieses Prinzip tatsächlich nutzbar ist, konnte von MORLOCK et al. (1996) anhand eines Modellversuches nachgewiesen werden. Als Modell diente eine aus Aluminiumzylindern und Kunststoffscheiben bestehende „Wirbelsäule“, die von vier mit Wasser gefüllten Gummischläuchen umgeben war (Abb. 5.16). Dieses Arrangement steckte wiederum in einem eng umschließenden Plexiglaszylinder. Bei einem Innendruck von 0,1 MPa in den Schläuchen konnte die senkrecht stehende „Wirbelsäule“, bei einer aufgebrachten Last von 100 N, um 7% entlastet werden, während eine Druckerhöhung auf 0,2 MPa sogar eine Entlastung von 56% erbrachte. Auch wenn dieses Modell zugebenermaßen stark vereinfacht ist, zeigt sich doch, wie wirksam eine hydraulische Stabilisierung sein kann. Wäre die Muskulatur nur als Zugelement nutzbar, wie könnte dann die medizinisch bekannte Tatsache erklärt werden, daß bei einem Bandscheibenschaden eine Linderung der Beschwerden durch Kräftigung der Muskulatur erzielt werden kann? Auf diese klinische Erfahrung machen auch MORLOCK et al. (1996) aufmerksam.

Es kann hierbei nicht genügend betont werden, daß das Skelett also nicht allein, quasi als Gerüst, den Körper trägt, sondern daß es nur einen integrierten Bestandteil der hydraulischen Tragkonstruktion darstellt. Eine auf Stützen stehende Konstruktion ist auch ohne Versteifungselemente allein durch die Nutzung der Hülle, der hydraulischen Füllung und der Verspannungselemente realisierbar. Solange nur statische Anforderungen an die Hülle-Füllungs-Konstruktion bestehen, müssen deren Kammern einfach nur prall sein, um einen stabilen Stand zu gewährleisten. Eine aufgeblasene Luftmatratze, die auf ebenfalls aufgeblasenen Kissen steht, erfüllt beispielsweise diese Bedingung. Sieht man von den Stützen ab, gilt das gleiche auch für einen großen Teil der pflanzlichen Organismen. Bei einer solchen Konstruktion ist allein die Füllung in der Lage, Druckkräfte aufzunehmen, während die Hüllen und die Verspannungselemente ausschließlich Zugkräfte aufnehmen können (siehe Kapitel 1.3.2). Die Gewichtskraft kann unter diesen Umständen durch die Wirkung der Füllung komplett auf die unter Zugspannung stehenden Strukturen übertragen werden. Aufgrund der geforderten Prallheit der Kammern ist jedoch die Beweglichkeit der Konstruktion stark eingeschränkt. Die Freiheitsgrade können zwar durch eine Verringerung der Prallheit oder die Erzeu-

gung eines unterfüllten Zustands erhöht werden, doch führt dies zwangsläufig zu einer umgekehrt proportionalen Abnahme des Kraftschlusses und der Stabilität. In einer hydraulischen Hülle-Füllungs-Konstruktion ist Stabilität bei gleichzeitiger Beweglichkeit nur durch eine aktive und flexible Abstufung des Prallheitsgrades, etwa durch Muskelarbeit, möglich. Sind keine Versteifungselemente in die Konstruktion integriert, ist jedoch der muskuläre Aufwand, schon allein für die Formkontrolle, erheblich. Im Fall der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion wird die gleichzeitige Verwirklichung von Stabilität und Beweglichkeit durch das Zusammenspiel von den in ihrem Prallheitsgrad muskulär kontrollierbaren Kammern mit den in den Verspannungsstrukturen integrierten Versteifungselementen erreicht. Durch die Nutzung der Versteifungselemente als bewegungsführende Strukturen kann der muskuläre Aufwand für Formstabilität und Lokomotion auch unter Schwerkraftbedingungen gering gehalten werden.

Aus den vorangegangenen Erläuterungen wird deutlich, daß weder die Skelettelemente noch die hydraulischen Kammern allein die Konstruktion stabilisieren bzw. tragen. Vielmehr ist es die kohärente Gesamtheit der Hüllen und Füllungen einerseits und der verspannenden und versteifenden Strukturen andererseits, die in ihrer voneinander abhängigen Wechselwirkung die Tragkonstruktion ausmachen. Die einzelnen Elemente der Tragkonstruktion sind daher immer im Zusammenhang mit der kohärenten Gesamtheit der Hülle-Füllungs-Konstruktion zu sehen. Letztlich muß die Tragkonstruktion, aufgrund ihrer Abhängigkeit von aktiven Prozessen wie der Muskelarbeit, auch unter dem Aspekt der biologischen Kohärenz betrachtet werden. Aus dieser Perspektive ähnelt die Tragkonstruktion beim freien Stand einer über zwei Stühle gelegten Luftmatratze, die in ihrer Hülle Löcher aufweist, so daß permanent aktiv Luft nachgepumpt werden muß, um sie prall zu halten. Im Gegensatz zu dieser technischen Konstruktion, bei der die Luftpumpe ein separates Element darstellt, ist es im Fall der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion die Füllung selbst, die mit ihrer eigenen Aktivität (Muskelkontraktion) die Kammern prall hält. In beiden Fällen führt ein Nachlassen der Aktivität zu einem Prallheitsverlust (Erschlaffung), der aufgrund der reduzierten Tragfähigkeit ein Durchsacken zwischen den Stützen zur Folge hat.

Damit Körper und Extremitäten der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion im freien Stand eine stabile Einheit bilden können, muß ein kohärentes strukturelles Kontinuum bestehen, das die auftretenden Kräfte über die vorhandenen Verspannungs- und Versteifungselemente weiterleitet. Dabei kann die durch die Hydrauliknatur gewährleistete Fähigkeit, Druckkräfte in Zugkräfte umzuwandeln zu können und vice versa voll genutzt werden. Die skelettale Kontinuität zwischen den Extremitäten und dem Körper ist, wie im vorangegangenen Kapitel erläutert wurde, durch die Kontinuität der Inter-

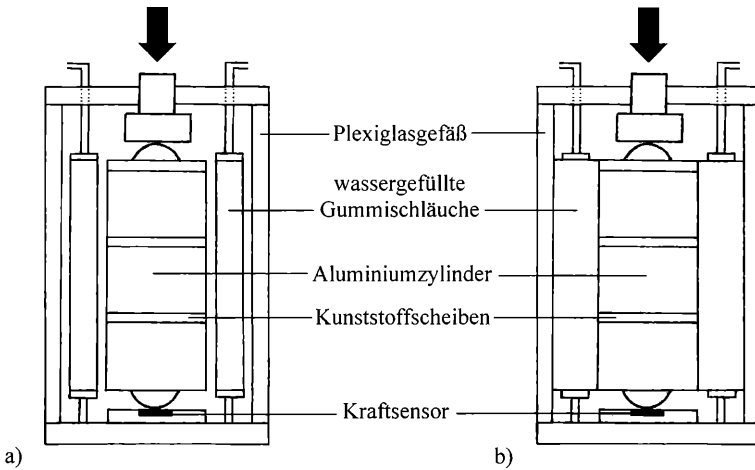


Abb. 5.16 Versuchsanordnung zur hydraulischen Stabilisierung eines Wirbelsäulenmodells aus Aluminiumzylindern und Kunststoffscheiben (verändert nach MORLOCK et al. 1996): wassergefüllte Gummischläuche entspannt (a) und expandiert (b). Erläuterungen siehe Text.

septalräume gewährleistet. Die hydraulischen Kammern bilden damit zusammen mit den Skelettelementen eine mechanisch kohärente Einheit, die sowohl Zug- als auch Druckkräfte aufnehmen kann. Die Gewichtskraft wirkt sich auf den von zwei Stützenpaaren getragenen Körper in Form von Dreh- bzw. Biegemomenten aus. Da der Schwanz und der Hals-Kopf-Bereich über die Stützen hinausragen, treten an deren Dorsalseite Zugkräfte auf, während die Ventralseite gestaucht wird. Im Fall des Rumpfes gerät dagegen die Ventralseite durch die Wirkung der Gewichtskraft unter Zugspannung, während die Dorsalseite gestaucht wird. Eine Durchbiegung des Rumpfes kann verhindert werden, indem die Konstruktion durch steigenden Muskeltonus prall wird. Tragende Komponenten sind dabei vor allem die dorsalen und lateralen Hauptkammern (epaxonalische Muskulatur und Rumpfsseitenwandmuskulatur) mit den darin integrierten Versteifungselementen. Da sich die dorsalen Hauptkammern bis zum Körperende erstrecken, ist die Stabilisierung des Rumpfes direkt mit der des Schwanzes verknüpft. Die dorsalen und lateralen Hauptkammern bilden daher zusammen mit den ventralen Schwanzkammern (hypaxonalische Schwanzmuskulatur) eine kraftschlüssige Untereinheit der Gesamtkonstruktion. Ihre gemeinsame Hülle bilden Teile der Körper- und Bauchcoelomhülle, die im Rumpfbereich über die ventrolateralen Septen miteinander verbunden sind. Als Verspannungsstrukturen stehen das transversale und mediane Septum sowie die Quersepten der Kammern zur Verfügung. Durch die als druckstabile Strebe in die Verspannungsstrukturen integrierte Chorda dorsalis ist die dargestellte Untereinheit kraftschlüssig und im prallen Zustand tragfähig. Wie oben schon erwähnt, geraten die Verspannungs- und Hüllenstrukturen durch die Kontraktion der Muskulatur unter Zugspannung, während die Versteifungselemente durch die prallen Kammern

stabilisiert werden. Auf diese Weise sind die Wirbelelemente und die Rippen kraftschlüssig in die Tragkonstruktion integriert, so daß sie als bewegungsführende Strukturen nutzbar werden.

Neben den dargestellten Hauptkomponenten der Tragkonstruktion leistet auch die Bauchmuskulatur einen Beitrag zur Stabilisierung des Rumpfes gegenüber den durch die Gewichtskraft auftretenden Biegemomenten. Dies geschieht in zweierlei Weise. Zum einen kann die Bauchmuskulatur den auf die Ventralseite wirkenden Zugkräften direkt entgegenwirken, und zum anderen verursacht die Muskelkontraktion über die als hydraulisches Polster wirkende Coelomflüssigkeit eine Spannung der Bauchcoelomhülle, die wiederum die Tragfähigkeit der lateralen und dorsalen Hauptkammern erhöht. Im Gegensatz zu der allgemein bekannten Vorstellung, daß bei Tetrapoden die Bauchmuskulatur in Analogie zu einer Bogen-Sehnen-Konstruktion die Hauptlast der durch die Gewichtskraft erzeugten Biegemomente aufnimmt (THOMPSON 1917, 1942, KUMMER 1959, 1975, 1977, WAKE 1979, HILDEBRAND 1988 u.a.), wird hier nur von einer untergeordneten Bedeutung der Bauchmuskulatur für die Tragfähigkeit der Konstruktion ausgegangen. Für diese Annahme sprechen sowohl theoretische Erwägungen als auch empirische Untersuchungen (siehe unten u. folgendes Kapitel). Im Fall der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion befindet sich der überwiegende Teil der lateralen Hauptkammern ventral der Chorda dorsalis, so daß den durch die Gewichtskraft am ventralen Rumpf auftretenden Zugkräften durch Kontraktion der Rumpfsseitenwandmuskulatur entgegengewirkt werden kann. Durch das gleichzeitige Prallwerden der lateralen Hauptkammern können die ebenfalls prallen dorsalen Hauptkammern als Druckpolster wirken, wodurch eine Durchsacken des Rumpfes

verhindert wird. Einen großen stabilisierenden Beitrag leisten hierzu auch die in die Verspannungsstrukturen der lateralen Hauptkammern integrierten Rippen.

Aus den dargelegten Gründen werden die auf die Bauchmuskulatur wirkenden Zugkräfte als gering angenommen, so daß auch ihr Beitrag an der Tragfähigkeit des Rumpfes klein sein kann. Da die epaxonsische Muskulatur und die Rumpfseitenwandmuskulatur ohnehin als Antriebsstrukturen bei der Lokomotion zum Einsatz kommen, bietet sich ihre gleichzeitige Nutzung als Tragstrukturen geradezu an. Im Zusammenhang mit den physiologischen Aufgaben der in der Bauchcoelomkammer befindlichen Organen ist es außerdem sinnvoll, wenn dieser Bereich so aus der Tragkonstruktion ausgegliedert ist, daß er möglichst unbelastet bleibt. Von FREY (1988) konnte gezeigt werden, daß bei Krokodil-Konstruktionen die Bauchmuskulatur für die Stabilität des Rumpfes im freien Stand keine Rolle spielt. Die Rumpfstabilität wird bei diesen im wesentlichen durch die Wirkung der epaxonsischen Muskulatur und der Rumpfseitenwandmuskulatur im Zusammenspiel mit den integrierten Versteifungs- und Verspannungsstrukturen erreicht. Einen essentiellen Bestandteil der Tragkonstruktion bilden hierbei die knöchernen Osteoderme. Auch wenn FREY (1988) in seiner Arbeit den hydraulischen Charakter der krokodiliden Tragkonstruktion nicht explizit erwähnt, so ist doch anhand der Konstruktionszeichnungen deutlich zu erkennen, daß dessen Funktionstüchtigkeit von der Prallheit der muskulären Kammern abhängt. Die Bedeutung der hydraulischen Komponenten für die Tragkonstruktion der Krokodile wird auch von FREY als essentiell betrachtet (persönliche Mitteilung).

Für die Nutzung hydraulischer Kammern zur Stabilisierung des Rumpfes bei Tetrapoden sprechen auch direkt beobachtbare Phänomene. So ist das Prallwerden der epaxonsischen Muskulatur und der Rumpfseitenwandmuskulatur bei vielen Squamaten beim Abstemmen vom Boden deutlich sichtbar. Bei einem eigenen Versuch mit einer etwa 30cm langen Dornschwanzagame (*Uromastix*) konnten zusammen mit „Dino“ FREY folgende Beobachtungen gemacht werden: Solange das Versuchstier unabgestemmt auf dem Boden ruhte, war die Rückenhaut sichtbar schlaff. Dieser Eindruck konnte durch Befühlen der in diesem Zustand verschieblichen Rückenhaut bestätigt werden. Sobald das Tier sich vom Boden abstemmt, zeichneten sich die prallen Muskelwalzen der epaxonsischen Muskulatur deutlich ab, und die Rückenhaut wurde sichtbar gespannt. Es schien geradezu ein Ruck durch das gesamte Tier zu gehen, so als würden alle Elemente der zuvor schlaff wirkenden Konstruktion plötzlich kraftschlüssig ineinandergreifen. Da die Rumpfseitenwandmuskulatur im freien Stand unter Tonus steht, sind die in den Verspannungsstrukturen integrierten Rippen in ihrer Position fixiert. Sie sind daher nicht unabhängig von den Strukturen der Tragkonstruktion beweglich. Dadurch können die Rippen während

der Lokomotion nicht oder nur wenig zur Ventilation der Lungen genutzt werden. Tatsächlich ventilierte das Versuchstier unter Nutzung der Rippen ausschließlich in den Lokomotionspausen⁶¹. Außerdem konnte von CARRIER (1987 a, b) experimentell nachgewiesen werden, daß verschiedene lacertile Reptilien während der Lokomotion nicht oder nur sehr wenig ventilieren. Dies gilt vermutlich besonders für Formen, die sich diskontinuierlich fortbewegen, bei denen das normale Lokomotionsverhalten durch kurze Sprintphasen und anschließende Lokomotionspausen gekennzeichnet ist, wie etwa bei *Lacerta vivipara* (AVERY et al. 1987). Bei sich typischerweise kontinuierlich fortbewegenden Reptilien wie etwa Krokodile und Schildkröten kann die Lunge ohne die Hilfe der Rippen ventiliert werden (GANS & HUGHES 1967, GANS & CLARK 1976, GAUNT & GANS 1969). Bei Waranen, die ihren Sauerstoffbedarf ebenfalls während der Lokomotion decken können (WANG et al. 1997), ist mir der genaue Ventilationsmechanismus nicht bekannt, doch ist zu vermuten, daß hier entweder auch ein Ventilationsmechanismus vorliegt, der den Konflikt zwischen Tragkonstruktion und Ventilation umgeht, oder daß der spezielle Bau der Tragkonstruktion eine Ventilation mit Hilfe der Rippen während der Lokomotion erlaubt.

Durch die vorangegangenen Überlegungen finden die an *Uromastix* und anderen Reptilien gemachten Beobachtungen eine Begründung. Es scheint also, daß die hydraulische Stabilisierung des Rumpfes innerhalb der Tetrapoden weit verbreitet ist. Selbst bei Säugetieren, den Paradebeispielen für Bogen-Sehnen-Konstruktionen, scheint die Ventralverspannung, zumindest bei einigen Formen, keine große Rolle zu spielen. Auch hier sprechen die beobachtbaren Phänomene für eine geringe Beteiligung der Bauchmuskulatur an der Tragkonstruktion. So ist deutlich sichtbar, daß der Bauch einer sich fortbewegenden Katze nicht prall ist, sondern beim Gehen weich hin und her schaukelt. Dies wäre bei einer straffen Ventralverspannung nicht möglich. Ebenso kann jeder beim Befühlen des Bauches einer Katze oder eines Hundes feststellen, daß dieser im freien Stand nicht prall ist. Der Tonus der Bauchmuskulatur kann daher nicht sehr hoch sein. Es wird hier vermutet, daß bei der Stabilisierung des Rumpfes auch im Fall der Säugetiere hydraulische Komponenten eine Rolle spielen. Die Stabilisierung erfolgt bei diesen vermutlich überwiegend durch die Aktivität der epaxonsischen Muskulatur (siehe auch elektomyographische Ergebnisse an Katzen von CARLSON et al. 1979 u. ENGLISH 1980) im Zusammenspiel mit den beiden Strängen des *M. psoas major*. Von MORLOCK et al. (1996) wurde auf die Möglichkeit einer großen Bedeutung dieser Muskelgruppen bei der hydraulischen Stabilisierung der menschlichen Wirbelsäule und des Rumpfes hingewiesen.

⁶¹ Nach AL-GHAMDI et al. (1995) ist *Uromastix* neben der Ventilation mit Hilfe der Rippen bis zu einem gewissen Grad auch zur Bukkalatmung fähig.

Vermutlich fänden sich unter den rezenten Tetrapoden noch wesentlich mehr Beispiele für die Nutzung hydraulischer Strukturen als tragende Elemente, würde erst einmal unter diesem Aspekt gesucht werden. Bislang wurde die Bedeutung hydraulischer Komponenten für die Stabilisierung des Körpers nahezu völlig übersehen, da die Tragkonstruktion generell als Skelett-Muskel-Apparat betrachtet wurde, also als ein aus starren Teilen bestehendes Gerüst, das ausschließlich über Zugelemente stabilisiert und bewegt wird. Dies äußert sich auch in der Modellwahl. So wird der Organismus meist in Analogie zu einer Hebelmechanik starrer Teile auf seine Skelettelemente reduziert und mit der Statik technischer Brückenkonstruktionen gleichgesetzt (GREGORY 1937, KUMMER 1959, HILDEBRAND 1988 u.a.). Es zeigt sich aber, daß die genannten Modelle wichtige Aspekte der Konstruktion vernachlässigen und mit der Empirie häufig im Widerspruch stehen. So besteht oft eine Diskrepanz zwischen den auf der Basis einer Mechanik starrer Teile berechneten Belastungsgrenzen und den in vitro gemessenen Werten (zur Literatur siehe MORLOCK et al. 1996). Die Kritik an den gängigen Modellen soll jedoch nicht dahingehend verstanden werden, daß diese generell zu verwerfen seien. Es geht hier eher um die Frage, wie weit diese für das Verständnis der Tragkonstruktion ausreichen, und um die Bestimmung der Grenzen ihrer Anwendbarkeit. In vielen Bereichen der Konstruktion behalten die skelettmechanischen Modelle auch unter Anwendung des Hydraulikmodells ihre Gültigkeit. Dies gilt auch für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion. Während der Rumpf-Schwanz-Bereich nach der hier vertretenen Auffassung überwiegend von hydraulischen Komponenten bestimmt wird, sind der Kopf und die Extremitäten in stärkerem Maße durch die Mechanik starrer Elemente geprägt. Hier können die gängigen Modelle nach wie vor ihre Anwendung finden. Entscheidend ist dabei, daß die Mechanik der starren Teile einen integrierten Bestandteil der Hülle-Füllungs-Konstruktion darstellt und generell mit der Mechanik hydraulischer Körper in Wechselwirkung steht. Dies ist schon allein deswegen der Fall, weil jeder Muskel einem kohärenten hydraulischen Körper entspricht. Die interseptale Kontinuität der Verspannungsstrukturen macht es möglich, daß die Skelettmechanik der Extremitäten mit der Hydraulik des Rumpfes zusammenarbeiten kann. Dabei erfolgt die Kraftübertragung von den Extremitäten auf den Körper über die in die Hülle-Füllungs-Konstruktion integrierten Gürtel (siehe vorangegangenes Kapitel).

Da die Extremitäten den Körper nicht nur stützen, sondern auch als Antriebsorgane genutzt werden, muß der Bau der Strukturen sowohl Beweglichkeit zulassen als auch einen stabilen Stand gewährleisten. Dies ist nicht einfach zu verwirklichen, da jeder die Beweglichkeit erhöhende Freiheitsgrad zwangsläufig mit einer Erhöhung des muskulären Stabilisierungsaufwandes verbunden ist. Der muskuläre Aufwand kann nur dann klein gehalten werden, wenn die Skelettelemente durch ihre

Struktur, ihre Anordnung und die Art der Gelenkung die Freiheitsgrade auf den für die Lokomotion notwendigen Bewegungsspielraum einengen (siehe folgendes Kapitel). Eine Minimalanforderung an die Extremitätenstrukturen ist, daß sie ein Abstemmen vom Boden zulassen. Um dabei einen stabilen Stand zu ermöglichen, muß ein fester Kontakt mit dem Boden gewährleistet sein. Dies geschieht, indem sich der distale Teil der Extremität großflächig im Substrat verankert. Aufgrund seines gefingerten Aufbaus kann sich dieser Extremitätenabschnitt an die Struktur des Substrates anpassen und somit kleinste Bodenunebenheiten zur Verankerung nutzen. Um unter dieser Voraussetzung ein Abstemmen vom Boden zu ermöglichen, müssen mindestens drei Gelenkstellen vorhanden sein: eine zwischen der Extremität und dem Körper, eine zwischen dem mit dem Substrat in Kontakt stehenden Extremitätenteil und der restlichen Extremität und eine zwischen den beiden genannten Gelenken (GRAY 1968). Da ein Minimum an Gelenken auch den Stabilisierungsaufwand verringert, ist eine dreigelenkige Extremität gleichzeitig auch die ökonomischste strukturelle Variante (siehe dazu auch PETERS & W. F. GUTMANN 1978, 1985 u. PETERS 1985 b, 1993). Die drei Knickstellen müssen jedoch nicht unbedingt als distinkte Gelenke ausgebildet sein. Prinzipiell würden auch drei Biegezone genügen. Insofern erfüllt die Extremität der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion die Minimalbedingung, da sie über zwei distinkte Gelenke und eine Biegezone verfügt (siehe vorangegangenes Kapitel). Ein Gelenk befindet sich zwischen Körper und proximalem Extremitätenabschnitt, das andere zwischen letzterem und dem medialen Abschnitt. Die Biegezone liegt dagegen im Bereich des medialen und distalen Extremitätenabschnitts. Die zahlreichen, leicht gegeneinander beweglichen Elemente dieser beiden Abschnitte erlauben durch die Addition der Einzelbewegungen eine Abbiegung gegenüber dem mit dem Substrat verankerten Extremitätenteil. Damit sind die Bedingungen für ein ökonomisches Abstemmen vom Boden strukturell erfüllt.

Im vom Boden abgestemmt Zustand befindet sich der leicht vom Körper abgespreizte proximale Extremitätenabschnitt etwa in der transversalen Ebene. Er weist im Fall der Hinterextremität nach cranial und im Fall der Vorderextremität nach caudolateral. Gegenüber diesem befindet sich der mediale Extremitätenabschnitt um etwa 90° nach ventral abgelenkt in einer parasagittalen Ebene. Der distale Extremitätenabschnitt biegt von dort aus in die Transversalebene. Dabei weisen die distalen Enden etwa nach cranial. Infolge dieser Ausrichtung kommt es insbesondere im Fall der Vorderextremität zwangsläufig zu einer Verdrillung des medialen und distalen Extremitätenabschnitts. Durch die seitlich abgespreizte Beinstellung befindet sich der Körper in einer nur wenig vom Substrat abgehobenen Position. Gleichzeitig liegen die Bodenkontaktpunkte der vier Extremitäten so weit lateral, daß sie eine große Unterstützungsfläche bilden. Beides gewährt eine hohe Kipp-

sicherheit und einen stabilen Stand. Durch die abgespreizte Beinstellung ergeben sich innerhalb der Extremität lange Lastarme und hohe Momentensummen. Um unter diesen Bedingungen der Gewichtskraft entgegenzuwirken und einen freien Stand zu gewährleisten, muß eine entsprechende muskuläre Ausstattung vorhanden sein. Die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion verfügt über eine kräftige Adduktormuskulatur (Abb. 5.26), die, vom Extremitätenskelett ausgehend, großflächig am ventralen Teil des Schulter- bzw. Beckengürtels angreift (Bei rezenten Tetrapoden⁶²: *M. pectoralis*, *M. supraco-racoideus*; bzw. *M. pubotibialis*, *M. puboischiotibialis*, *M. puboischiofemoralis externus*). Durch das hohe Gewicht des großen, knöchernen Schädels liegt der Körperschwerpunkt im vorderen Drittel des Rumpfes, so daß die Vorderextremität eine größere Last trägt. So sind auch deren Skelettelemente massiver als bei der Hinterextremität, und die Muskulatur ist kräftiger.

Da das Schulter- bzw. Hüftgelenk aufgrund der lokomotorischen Aufgaben der Extremitäten hohe Freiheitsgrade aufweist (siehe folgendes Kapitel), kann es in nahezu jede Raumrichtung ausbrechen. Es muß daher rundum muskulär stabilisiert und geführt werden. Dies ist bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion der Fall. Vom Extremitätenskelett ausgehend, greifen Muskelgruppen großflächig am dorsalen Teil des Schulter- bzw. Beckengürtels an, so daß das Gelenk, zusammen mit den bereits erwähnten ventralen Adduktoren, rundum von Muskulatur umschlossen ist (Bei rezenten Tetrapoden: *M. scapulohumeralis*, *M. dorsalis scapulae* [deltoideus], *M. latissimus dorsi* [dorsohumeralis], *M. subcoracoscapularis* [subscapularis], *M. procoracohumeralis* [acromialis], *M. supraco-racoideus*, *M. pectoralis*, *M. coracoradialis proprius*, *Mm. coracobrachiales longus et brevis*; bzw. *M. pubotibialis*, *M. puboischiotibialis*, *M. ischioflexorius*, *M. pubifemoralis*, *Mm. puboischiofemorales internus et externus*, *M. iliotibialis*, *M. iliofemoralis*, *M. iliofibularis*, *M. ischiofemoralis*, *Mm. caudales*). Da die Beweglichkeit der Ellbogen- und Kniegelenke durch die Gelenkform und die Bänder enggeführt wird, ist hier der muskuläre Aufwand zur Stabilisierung geringer. Es liegen im wesentlichen nur zwei Freiheitsgrade vor, einer, der ähnlich einem Scharniergelenk Flexions- und Extensionsbewegungen zuläßt, und einer, der eine Rotation um die Längsachse der Skelettelemente des medialen Extremitätenabschnitts erlaubt. Das Einknicken des Gelenks durch die Wirkung der Gewichtskraft wird im Fall der Vorderextremität durch einen als Extensor wirkenden Muskel verhindert, der von der Dorsalseite des proximalen Endes des proximalen Skelettelements (Humerus) an dem verlängerten proximalen Ende (Olecranon) des posterioren Medialements (Ulna) zieht (bei rezenten Tetrapoden *M. triceps*). In

Zusammenarbeit mit dem als Flexor wirkenden Antagonisten (bei rezenten Tetrapoden: *M. brachialis* u. *biceps*), der vom proximalen Ende des proximalen Elements zum proximalen Ende des anterioren Medialements (Radius) zieht, ist das Ellbogengelenk auch gegen seitlich wirkende Kräfte stabilisiert. Eine weitere Stabilisierung erhält das Ellbogengelenk durch Muskelgruppen, die vom distalen Ende des proximalen Skelettelements auf die Dorsal- und Ventralseite der Skelettelemente des medialen und distalen Extremitätenabschnitts ziehen (bei rezenten Tetrapoden: *Mm. extensores antebrachii radialis et ulnaris*, *Mm. flexores antebrachii radialis et ulnaris*, *M. extensor digitorum communis*, *M. flexor digitorum communis*, *Mm. extensores carpi radialis et ulnaris*, *Mm. flexores carpi radialis et ulnaris*).

Im Fall des Kniegelenks wird das Einknicken der Extremität überwiegend von dem Teil der am dorsalen Beckenbereich angreifenden Muskulatur verhindert, der bis auf die Skelettelemente des medialen Extremitätenabschnitts reicht (bei rezenten Tetrapoden: *M. iliotibialis*). Eine Stabilisierung gegenüber seitlich wirkenden Kräften erfolgt durch das Zusammenspiel mit den ventralen Antagonisten, die als Teil der Adduktoren-muskulatur ebenfalls vom Becken auf den medialen Extremitätenabschnitt ziehen (bei rezenten Tetrapoden: *M. pubotibialis*, *M. puboischiotibialis*, *M. ischioflexorius*). Diese werden von einem Muskel unterstützt, der, ventral am proximalen Skelettelement ansetzend, zum posterioren Medialement (Fibula) zieht (bei rezenten Tetrapoden: *M. femorofibularis*). Wie im Fall der Vorderextremität tragen auch Muskelgruppen zur Stabilisierung des Kniegelenks bei, die vom distalen Ende des proximalen Elements auf die Dorsal- und Ventralseite der Skelettelemente des medialen und distalen Extremitätenabschnitts ziehen (bei rezenten Tetrapoden: *M. extensor digitorum communis*, *M. flexor primordialis communis* [*M. gastrocnemius*], *M. extensor cruris et tarsi fibularis* [*M. peroneus*], *M. extensor cruris tibialis*).

Sowohl bei der Vorder- als auch bei der Hinterextremität wird die aus zahlreichen Skelettelementen bestehende Biegezone im medialen und distalen Extremitätenabschnitt durch eine Vielzahl von Muskeln stabilisiert. Dazu zählen die schon genannten Muskelgruppen, die vom proximalen Element bis auf die Skelettelemente des distalen Extremitätenabschnitts reichen. Andere überbrücken die Verbindung zwischen den beiden Elementen des medialen Abschnitts und denen des distalen Abschnitts (bei rezenten Tetrapoden: *M. supinator manus*, *M. flexor palmaris profundus longus*, *Mm. flexores accessorii lateralis et medialis*; bzw. *M. flexor palmaris profundus*, *M. pronator profundus*, *M. caput longum contrahentium digitorum*, *Mm. flexores accessorii*, *M. pronator profundus*). Wieder andere verbinden die Skelettelemente innerhalb des distalen Extremitätenabschnitts (bei rezenten Tetrapoden: *Mm. extensores digitorum breves*, *Mm. flexores digitorum breves superficiales*, *Mm. flexores digitorum breves profundi*, *Mm.*

⁶² Die Bezeichnungen der Muskeln rezenter Tetrapoden entsprechen bei der Vorderextremität im wesentlichen der Terminologie von ROMER & PARSONS (1983) bzw. RENOUS & JOUFROY (1995) und bei der Hinterextremität der von ASHLEY-ROSS (1992) bzw. RENOUS & JOUFFROY (1995).

contrahentes digitorum, M. abductor brevis dorsalis halucis bzw. M. spinator pedis).

Die Gelenke zwischen den strahlig angeordneten Skelettelementen des distalen Extremitätenabschnitts (Phalanges und Metacarpalia/Metatarsalia) entsprechen in ihrer Beweglichkeit etwa Scharniergelenken. Diese werden von einzelnen Muskeln überbrückt (bei rezenten Tetrapoden: Mm. flexores digitorum minimi, Mm. interphalangei, Mm. intermetacarpales). Muskeln zwischen den basalen Strahlenelementen (Metacarpalia bzw. Metatarsalia) wirken einem Auseinanderweichen unter Belastung entgegen (Mm. intermetacarpales). In gleicher Weise wirkt ein Muskel, der die beiden Elemente des medialen Extremitätenabschnitts (Radius u. Ulna bzw. Tibia u. Fibula) miteinander verbindet (M. interosseus antebrachii, M. interosseus cruris).

5.3.3 Lokomotionsmechanik

Die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion bewegt sich mit lateralen Körperbiegungen bei seitlich abgespreizten und nach unten abgewinkelten Extremitäten fort. Der Körper wird dabei frei über dem Boden getragen. Die strukturellen Voraussetzungen für diese Lokomotionsweise, die Beweglichkeit bei gleichzeitiger Stabilität garantieren, wurden in den beiden vorangegangenen Kapiteln dargestellt. Wie bei rezenten Tetrapoden erfolgt der Antrieb im wesentlichen durch aufeinander abgestimmte Bewegungen der Beine, die von den lateralen Körperbiegungen in koordinierter Weise unterstützt werden. Die einzelne Extremität leistet ihren Antriebsbeitrag, indem sie sich mit einer nach caudoventral gerichteten Kraft vom festen Substrat abstößt. Durch die dabei erzeugte Bodenreaktionskraft wird der Körper in die entgegengesetzte Richtung nach cranial in Lokomotionsrichtung beschleunigt. Relativ zum Körper bewegt sich die Extremität insgesamt nach caudal (Retraktionsphase, Stützphase), wobei die einzelnen Extremitätenabschnitte, eine kinematische Kette bildend, distinkte Bewegungen ausführen. Von zahlreichen rezenten Amphibien und Reptilien liegen hierzu Beschreibungen des genauen Bewegungsablaufs vor (EVANS 1946, SCHAEFFER 1941 b, GRAY 1944, 1968, SNYDER 1949, 1952, 1954, BARCLAY 1946, BAKKER 1971, SUKHANOV 1974, RENOUS & GASC 1977, REWCASTLE 1980, 1981, 1983, BRINKMAN 1980 a, b, 1981, JENKINS & GOSLOW 1983, PETERSON 1984, GATESY 1991, 1997, BELS et al. 1992, RUSSELL 1993, ASHLEY-ROSS 1994 a, REILLY 1995, REILLY & DELANCEY 1997). Er folgt im wesentlichen einem einheitlichen Grundmuster⁶³ Zu Beginn der Retraktionsphase weist der etwa in der Transversalebene liegende proximale Extremitätenabschnitt nach lateral

bis cranialateral (Abb. 5.17 a, 5.21), während sich der gegenüber diesem abgewinkelte mediale Abschnitt in der parasagittalen Ebene befindet und je nach Grad der Knie- bzw. Ellbogenbeugung nach cranioventral bis ventral zeigt. Der distale Abschnitt liegt mit einem großen Teil seiner Fläche dem Lokomotionssubstrat flach auf und zeigt mit den gefingerten Enden nach cranial bis cranialateral. Er ist gegenüber dem medialen Extremitätenabschnitt abgewinkelt. Aus der dargestellten Haltung rotiert der proximale Extremitätenabschnitt, nur wenig von der Transversalebene abweichend, um das Schulter- bzw. Hüftgelenk nach caudal (Circumduction), bis er mit seinem distalen Ende etwa nach caudolateral weist (Abb. 5.17 c). Der mediale und distale Extremitätenabschnitt bleibt dagegen während der gesamten Retraktionsphase möglichst in einer parasagittalen Ebene. Unter dieser Voraussetzung muß die Extremität zunächst im Ellbogen- bzw. Kniegelenk sowie zwischen dem medialen und distalen Abschnitt flektiert (Abb. 5.17 a→b) und später wieder gestreckt werden (Abb. 5.17 b→c) (siehe unten). Der distale Extremitätenabschnitt behält während der gesamten Retraktionsphase den Kontakt zum Substrat bei, wobei er gegenüber dem medialen Abschnitt flektiert wird (Abb. 5.17 a→b). Dabei wird der proximale Teil der aufliegenden Fläche in einer Abrollbewegung zunehmend vom Substrat abgehoben, bis schließlich nur noch der gefingerte Teil den Kontakt herstellt (Abb. 5.17 b→c). Am Ende der Retraktionsphase kommt es dann zu einer Extensionsbewegung des distalen Extremitätenabschnitts. Danach wird der Bodenkontakt aufgegeben und die gesamte Extremität wieder in die Ausgangsposition gebracht (Abb. 5.21 a, Protraktionsphase).

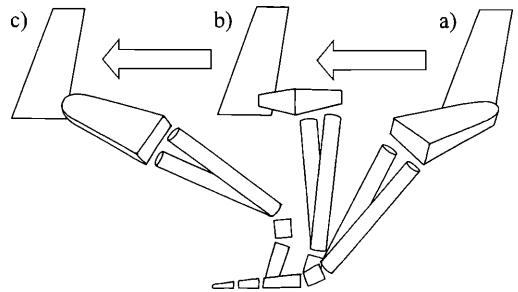


Abb. 5.17 Kinematischer Bewegungsablauf einer Extremität (vereinfachtes Modell, linke Seite von lateral) während der Retraktionsphase (Schubphase).

Durch den dargelegten Bewegungsablauf verlagert sich während der Retraktionsphase die Ausrichtung der Gelenkachse des Ellbogen- bzw. Kniegelenks gegenüber der Transversalebene (Abb. 5.17 a→c), da der proximale Extremitätenabschnitt, um seine Längsachse rotierend, proniert wird (hierzu siehe auch REWCASTLE 1980, 1981, 1983). Eine weitere Konsequenz des Bewegungs-

⁶³ Schildkröten weichen aufgrund ihrer einzigartigen Konstruktion von diesem Grundmuster etwas ab (WALKER 1971). Trotzdem scheint auch hier eine gemeinsame Grundlage vorzuliegen.

ablaufes besteht in der Verdrillung des medialen und Teilen des distalen Extremitätenabschnitts⁶⁴(hierzu siehe auch SCHAEFFER 1941 b, STARCK 1978, PETERS & W.F. GUTMANN 1978, PETERS 1985 b, 1993, ASHLEY-ROSS 1994 a). Bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion rotieren die beiden Skelettelemente des medialen Extremitätenabschnitts so umeinander, daß der distale Abschnitt gegenüber diesem proniert wird. Die Verdrillung setzt sich aber noch weiter in den distalen Extremitätenabschnitt fort, indem sich die basalen Skelettelemente gegeneinander verschieben. Würde eine Verdrillung in den beiden genannten Extremitätenabschnitten unterbleiben, könnte der Bodenkontakt während der Stützphase nicht ohne Verlust der Bodenverankerung aufrechterhalten werden. Der aufliegende Extremitätenteil würde, auf der Stelle drehend, über das Substrat rutschen und seine Haftung verlieren.

Bezogen auf den Körper entspricht der dargestellte Bewegungszyklus der einzelnen Extremität, dessen Kinematik und Wirkungsweise später noch ausführlicher beschrieben werden soll, einer Pendelbewegung. Dies gilt allgemein für sich pedal fortbewegende Konstruktionen. Da die Extremitätenbewegung durch den permanenten Richtungswechsel an den Umkehrpunkten ständig gestoppt und wieder beschleunigt werden muß, kommt es vor allem bei hohen Lokomotionsgeschwindigkeiten zu erheblichen Trägheitskräften und Schwankungen kinetischer Energie, die einen erhöhten Aufwand darstellen. Dies wird noch deutlicher, wenn die Extremitätenbewegung relativ zum Bodenkontaktpunkt betrachtet wird. Aus dieser Perspektive bleibt der auf dem Substrat aufliegende Extremitätenteil während der gesamten Retraktionsphase stationär, wogegen sich der Körper vorwärts bewegt. Mit dem Abheben der Extremität wird diese zunächst auf die Lokomotionsgeschwindigkeit gebracht und dann durch die Protraktionsbewegung weiter beschleunigt. Beim Auffüßen nach Beendigung der Protraktionsphase muß der mit dem Boden Kontakt aufnehmende Extremitätenteil wieder auf Null abgestoppt werden. Dies entspricht etwa dem Sprung aus einem fahrenden Zug. Der Aufwand für die Pendelbewegung kann etwas reduziert werden, indem das Ellbogen- bzw. Kniegelenk, relativ zur Extremitätenbasis, einer elliptischen Bahn folgt (siehe hierzu Bewegungsdiagramme in SNYDER 1952, 1962 u. SUKHANOV 1974), so daß die Extremität an den Umkehrpunkten sanft umgelenkt wird, ohne nennenswert an Geschwindigkeit zu verlieren. In diesem Zusammenhang muß auch die von REILLY & DELANCEY (1997) an schnell laufenden Echsen der Gattung *Sceloporus* gemachte Beobachtung betrachtet werden, bei denen sich die Hinterextremität am Ende der Retraktionsphase nach Aufgabe des Bodenkontakts noch ein wenig in caudaler Richtung weiterbewegt, bevor sie in eine

Protraktionsbewegung umgelenkt wird. Nach beendeter Protraktionsphase beginnt die Retraktion der Extremität, noch bevor sie Kontakt mit dem Boden aufgenommen hat, so daß sich die Geschwindigkeit des distalen Extremitätenabschnitts relativ zum Substrat verringert, und der Bewegungsimpuls des trägen Körpers beim Auffüßen sanfter aufgenommen werden kann. Da die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion nicht fähig ist, hohe Lokomotionsgeschwindigkeiten zu erzeugen, sind jedoch die auftretenden Trägheitskräfte bei der Extremitätenbewegung gering, und der Aspekt der kinetischen Energieschwankungen fällt nicht so sehr ins Gewicht.

Während der Retraktionsphase wird die Extremität sowohl zur Erzeugung von Vortrieb als auch als Stütze beim Tragen des Körpers genutzt. Mit steigender Lokomotionsgeschwindigkeit nimmt der Antriebsaufwand gegenüber dem Tragaufwand zu. Umgekehrt geht der Antriebsaufwand mit sinkender Geschwindigkeit gegen Null (siehe auch HERKNER 1989). Da sich die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion nicht schnell fortbewegen kann, steht bei ihr die Tragkomponente im Vordergrund. Infolgedessen treten eher vertikale Bodenreaktionskräfte auf, die überwiegend der Gewichtskraft entgegenwirken. So ist die Extremitätenkonstruktion hier mehr auf ökonomisches Tragen, als auf hohe Antriebseffizienz ausgelegt. Eine besonders stark ausgebildete Retraktormuskulatur ist daher nicht notwendig. Demgegenüber muss eine kräftige, adduktorisch wirkende Muskulatur vorliegen. Außerdem kann die Muskulatur aus langsam kontrahierenden Muskelfasern aufgebaut sein, die nach KRAM & TAYLOR (1990) mit geringerem Aufwand arbeiten als schnelle. Letztlich muß die Extremität, insbesondere der proximale Abschnitt, nicht besonders lang sein, so daß der Tragaufwand durch die kurzen Lastarme gering gehalten werden kann.

Die geringe Lokomotionsgeschwindigkeit schränkt auch die Zahl möglicher Gangarten ein (GRAY 1944, 1968, EDWARDS 1977). Da die Fortbewegung der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion durch aufeinander abgestimmte Schritte der vier Extremitäten erfolgt, müssen zwangsläufig Bewegungsphasen auftreten, in denen mindestens eine Extremität vom Boden abgehoben ist, und der Körper von nur drei Stützen getragen wird. In diesem Fall liegt also ein stetiger Wechsel zwischen Dreibein- und Vierbeinkontakten vor (Abb. 5.18 a). Durch die geringe Lokomotionsgeschwindigkeit muß das Gleichgewicht in jeder Phase gewährleistet sein. Das Schwerpunktslot darf also nicht oder nur sehr kurz aus der von den Extremitäten gebildeten Unterstützungsfläche geraten (labiler Zustand), solange die Schrittgeschwindigkeit zu gering ist, den mit Erdbeschleunigung kippenden Körperbereich durch eine entsprechende schnelle Extremitätenbewegung zu unterfangen. Je geringer die Lokomotionsgeschwindigkeit ist, um so mehr müssen labile Zustände sowie Phasen mit geringer Körpersicherheit vermieden werden, wie sie etwa bei kleiner Unterstützungsfläche oder bei nahe am Rand der Unter-

⁶⁴ Bei den unterschiedlichen rezenten Tetrapodenformen kann die Verdrillung auf verschiedene Weise und jeweils in anderen Bereichen der genannten Extremitätenabschnitte stattfinden (SCHAEFFER 1941 b, REWCASTLE 1980, 1983, LANDSMEER 1981, 1983, siehe unten).

stützungsfläche auftreffendem Schwerpunktslot vorkommen. Letzteres kann durch eine Schwerpunktsverlagerung vermieden werden, indem sich der Körper in Richtung der Mitte der Unterstützungsfläche biegt und/oder das Schulter- bzw. Hüftgelenk durch Flexion des Ellbogen- bzw. Kniegelenks näher an den Bodenkontaktpunkt der Extremität gebracht wird, die der jeweils abgehobenen Extremität gegenüberliegt. Es muß jedoch eingeräumt werden, daß eine Gangart, bei der ausschließlich Drei- und Vierbeinkontaktphasen auftreten, schwer mit der lateralen Körperbiegung zu koordinieren ist (siehe

Abb. 5.18 a). Trotzdem kommt diese Gangart bei rezenten urodelen Amphibien vor (SUKHANOV 1974). Während bei sehr langsamer Fortbewegung nur Drei- und Vierbeinkontakte auftreten können, die sowohl lange Stützwege als auch lange Stützphasen aufweisen, ermöglicht eine Erhöhung der Lokomotionsgeschwindigkeit eine zunehmende Verkürzung der Stützphasen und Stützwege, so daß kurzzeitig auch instabile Phasen, wie z.B. Zweibeinkontakte möglich werden (Abb. 5.18 b, c). Diese Gangarten lassen sich leichter mit den lateralen Körperbiegungen koordinieren.

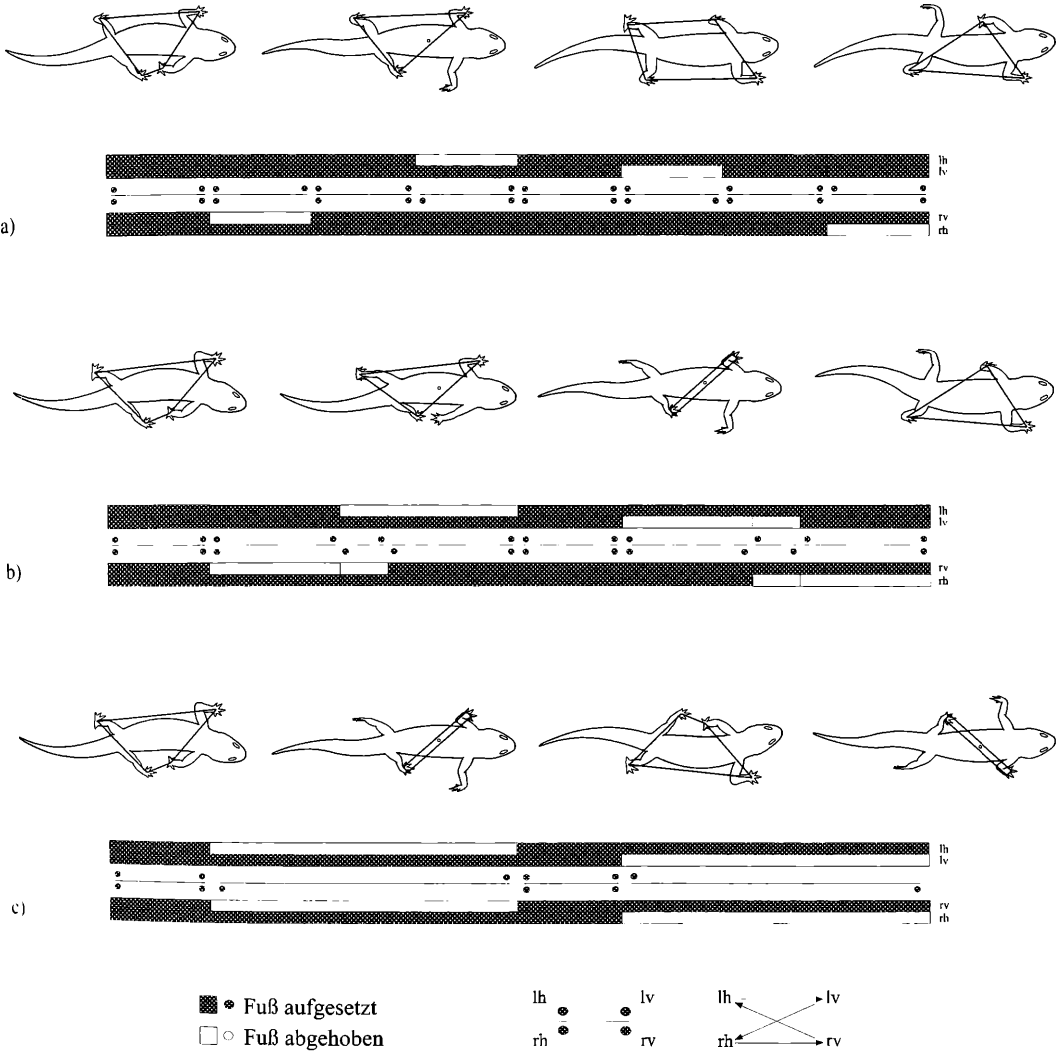


Abb. 5.18 Prinzipiell mögliche Grundgangarten der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion mit eingezeichneten Unterstützungsflächen (von dorsal): a) sehr langsames diagonales Gehen, b) langsames trabähnliches Gehen, c) langsamer Trab. Die idealisierten Gangartdiagramme und die Bewegungssequenz b zeigen jeweils einen kompletten Lokomotionszyklus, während die Bewegungssequenzen a und c nur einen halben Lokomotionszyklus darstellen. Das Pfeildiagramm rechts unten zeigt an, daß es sich bei allen abgebildeten Gangarten um eine symmetrisch diagonale Beinbewegungsfolge handelt. Weitere Erläuterungen siehe Text.

Bei Schildkröten kann beobachtet werden, daß auch während sehr langsamer Fortbewegung häufig kurzzeitig Zweibeinkontakte vorkommen (Abb. 5.19, WALKER 1971, eigene Beobachtung an *Testudo hermanni*), da diese aufgrund ihres starren Panzers und ihrer wenig flexiblen Extremitäten nicht fähig sind, den Schwerpunkt durch laterale Körperbiegung bzw. Flexion des Ellbogen- oder Kniegelenks über die Unterstützungsfläche zu bringen. Am Ende der vorausgehenden Dreibeinkontaktphase fällt das Schwerpunktslot auf den Rand

des Unterstützungsdreiecks. Durch die Bewegung der freien Extremität kippt der Panzer, bevor ein erneuter Dreibeinkontakt entstehen kann, sichtbar über die zwischen den kontralateralen Bodenkontaktpunkten verlaufende Gerade ab, so daß der dritte Bodenkontakt verlorengelht, und kurzzeitig eine Zweibeinkontaktphase auftritt. Der kippende Panzer wird dann erst von der entsprechenden Extremität unterfangen. Diese Fortbewegungsweise wirkt daher sehr wacklig und wenig geschmeidig.

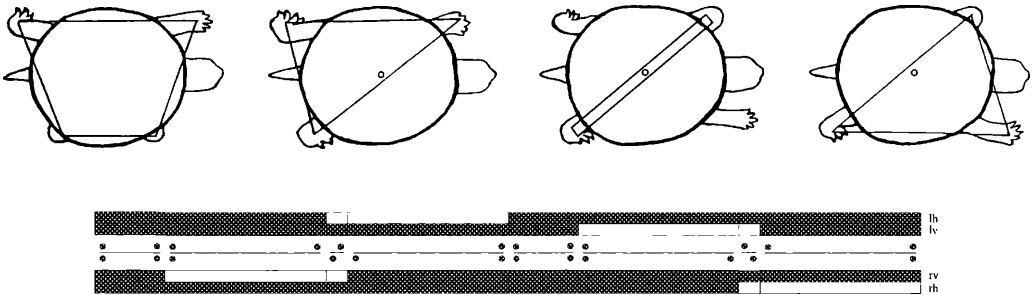


Abb. 5.19 Unterstützungsflächen beim langsamen trabähnlichen Gehen einer Schildkröte (*Chrysemys picta marginata*). (Umgezeichnet nach WALKER 1971, Gangartdiagramm erstellt nach Daten der gleichen Arbeit).

Selbst wenn die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion fähig wäre, sich mit hoher Geschwindigkeit fortzubewegen, wäre die Zahl der möglichen Gangarten allein schon durch die laterale Beinsetzung eingeengt (HERKNER 1989). Asymmetrische Beinbewegungsfolgen wie etwa bei Galoppgangarten fallen naturgemäß weg. Aber auch von den symmetrischen Gangarten lassen sich nur einige verwirklichen. So verhindert die laterale Beinsetzung alle Gangarten, bei denen ipsilaterale Zweibeinkontakte auftreten, da dies bei langsamer Lokomotion schon aus Gleichgewichtsgründen nicht möglich wäre, und außerdem die laterale Körperbiegung nicht mehr mit der Beinbewegungsfolge abgestimmt werden könnte⁶⁵. Eine sinnvolle Koordination ist daher nur dann möglich, wenn die Vorderextremität auf der konvexen Seite und/oder die Hinterextremität auf der konkaven Seite belastet und um sie rotiert wird. Es müssen also jeweils die kontralateralen Extremitäten gleichzeitig oder direkt nacheinander den Körper unterstützen. Gangarten, die sich bei einem gleichbleibenden Loko-

motionsrhythmus von 1:1 nur unter Veränderung des Beinbewegungsrhythmus ergeben (Kapitel 4.3.2, Abb. 4.21), fallen daher bei Konstruktionen mit lateral abgespreizter Beinsetzung weg. Werden von den noch verbleibenden Möglichkeiten die schnellen Gangarten, bei denen zwangsläufig labile Phasen auftreten, eliminiert, ergeben sich nach der Terminologie von SUKHANOV (1974) und GAMBARYAN (1974) drei für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion in Frage kommende Grundgangarten mit symmetrisch diagonalen Beinbewegungsfolge: das sehr langsame diagonale Gehen, das langsame trabähnliche Gehen und der langsame Trab (Abb. 5.18 a-c, 4.20 a). Bei den beiden letztgenannten Gangarten treten auch Zweibeinkontaktphasen auf, die im Fall des langsamen Trabs sogar einen hohen Anteil des Lokomotionszyklus ausmachen. Da bei dieser Gangart, die als die schnellste Lokomotionsform der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion angenommen werden soll, eine vergleichsweise hohe Lokomotionsgeschwindigkeit vorliegt, sind die instabilen Zweibeinkontaktphasen zeitlich gesehen jedoch so kurz, daß die sich schnell bewegenden Extremitäten den Körper, noch bevor er ins Kippen gerät, unterfangen können. Bei Tieren mit unterschiedlich langen Vorder- und Hinterbeinen verkürzen sich die Zweibeinkontaktphasen durch die längeren Stützzeiten des längeren Beinpaars (langsamere Trab mit Dominanz der Vorder- bzw. Hinterextremität). Im Falle der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion wird jedoch von etwa gleich langen Beinpaaren ausgegangen. Bei der weniger schnellen Gangart des

⁶⁵ Beim Trab und trabähnlichen Gangarten können auch bei Konstruktionen mit lateral abgespreizter Beinsetzung kurze ipsilaterale Zweibeinkontakte auftreten (SNYDER 1952, URBAN 1965, SUKHANOV 1974). Dies geschieht jedoch nur bei sehr schneller Fortbewegung, insbesondere bei Formen mit langen Hinterextremitäten. In jedem Fall befinden sich dann die beiden unterstützenden Beine immer auf der konkaven Körperseite, so daß, sobald das Vorderbein abgehoben wird, eine Rotation um das belastete Hinterbein stattfinden kann (HERKNER 1989).

langsamen trabähnlichen Gehens machen die Zweibeinkontaktphasen nur einen geringen Teil des Lokomotionszyklus aus, wobei diese auch zeitlich nur sehr kurz auftreten. Es handelt sich also gegenüber dem langsamen Trab um eine stabilere Fortbewegungsform. Als langsamste Gangart ist das sehr langsame diagonale Gehen gleichzeitig auch die stabilste, da der Körper durch die wechselnden Dreibein- und Vierbeinkontaktphasen während des gesamten Lokomotionszyklus kippsticher unterstützt wird. Die drei genannten Grundgangarten können während der Beschleunigung oder bei einer Geschwindigkeitsverringerung kontinuierlich ineinander überführt werden, so daß Übergangsgangarten auftreten. Es kann aber auch ein abrupter Wechsel stattfinden, bei dem eine Gangart übersprungen wird. Außerdem besteht die Möglichkeit, jede einzelne Gangart direkt aus dem Stand einzusetzen. Letztlich können die drei Grundgangarten in vielfältiger Weise variiert werden.

Nachdem die Lokomotion unter dem Aspekt des Gleichgewichts betrachtet wurde, steht nun der Aspekt des Antriebs im Vordergrund. Von großer Bedeutung für das Verständnis der Konstruktion ist, daß die einzelnen Extremitätenpaare während der Fortbewegung aufgrund der jeweiligen Lage zum Körperschwerpunkt zwangsläufig einen unterschiedlichen Antriebsbeitrag leisten (GAMBARYAN 1974, HERKNER 1989, CHRISTIAN 1995). Die bei der Fortbewegung am Körperschwerpunkt angreifende resultierende Kraft, die sich aus der Vektorsumme der Gewichtskraft und der Trägheit des Körpers ergibt, weist nach caudoventral (Abb. 5.20 a). Die dieser Kraft entgegengesetzte, von der Summe der Kräfte der einzelnen Extremitäten erzeugte resultierende Antriebskraft muß, damit kein Drehmoment um die transversale Körperachse (Nickbewegung) auftritt, ebenfalls am Körperschwerpunkt angreifen und entsprechend nach craniodorsal gerichtet sein. Da sich die Vorderextremitäten vor dem Körperschwerpunkt befinden, kann deren Antriebskraft nicht direkt an diesem angreifen. Statt dessen führt der nach craniodorsal weisende Kraftvektor weit am Körperschwerpunkt vorbei, so daß sich lange Hebelarme gegenüber der durch diesen verlaufenden Transversalachse ergeben (Abb. 5.20 b). Die dadurch auftretenden Drehmomente müssen durch die Aktivität der kontralateralen Hinterextremitäten ausgeglichen werden. Aufgrund ihrer am Rumpfe ansetzenden Position sind die Hebelarme gegenüber der durch den Körperschwerpunkt verlaufenden Transversalachse bei den Hinterextremitäten kurz (Abb. 5.20 b). Der Kraftvektor kann hier sogar direkt durch den Körperschwerpunkt führen, so daß in diesem Fall keine Drehmomente auftreten, die durch die Aktivität anderer Extremitäten ausgeglichen werden müßten.

Es zeigt sich also, daß die Hinterextremitäten durch ihre günstige Position einen größeren Antriebsbeitrag als die Vorderextremitäten leisten können. Ganz anders sind die Verhältnisse beim Auffüßen nach vollendeter Protraktionsphase, wenn die entsprechende Extremität den

Bewegungsimpuls des sich fortbewegenden Körpers abfangen muß. Da der Kraftvektor, der beim Abbremsen am Körperschwerpunkt angreifenden resultierenden Kraft nach cranioventral zeigt (Abb. 5.20 c), ist es hier die Vorderextremität, die sich in einer günstigeren Position befindet, um eine entgegengesetzte Kraft zu erzeugen (Abb. 5.20 d). Die Vorderextremitäten eignen sich also mehr zum Abfangen und Umlenken des Bewegungsimpulses, während sich die Hinterextremitäten besser zur Erzeugung eines beschleunigenden Impulses eignen. Auf die Aufgabenteilung der beiden Extremitätenpaare weist auch schon LUBOSCH (1910, S. 103) hin: „Vordere und hintere Extremität scheinen nun für die Kriechbewegung verschiedenen Wert zu besitzen. Die vordere zieht den Rumpf nach, die hintere schiebt ihn vorwärts, und offenbar steht hiermit die eigentümliche Organisation des Ellbogengelenkes in Zusammenhang.“ Auf der Grundlage der Aufgabenteilung wirkt sich eine unterschiedliche Stellung des Knie- bzw. Ellbogengelenkes positiv auf die Lokomotionsökonomie aus. Bei nach cranioventral weisenden proximalen Extremitätenabschnitten ergeben sich bei der Erzeugung von vorwärtsbeschleunigenden Kräften kurze Lastarme um die Gelenke, während diese bei nach caudoventral weisenden proximalen Extremitätenabschnitten lang sind (CHRISTIAN 1995). Umgekehrt verhält es sich beim Abbremsen. Für die Abfangfunktion der Vorderextremitäten

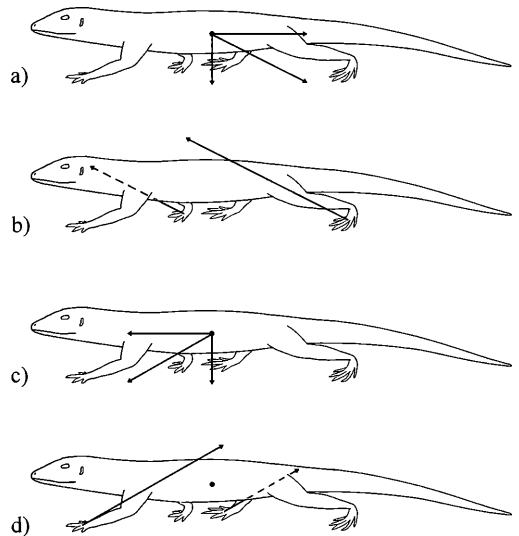


Abb. 5.20 Aufgabenteilung der Vorder- und Hinterextremität bei schneller Lokomotion am Beispiel einer Tetrapoden-Konstruktion mit lateral abgespreizter Beinstellung (von lateral): a) auf den Körperschwerpunkt wirkende resultierende Kraft während der Beschleunigung, b) Bodenreaktionskräfte der beiden Extremitätenpaare während der Beschleunigung, c) auf den Körperschwerpunkt wirkende resultierende Kraft beim Abbremsen, d) Bodenreaktionskräfte der beiden Extremitätenpaare beim Abbremsen. (In Anlehnung an CHRISTIAN 1995).

ten ist daher ein nach caudal gerichtetes Ellbogengelenk günstiger, während sich für die Antriebsaufgaben der Hinterextremitäten nach cranial weisende Kniegelenke besser eignen. Diese Stellung des Knie- bzw. Ellbogengelenks findet sich bekannterweise bei allen Tetrapoden. Die Diskrepanz zwischen der genannten Aufgabenteilung der beiden Extremitätenpaare nimmt mit steigender Geschwindigkeit und vor allem in Beschleunigungsphasen (bei positiven wie bei negativen) deutlich zu, da hierbei durch die stärkere Auswirkung der Trägheit zunehmend horizontale Kraftkomponenten ins Spiel kommen. Bei abnehmender Lokomotionsgeschwindigkeit

(nicht aber beim Abbremsen) geht der Trägheitseffekt gegen Null, und der am Körperschwerpunkt angreifende resultierende Kraftvektor zeigt zunehmend nach ventral. Da sich die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion nur vergleichsweise langsam fortbewegen kann, und daher die Tragkomponente gegenüber der Antriebskomponente überwiegt, ist die Aufgabenteilung zwischen den beiden Extremitätenpaaren zwar nicht sehr stark ausgeprägt, aber dennoch wirksam. Daher ist eine Beinstellung, bei der das Kniegelenk nach craniallateral und das Ellbogengelenk nach caudolateral zeigt, auch für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion sinnvoll.

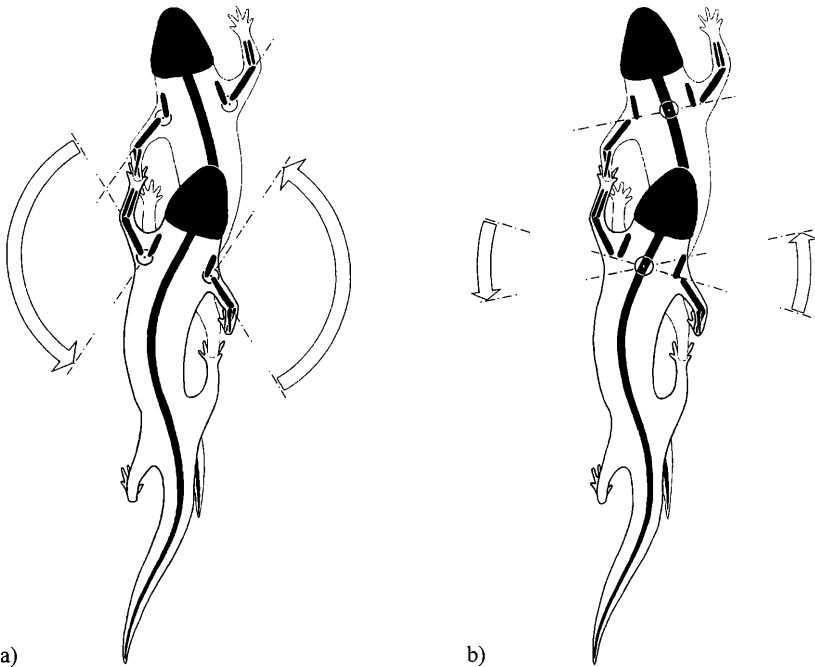


Abb. 5.21 Schlängelnd schreitende Lokomotion einer Tetrapoden-Konstruktion mit lateral abgespreizter Beinstellung (von dorsal): Antriebsaspekt der Rotation des proximalen Extremitätenabschnitts in der transversalen Ebene (a) und Antriebsaspekt der Gürtelrotation durch laterale Körperbiegung (b). Dunkelgraue Pfeile Retraktionsbewegung. Hellgraue Pfeile Protraktionsbewegung.

Die antrieberzeugende Wirkung der einzelnen Extremität ist während des Ablaufs der Retraktionsphase verschieden. Insofern läßt sich die Retraktionsphase in zwei Abschnitte gliedern: die Abfangphase und die Schubphase. In der Abfangphase wirken auf die Extremitätenabschnitte durch den sich fortsetzenden Bewegungsimpuls des trägen Körpers beugende Kräfte. Durch Muskelaktivität wird ein unkontrolliertes Einknicken der Extremität verhindert, der Bewegungsimpuls abgefangen und in Lokomotionsrichtung weitergeleitet, so daß die in der Abfangphase unweigerlich auftretende Abschwächung des Bewegungsimpulses (Ver-

lust kinetischer Energie) möglichst gering gehalten wird. Da die betroffene Extremität in dieser Phase keinen oder nur wenig Antrieb leisten kann, ist eine Erhaltung der Vorwärtsbewegung nur dann möglich, wenn entweder der Bewegungsimpuls des trägen Körpers die während der Abfangphase auftretenden abbremsenden Kräfte übertrifft, etwa bei hohen Lokomotionsgeschwindigkeiten, oder wenn gleichzeitig von mindestens einer der anderen Extremitäten Vortrieb geleistet wird. Nur letzteres ist bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion der Fall, da sie keine hohen Lokomotionsgeschwindigkeiten erreichen kann. Nach Beendigung der Abfangphase

kommt es dann in der Schubphase unter Nutzung von Hebelkräften zu einer muskulär erzeugten Extension der einzelnen Extremitätenabschnitte in Form einer kinematischen Kette (siehe oben), wodurch dem Körper ein beschleunigender Impuls erteilt wird. Die kinematische Kette, die proximal mit der Rotation des Schulter- bzw. Beckengürtels beginnt und mit der Extension des distalen Extremitätenabschnittes endet, läßt sich in verschiedene Antriebsaspekte untergliedern (hierzu siehe auch EDWARDS 1977, REWCASTLE 1981, HERKNER 1989, FREY & HERKNER 1992, ASHLEY-ROSS 1994 a): a) die Rotation der Gürtel⁶⁶ in der transversalen Ebene durch laterale Körperbiegungen, b) die Rotation um das Schulter- bzw. Beckengelenk (Circumduction), c) die Rotation um die Längsachse des proximalen Extremitätenabschnitts, d) die Extension des Knie- bzw. Ellbogengelenks und e) die Extension des distalen Extremitätenabschnitts gegenüber dem medialen Abschnitt⁶⁷ Diese Antriebsaspekte sollen nun im einzelnen diskutiert werden:

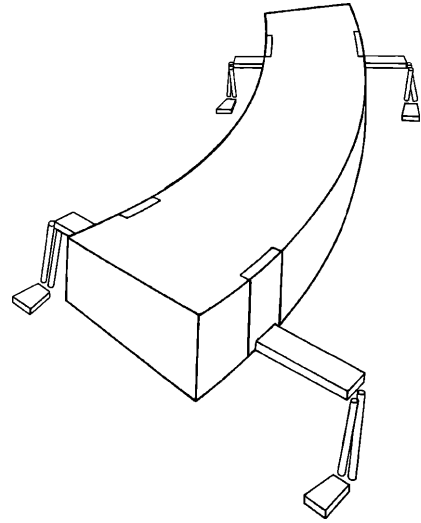


Abb. 5.22 Antriebsaspekt der Gürtelrotation durch laterale Körperbiegung am Beispiel einer idealisierten Konstruktion mit lateral abgespreizter Beinstellung. Erläuterungen siehe Text.

a) Beim Antriebsaspekt der Gürtelrotation durch laterale Körperbiegung ist eine vom Körper abgespreizte Extremitätenstellung und die Verdrillbarkeit des etwa senkrecht stehenden medialen Extremitätenabschnitts Voraussetzung. Relativ zum Lokomotionssubstrat rotiert die Extremität zusammen mit dem Schulter- bzw. Beckengürtel um den Unterstützungspunkt (Abb. 5.21 b). Die Wirkungsweise dieses Antriebsaspekts läßt sich am einfachsten in Form einer idealisierten Konstruktion darstellen (Abb. 5.22), bei der die seitlich ausgestellten

und nach unten abgewinkelten Extremitäten steif gehalten werden, und der Vortrieb allein durch wechselseitige laterale Körperbiegungen in Form einer stehenden Welle erfolgt (zu dieser Vereinfachung siehe auch GRAY 1944, 1968, EDWARDS 1977 u. HERKNER 1989). Auf dieser Basis kann Fortbewegung nur über Zweibeinkontaktphasen kontralateraler Extremitäten in Form einer Traggangart (SF: 2-4-2-4 bzw. 2-0-2-0) stattfinden, da Drei- oder Vierbeinkontaktphasen unter den genannten Bedingungen die Gürtelrotation und damit auch die Körperbiegung blockieren würden. Der Lastarm, über den die Kraft auf das Lokomotionssubstrat übertragen wird, bleibt aufgrund der steif gehaltenen Extremität während der gesamten Retraktion in seiner Länge unverändert. Er ergibt sich somit aus der Länge des proximalen Extremitätenabschnitts plus der Breite des Schulter- bzw. Beckengürtels. Von diesem Abstand ist auch die maximale Schrittweite abhängig, die als variable Größe von dem transversalen Schrittwinkel (hier identisch mit dem Rotationswinkel der Gürtel) bestimmt wird. Letzterer ergibt sich bei der idealisierten Konstruktion unmittelbar aus dem Grad der Körperkrümmung. Bei der Rotation um die Unterstützungspunkte werden die beiden Gürtel zwangsläufig auf einer Kreisbahn jeweils in entgegengesetzter Drehrichtung lateral ausgelenkt. Gleichzeitig wird der Rumpf einerseits sowie Kopf und Schwanz andererseits durch die Körperkrümmung ebenfalls in entgegengesetzte Richtungen lateral ausgelenkt. Während der Lokomotion treten daher zwangsläufig laterale Pendelbewegungen auf, die mit steigendem Schrittwinkel bzw. steigender Schrittweite zunehmen (siehe HERKNER 1989). Bei einem Schrittwinkel von 180° ist das Ver-

⁶⁶ Nach GRAY (1968) können die beiden Scapulocoracoide bei lacertilen Reptilien unabhängig voneinander in der horizontalen Ebene durch den Zug der Extremitätenretraktoren in sich rotiert bzw. nach caudal verschoben werden, indem sie an ihrer Verbindung mit dem Sternum entlanggleiten (siehe auch JENKINS & GOSLOW 1983). Dieser, von lateralen Körperbiegungen unabhängige Antriebsaspekt soll hier zur Unterscheidung vom Antriebsaspekt der Gürtelrotation durch laterale Körperbiegung als Gürteltranslation bezeichnet werden. Da die Schultergürtel Elemente bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion jedoch fest miteinander verbunden sind und keine Bewegungen zueinander zulassen, tritt dieser Antriebsaspekt hier nicht auf und kann in der vorliegenden Betrachtung vernachlässigt werden.

⁶⁷ Ein weiterer möglicher Antriebsaspekt liegt nach BAKKER (1971) bei der Vorderextremität vor, bei der der nach ventral abgewinkelte mediale Extremitätenabschnitt relativ zum proximalen Abschnitt um dessen Längsachse rotiert (forearm rotation), indem eine Gleitbewegung im Ellbogengelenk quer zur Gelenkachse stattfindet. Die von einem posterioren Grat am distalen Ende des proximalen Skelettelements (Entepicondylus humeri) entspringende und auf den medialen Extremitätenabschnitt ziehende Muskulatur (M. flexor digitorum communis, Mm. flexores antebrachii et carpi radialis, Mm. flexores antebrachii et carpi ulnaris) kann dafür die Antriebskraft leisten. Da dieser mögliche Antriebsaspekt bislang wenig untersucht ist und vermutlich bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion aufgrund der angenommenen Gelenkführung eine untergeordnete Rolle spielt, soll er bei der vorliegenden Betrachtung vernachlässigt werden.

hältnis zwischen Schrittweite und lateraler Auslenkung am ungünstigsten (2:1). Bei kleinen, gegen 0° gehenden, Schrittwinkeln ist die laterale Auslenkung dagegen minimal, doch ist dabei die Schrittweite ebenfalls minimal. Die günstigsten Kraftübertragungsverhältnisse für die Fortbewegung in Lokomotionsrichtung liegen daher bei dem Antriebsaspekt durch Gürtelrotation, rein geometrisch, vermutlich eher bei mittleren Schrittwinkeln um etwa 90° und einem entsprechenden Krümmungsgrad des Körpers. Die höchste Antriebseffizienz liegt bei diesem Antriebsaspekt daher auch in der Mitte der Retraktionsphase.

Die laterale Auslenkung der Gürtel kann zwar klein gehalten werden, wenn die Extremitäten nicht wie im idealisierten Fall steif bleiben, sondern so gebeugt werden, daß sich der jeweilige Gürtel während der Retraktionsphase auf den Unterstützungspunkt zu bewegt, doch weil sich hierdurch zwangsläufig auch der kraftübertragende Lastarm verkürzt, wird der Antrieb durch Gürtelrotation weniger wirksam. Wenn der behandelte Antriebsaspekt also effizient eingesetzt werden soll, muß der Abstand der Gürtel vom jeweiligen Unterstützungspunkt in der Mitte der Retraktionsphase, wenn die geringste laterale Auslenkung erfolgt, groß bleiben. Dies ist leicht möglich, wenn das Knie- bzw. Ellbogengelenk, wie für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion angegeben, zu Beginn der Retraktionsphase extendiert bzw. nur leicht flektiert ist und in craniolaterale Richtung weist. Bei der Fortbewegung in Lokomotionsrichtung bewegt sich nun der Gürtel auf den Unterstützungspunkt zu. Das Schulter- bzw. Hüftgelenk folgt dann einer Geraden, während das Ellbogen- bzw. Kniegelenk einen Bogen beschreibt und dabei lateral ausgeleitet wird. Der mediale Extremitätenabschnitt kippt also während der Retraktionsphase aus der parasagittalen Ebene. Der Abstand zwischen Unterstützungspunkt und gedachter Vortriebsgeraden bleibt dabei jedoch gleich, so daß sich der kraftübertragende Lastarm nicht verkürzt. Der Schrittwinkel darf aber auch hierbei nicht zu groß werden, da die Lastarmlänge in Richtung 180° gegen Null geht.

Bei rezenten urodelen Amphibien und lacertilen Reptilien erfolgen die lateralen Körperbiegungen in beiden Gruppen zum Teil als stehende und zum Teil als wandernde Körperwelle (ROOS 1964, DAAN & BELTERMAN 1968 a, b, SUKHANOV 1974, PETERSON 1984, AVERY et al. 1987, FROLICH & BIEWENER 1992, RITTER 1992, 1996, ASHLEY-ROSS 1994 a). Beide Bewegungsformen können aber auch bei einem einzigen Individuum auftreten. Auf diese Weise kann der Antriebsaspekt der Gürtelrotation durch laterale Körperbiegung variabel und bei verschiedenen Gangarten eingesetzt werden.

b) Beim Antriebsaspekt der Extremitätenrotation um das Schulter- bzw. Beckengelenk (Abb. 5.21 a) erfolgt die Retraktion des proximalen Extremitätenabschnitts in

einem bestimmten Winkel zur sagittalen bzw. transversalen Ebene. Dabei läßt sich die Bewegung in zwei Komponenten untergliedern: in eine vertikale und eine horizontale. Die Wirkungsweise des besagten Antriebsaspekts wird am einfachsten verständlich, wenn Fälle betrachtet werden, bei denen jeweils nur eine Komponente zum Tragen kommt. Dies tritt auf, wenn die Retraktion des proximalen Extremitätenabschnitts entweder in einer rein transversalen (bei lateral abgepreizter Beinstellung) oder in einer rein parasagittalen Ebene (bei parasagittaler Beinstellung) erfolgt. Im letzteren Fall rotieren der proximale und der mediale Extremitätenabschnitt relativ zum Lokomotionssubstrat in der gleichen Ebene gemeinsam um den Unterstützungspunkt (Abb. 5.23). Damit hierbei der Substratkontakt während der gesamten Retraktionsphase aufrechterhalten bleiben kann, muß der mediale Extremitätenabschnitt gegen den flach aufliegenden distalen Extremitätenabschnitt abknickbar bzw. abbiegbar sein. Eine Verdrillung in der Längsachse erfolgt nicht. Bleibt das Knie- bzw. Ellbogengelenk während der Retraktion in der parasagittalen Ebene gestreckt, bewegt sich der

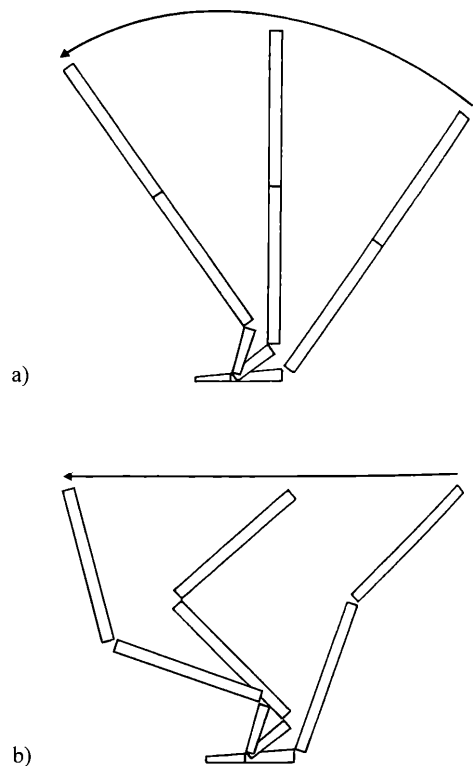


Abb. 5.23 Antriebsaspekt der Extremitätenrotation in einer parasagittalen Ebene (idealisierte Hinterextremität von lateraler Seite): a) starke dorsale Auslenkung bei Lokomotion in gestrecktem Bein, b) Verhinderung der dorsalen Auslenkung durch Flexion im Kniegelenk.

Becken- bzw. Schultergürtel auf einer Kreisbahn in Lokomotionsrichtung, so daß der Körper gleichzeitig nach dorsal ausgelenkt wird (Abb. 5.23 a). Die geometrischen Zusammenhänge zwischen Schrittwinkel bzw. Schrittweite und dorsaler Auslenkung entsprechen denen des vorangegangenen Antriebsaspekts (Antriebsaspekt a). Auch hier ist die Antriebseffizienz rein geometrisch in der mittleren Retraktionsphase am höchsten. Da die Auslenkung in diesem Fall jedoch gegen die Schwerkraft erfolgt, liegen andere physikalische Voraussetzungen vor. So könnte hier grundsätzlich das Prinzip des umgekehrten Pendels genutzt werden (CAVAGNA et al. 1977), bei dem wechselseitig kinetische Energie in potentielle Energie umgewandelt wird, indem die in der ersten Hälfte der Retraktionsphase gegen die Schwerkraft aufgebrachte Kraft in der zweiten Hälfte der Retraktionsphase beim Abkippen der Extremität in Schwerkraftrichtung wieder genutzt wird (siehe auch ALEXANDER & JAYES 1978). Dieses, vom Menschen bei der Lokomotion mit gestreckten Beinen verwendete, energiesparende Verfahren kann bei Vierbeinern jedoch nur bei Gangarten eingesetzt werden, bei denen jeweils zwei kontralaterale oder ipsilaterale Beine synchron bewegt werden⁶⁸. Statt dessen kann die dorsale Auslenkung aber auch durch ein Einknicken im Knie- bzw. Ellbogengelenk ausgeglichen bzw. klein gehalten werden (Abb. 5.23 b), wodurch sich jedoch eine Verkürzung des kraftübertragenden Lastarms ergibt. Da sich die Lastarmlänge bei der parasagittalen Beinstellung aus den addierten Längen des proximalen und des medialen Extremitätenabschnitts ergibt, ist der Lastarm auch dann noch groß genug, wenn er durch ein Einknicken im Knie- bzw. Ellbogengelenk verkürzt wird, so daß sich bei ausreichendem Bodenabstand keine Nachteile für die Effizienz der Fortbewegung ergeben.

Betrachtet man nun den Fall der Retraktion des proximalen Extremitätenabschnitts in der transversalen Ebene bei lateral abgespreizten und nach unten abgewinkelten Extremitäten (Abb. 5.24), rotiert der proximale Extremitätenabschnitt relativ zum Lokomotionssubstrat um den Unterstützungspunkt, während der mediale Abschnitt verdrillt wird und zusammen mit dem distalen Abschnitt stationär bleibt. Der kraftübertragende Lastarm ergibt sich bei senkrechter Stellung des medialen Extremitätenabschnitts aus der Länge des proxi-

malen Abschnitts. Schulter und Beckengürtel bewegen sich relativ zum Substrat auf einer Kreisbahn in Lokomotionsrichtung und werden dabei lateral ausgelenkt. Die geometrischen Zusammenhänge zwischen Schrittwinkel bzw. Schrittweite und lateraler Auslenkung entsprechen auch hier denen des Antriebsaspekts der Gürtelrotation (Antriebsaspekt a). Wie bei letzterem kann die laterale Auslenkung gering gehalten werden, ohne daß sich der kraftübertragende Lastarm verkürzt, indem der Schulter- bzw. Beckengürtel bei extenderter, craniolateral ausgerichteter Extremität in der Retraktionsphase so am Unterstützungspunkt vorbeigeführt wird, daß der Abstand zwischen letzterem und der gedachten Vortriebsgeraden etwa gleich bleibt. Da sich der Kraftübertragungsmechanismus des Antriebsaspekts der Retraktion des proximalen Extremitätenabschnitts in der transversalen Ebene mit dem der Gürtelrotation deckt, können die beiden Aspekte gut aufeinander abgestimmt und kombiniert werden. Dies ist bei der Retraktion des proximalen Extremitätenabschnitts in der parasagittalen Ebene nicht möglich. Je stärker die Extremitäten in der parasagittalen Ebene bewegt werden, um so weniger wirksam wird der Antriebsaspekt der Gürtelrotation. Da die Retraktionsebene des proximalen Extremitätenabschnitts bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion aufgrund der lateralen Ausrichtung der Schulter- und Hüftgelenkspfannen nur wenig von der transversalen Ebene abweicht, ist die vertikale Bewegungskomponente nur gering, so daß sie sich vernachlässigbar wenig auf die Fortbewegungsmechanik auswirkt. Entsprechend der unterschiedlichen Ausrichtung des Knie- und Ellbogengelenks weist das Schultergelenk nach caudolateral und das Hüftgelenk mehr nach craniolateral. Dadurch liegt der horizontale Aktionsradius des proximalen Abschnitts der Vorderextremität eher im caudolateralen und der der Hinterextremität mehr im craniolateralen Bereich.

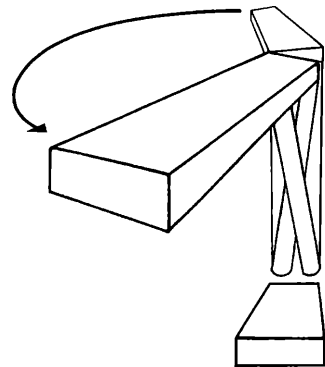


Abb. 5.24 Antriebsaspekt der Retraktion des proximalen Extremitätenabschnitts in der transversalen Ebene bei lateral abgespreizten und nach unten abgewinkelten Extremitäten (idealisierte linke Extremität von anterodorsal). Erläuterungen siehe Text.

⁶⁸ Um Mißverständnissen vorzubeugen, muß gesagt werden, daß eine Nutzung des Prinzips des umgekehrten Pendels nicht von einer Fortbewegung mit gestreckten Beinen abhängig ist. Die wechselseitige Umwandlung kinetischer Energie in potentielle Energie ist auf verschiedene Weisen möglich, etwa durch die Verwendung elastischer Elemente zur Energiespeicherung. So ist die Nutzung des Prinzips des umgekehrten Pendels sowohl bei quadrupeden als auch bei bipeden Landwirbeltieren mit oft sehr unterschiedlichen Fortbewegungsweisen weit verbreitet (CAVAGNA et al. 1977, ALEXANDER et al. 1979, 1982, ALEXANDER 1984, DIMERY & ALEXANDER 1985, PROSKE 1980, ENGLISH 1980, KER 1981, FARLEY & KO 1997, MEYERS & STEUDEL 1997).

c) Antrieb kann auch erzeugt werden, indem der proximale Extremitätenabschnitt bei lateral abgespreizten und nach unten abgewinkelten Beinen um seine Längsachse rotiert. Bei diesem von BARCLAY (1946) beschriebenen Antriebsaspekt dreht sich der mediale Abschnitt wie die Speiche eines Rades (siehe auch GRAY 1968, EDWARDS 1977, 1989, REWCASTLE 1980, 1981, 1983, PETERS & GOSLOW 1983, ASHLEY-ROSS 1994 a, 1995). Relativ zum Lokomotionssubstrat rotiert dieser in der parasagittalen Ebene um den Unterstützungspunkt, so daß der proximale Extremitätenabschnitt quer zu seiner Längsachse auf einer Kreisbahn in Lokomotionsrichtung bewegt und dabei nach dorsal ausgelenkt wird (Abb. 5.25). Damit der Bodenkontakt des flach aufliegenden distalen Extremitätenabschnitts während dieser Bewegung aufrechterhalten bleiben kann, muß der mediale Abschnitt gegen diesen abknickbar bzw. abbiegbar sein. Die günstigsten Kraftübertragungsverhältnisse ergeben sich bei dem besprochenen Antriebsaspekt bei quer zur Lokomotionsrichtung stehenden Drehachsen, wenn also der proximale Extremitätenabschnitt in einem Winkel von 90° vom Körper abgespreizt steht, und der distale Extremitätenabschnitt in Lokomotionsrichtung weist. Hierzu muß der mediale Extremitätenabschnitt in seiner Längsachse um 90° verdrillt (prontiert) sein. Je weiter der proximale Extremitätenabschnitt an den Körper angelegt wird, um so ungünstiger wird die Kraftübertragung in Lokomotionsrichtung (zu diesem Problem siehe auch EDWARDS 1977 u. ASHLEY-ROSS 1994 a, 1995). Der kraftübertragende Lastarm ergibt sich bei einer im rechten Winkel lateral abgespreizten Beinstellung aus der Länge des medialen Extremitätenabschnitts. Die geometrischen Zusammenhänge zwischen Schrittwinkel (hier Rotationswinkel) bzw. Schrittweite und dorsaler Auslenkung entsprechen denen der bisher dargelegten Antriebsaspekte. Die dorsale Auslenkung kann zwar hier ebenfalls durch das Einknicken des Knie- bzw. Ellbogengelenks ausgeglichen werden, doch erfolgt hierdurch eine Umlenkung der Bewegung des Becken- bzw. Schultergürtels nach lateral. Der Rotationswinkel darf daher nicht zu groß sein, um effektiv Vortrieb leisten zu können. Dies ist bei der Kinematik der Extremitätenbewegung der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion auch nicht der Fall. Während der Retraktion des proximalen Extremitätenabschnitts in der transversalen Ebene kann der Antriebsaspekt der Rotation um die Längsachse in der Mitte der Retraktionsphase am effizientesten eingesetzt werden, wenn der proximale Abschnitt quer zur Körperachse steht, und der mediale Abschnitt gegenüber diesem im rechten Winkel flektiert ist. Elektromyographische Untersuchungen von ASHLEY-ROSS (1995) an *Dicamptodon* (Salamandroidea) scheinen dies zu bestätigen.

Durch die unterschiedliche Ausrichtung des Knie- und Ellbogengelenks ist die Nutzbarkeit des besprochenen Antriebsaspekts bei den beiden Extremitätenpaaren verschieden. Während sich der proximale Abschnitt der Vorderextremität zu Beginn der Retraktionsphase gene-

rell in einer Supinationshaltung befindet, liegt bei dem proximalen Abschnitt der Hinterextremität eine mehr oder weniger stark ausgeprägte Pronationshaltung vor. Der proximale Abschnitt der Vorderextremität kann daher in einem größeren Winkel um seine Längsachse rotieren als der der Hinterextremität. Aus diesem Grund läßt sich die Rotation um die Längsachse des proximalen Elementes bei der Vorderextremität besser als Antrieb nutzen als bei der Hinterextremität. Für eine unterschiedliche Bedeutung des genannten Antriebsaspekts bei den beiden Extremitätenpaaren sprechen auch die experimentellen Ergebnisse von REWCASTLE (1981, 1983), PETERS & GOSLOW (1983) und ASHLEY-ROSS (1994 a, 1995).

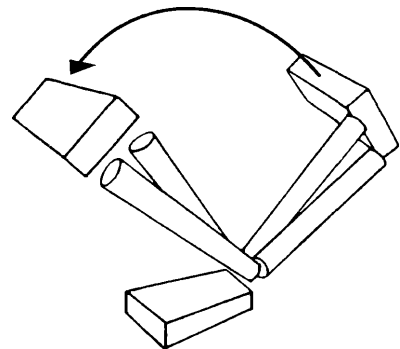


Abb. 5.25 Antriebsaspekt der Rotation um die Längsachse des proximalen Extremitätenabschnitts (idealisierte linke Extremität von anterodorsolateral). Erläuterungen siehe Text.

d) Damit durch die Extension des Knie- bzw. Ellbogengelenks Vortrieb in Lokomotionsrichtung erzeugt werden kann, muß der proximale Extremitätenabschnitt in einer bestimmten Weise ausgerichtet sein. Da die beiden Gelenke in verschiedene Richtungen zeigen, ist auch die Wirkungsweise dieses Antriebsaspekts bei der Vorder- und Hinterextremität verschieden (siehe oben). Um den Substratkontakt während der Extension aufrechtzuerhalten, muß jedoch der mediale Extremitätenabschnitt in beiden Fällen gegen den distalen abknickbar sein. Da die Zusammenhänge bei einer lateral abgespreizten Extremitätenstellung sehr komplex sind, soll zunächst der einfacher verständliche Fall einer parasagittalen Beinstellung betrachtet werden. Hierbei weist das Ellbogengelenk während der gesamten Retraktionsphase nach caudal und das Kniegelenk nach cranial. Trivialerweise müssen sich die Gelenke, bevor sie extendiert werden können, in einer flektierten Haltung befinden. Wenn das Aufpassen bei gestreckter bis leicht gebeugter Extremität erfolgt, wird das Ellbogengelenk flektiert, während der proximale Extremitätenabschnitt gleichzeitig retrahiert wird (Abb. 5.26 a). Erst wenn letzterer gegen Ende seiner Retraktionsphase nach cau-

dal weist, wirkt sich die anschließende Extension des Ellbogengelenks in Form einer cranioventral gerichteten Bodenreaktionskraft aus, die zu einer Vorwärtsbewegung führt. Dieser Vorgang kann außer bei zahlreichen Säugetieren auch bei Chamäleons beobachtet werden, die bekannterweise ihre Extremitäten während der Fortbewegung ebenfalls in der parasagittalen Ebene bewegen (zum Bewegungsablauf siehe PETERSON 1984, Fig. 6). Im Fall der Hinterextremitäten findet ein anderer Ablauf statt. Erfolgt hier das Auffußen bei gestreckter bis leicht gebeugter Extremität, wird das Kniegelenk flektiert, während sich der proximale Extremitätenabschnitt noch in einer nach cranioventral weisenden Position befindet (Abb. 5.26 b). Dieser wird erst dann retrahiert, wenn das Kniegelenk nach beendigter Flexion zu extendieren beginnt. Die Extension des Kniegelenkes erfolgt unter den genannten Bedingungen also gleichzeitig mit der Retraction des proximalen Extremitätenabschnitts, während das Ellbogengelenk hierbei gebeugt wird. Es ist zu beachten, daß die Extremität in den beiden dargestellten Fällen während eines einzelnen Beinbewegungszyklus jeweils zweimal gebeugt und gestreckt wird, einmal in der Retraktions- und einmal in der Protraktionsphase (biphasische Bewegungsfolge).

doch bei der Vorderextremität zu einer Verschlechterung des Antriebsaspektes der Retraction des proximalen Extremitätenabschnitts. Das Auffußen der Vorderextremität erfolgt vermutlich daher bei nahezu sämtlichen urodelen Amphibien und lacertilen Reptilien mit nur leicht flektiertem Ellbogengelenk.

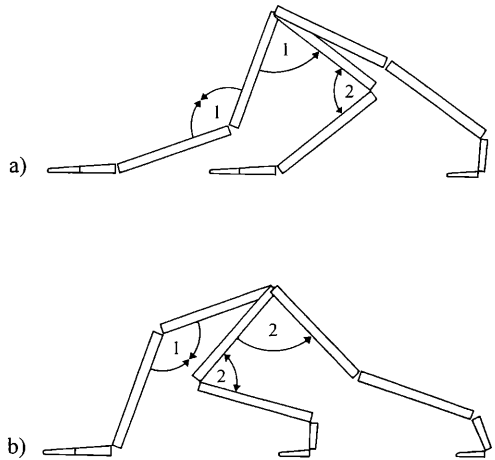


Abb. 5.26 Unterschiedliche Kinematik der beiden Extremitätenpaare bei der Flexion und Extension des medialen Extremitätenabschnitts gegenüber dem proximalen Abschnitt (idealisierte Extremitäten von lateral): a) Vorderextremität, b) Hinterextremität. Die Zahlen geben die Reihenfolge der mit Pfeilen angezeigten Bewegungen an. Weitere Erläuterungen siehe Text.

Die am Beispiel einer parasagittalen Beinstellung erläuterten Zusammenhänge stellen sich bei einer lateral abgespreizten Beinstellung prinzipiell gleich dar, doch sind sie hier durch die dreidimensionale Bewegungsführung von anderen Parametern überlagert und daher nicht so leicht zu erkennen. Da die Gelenkachse des Knie- bzw. Ellbogengelenks bei einer lateral abgespreizten Beinstellung während der transversalen Retraction des proximalen Extremitätenabschnitts und der gleichzeitigen Rotation um dessen Längsachse kontinuierlich ihre Ausrichtung ändert (siehe oben u. Abb. 5.17), steht diese nur gegen Ende der Retraktionsphase so zur Lokomotionsrichtung, daß durch die Extension des Gelenks Bodenreaktionskräfte in Vortriebsrichtung erzeugt werden können. Da sich das Ellbogengelenk ohnehin erst zu diesem Zeitpunkt zu strecken beginnt, kann, wie bei der parasagittalen Beinstellung, während der gesamten Extensionsphase Vortrieb erzeugt werden. Dies ist bei der Hinterextremität nicht der Fall. Da sich das Kniegelenk gleichzeitig mit der Retraction und Pronation des proximalen Extremitätenabschnitts streckt, gerät die Gelenkachse bei einer lateralen Beinstellung erst gegen Ende der Extensionsphase in eine günstige Position, um Bo-

Erfolgt das Auffußen nicht mit gestreckter, sondern mit stark flektierter Extremität (etwa 90° im Ellbogengelenk), weist der proximale Extremitätenabschnitt im Fall der Vorderextremität schon zu Beginn der Retraktionsphase nach caudoventral. Dadurch kann dieser zwar nur noch wenig retrahiert werden, so daß dessen Antriebsbeitrag gering ist, doch kann nun die Extension des Ellbogengelenks schon zu Beginn der Retraktionsphase erfolgen und Vortrieb erzeugen. Dieser Bewegungsablauf kann bei vielen Säugetieren beobachtet werden, etwa bei *Didelphis* (zum Bewegungsablauf siehe JENKINS 1971, Fig. 2). Erfolgt das Auffußen bei der Hinterextremität mit stark flektiertem Kniegelenk (etwa 90°), weist der proximale Extremitätenabschnitt nach cranial und der mediale Abschnitt nach ventral (etwa bei Krokodilen in parasagittaler Beinstellung: zum Bewegungsablauf siehe SCHAEFFER 1941 b, BRINKMAN 1980 a, GATESY 1990, 1991, 1997). Aus dieser Haltung muß nur eine leichte weitere Flexion des Kniegelenks erfolgen, damit die Extremität in eine Position gerät, aus der der proximale Extremitätenabschnitt retrahiert und das Kniegelenk gleichzeitig extendiert werden kann. Ist das Kniegelenk beim Auffußen so stark gebeugt (über 90°), daß der mediale Extremitätenabschnitt nach caudoventral zeigt, kann dieser Bewegungsablauf sogar unmittelbar erfolgen. Die Flexion des Kniegelenks findet in diesem Fall also ausschließlich während der Protraktionsphase und dessen Extension in der Retraktionsphase statt (monophasischer Bewegungszyklus). Es zeigt sich also, daß der Anteil des Antriebsaspektes der Knie- bzw. Ellbogengeneration an der Gesamtretraktionsphase unter den genannten Bedingungen durch eine stärkere Beugung der Gelenke beim Auffußen vergrößert werden kann. Im Gegensatz zur Hinterextremität führt dies je-

denreaktionskräfte in Vortriebsrichtung zu erzeugen. Im Fall der Hinterextremität kann der Antriebsaspekt der Extension des Kniegelenkes mit zunehmend parasagittaler Beinstellung und/oder durch eine stärkere Beugung beim Aufußern verbessert werden. Eine weitere Möglichkeit, die Gelenkachse über einen längeren Zeitraum in eine günstige Extensionsposition zu bringen, ist nach REWCASTLE (1980, 1981, 1983) bei den Hinterextremitäten rezenter Lacertilien verwirklicht, bei denen die Kniegelenkachse nicht in einem Winkel von 90° zur Längsachse des proximalen Extremitätenabschnitts verläuft, sondern schräg ausgerichtet ist.

e) Als letztes Glied der kinematischen Kette muß der Antriebsaspekt der Extension des distalen Extremitätenabschnitts im Zusammenhang mit den vorangegangenen Antriebsaspekten betrachtet werden. Obwohl der distale Extremitätenabschnitt auch bei einer lateral abgespreizten Beinstellung während der gesamten Retraktionsphase etwa in Lokomotionsrichtung ausgerichtet ist, können durch dessen Extension erst dann Bodenreaktionskräfte in Vortriebsrichtung erzeugt werden, wenn die restliche Extremität am Ende der Retraktionsphase etwa nach caudolateral weist (Abb. 5.17 c). Um den Bodenkontakt während der Extensionsbewegung beibehalten zu können, muß der distale Extremitätenabschnitt eine Knickstelle bzw. eine Biegezone aufweisen, die es erlaubt, den proximalen Teil des Abschnitts anzuheben, während der distale Teil dem Substrat flach aufliegen bleibt. Diese Voraussetzung muß sowohl bei einer parasagittalen als auch bei einer lateral abgespreizten Beinstellung erfüllt sein. Um den betrachteten Antriebsaspekt effektiv nutzen zu können, muß der distale Extremitätenabschnitt als kraftübertragender Lastarm eine ausreichende Länge und Stabilität aufweisen. Da dies jedoch bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion nicht der Fall ist, ist hier der Antriebsbeitrag, der durch die Extension des distalen Extremitätenabschnitts geleistet werden kann, vernachlässigbar gering.

Bei der bis hierhin erfolgten Darstellung der Antriebsaspekte wurde noch nicht die jeweils beteiligte Muskulatur angesprochen. Da sich die Kontraktion bestimmter Muskelgruppen gleichzeitig auf verschiedene Antriebsaspekte auswirkt, kann deren Wirkungsweise nur im Zusammenhang mit der Gesamtkinematik der Fortbewegung verstanden werden. Beim Antriebsaspekt der lateralen Körperbiegung besteht kein Zweifel, daß die krafterzeugende Struktur die Axialmuskulatur ist, unklar ist jedoch, welche der axialen Muskelgruppen für die beobachtbare Körperkrümmung verantwortlich sind. Bislang bestand der Konsensus, daß laterale Körperbiegungen im wesentlichen von der epaxialen Muskulatur verursacht werden. Diese auf rein anatomischer Grundlage stehende Einschätzung wurde jedoch nie überprüft. Erst in den letzten Jahren wurden elektromyographische Messungen bei verschiedenen Tiergruppen durchgeführt. Erwartungsgemäß sollte die Aktivität der epaxialen Muskulatur einer Körperhälfte immer dann meßbar

sein, wenn die betreffende Körperseite von einer maximal konvexen in eine maximal konkave Krümmung gebeugt wird, und sich die kontralaterale Hinterextremität in der Retraktionsphase befindet. Während die elektromyographischen Ergebnisse im Fall der bislang untersuchten Schlangen und urodelen Amphibien die Erwartungen bestätigen (JAYNE 1988 a, b, FROLICH & BIEWENER 1992), scheinen sie im Fall der untersuchten lacertilen Reptilien gegen eine maßgebliche Beteiligung der epaxialen Muskulatur an der Erzeugung lateraler Körperbiegungen zu sprechen (RITTER 1995, 1996). Bei diesen sei die epaxiale Muskulatur jeweils auf der sich streckenden Körperseite aktiv, so daß eine Synchronisation mit der ipsilateralen Hinterextremität vorläge. Da letzteres nach den Untersuchungen von NASSAR & CARRIER (1992) bei Hunden ebenfalls der Fall sein soll, und diese bekannterweise während der Fortbewegung vernachlässigbar geringe laterale Körperbiegungen aufweisen, schließt RITTER (1995), daß die epaxiale Muskulatur bei Säugetieren und Reptilien der Stabilisierung des Rumpfes dient und bei Reptilien nicht für die beobachtbaren lateralen Körperbiegungen verantwortlich ist (zur stabilisierenden Rolle der epaxialen Muskulatur bei Säugetieren siehe auch CARLSON et al. 1979, ENGLISH 1980, THORSTENSON et al. 1981). Diese würden, wie elektromyographische Untersuchungen zeigen sollen (RITTER 1996), statt dessen von bestimmten hypaxialen Muskelgruppen erzeugt werden. Da die laterale Körperbiegung bei den bisher untersuchten Amphibien dagegen von der epaxialen Muskulatur erzeugt wird, handele es sich bei der für Reptilien angenommenen Situation um eine „Schlüsselinnovation“ in der Evolution der Amnioten. Der Umstand, daß sich Schlangen mit Hilfe der epaxialen Muskulatur fortbewegen, wird danach als Neuentwicklung angesehen.

Die von RITTER (1996) vollzogenen Schlüsse stellen starke Verallgemeinerungen dar, die meiner Meinung nach auf der Grundlage des derzeitigen Kenntnisstands der muskulären Zusammenhänge und der wenigen verfügbaren experimentellen Daten viel zu weit gehen. Sie stellen auch nur eine der möglichen Deutungen dar. Eine gewisse Skepsis ist vor allem deshalb angebracht, weil elektromyographische Untersuchungen an *Sceloporus* (Iguanidae) (REILLY 1995) den von RITTER (1995, 1996) an *Varanus* (Varanidae) und *Iguana* (Iguanidae) gewonnenen Ergebnissen zu widersprechen scheinen, denn bei *Sceloporus* wurde eine kontralaterale Synchronisation der epaxialen Muskulatur mit der retrahierenden Hinterextremität festgestellt. RITTER setzt sich jedoch in den genannten Arbeiten vermutlich in Unkenntnis der REILLYschen Untersuchungen - nicht mit dieser Diskrepanz der Ergebnisse auseinander. Es darf hierbei auch nicht vergessen werden, daß die bei elektromyographischen Untersuchungen gemessenen Erregungsmuster der einzelnen Muskelgruppen nicht unmittelbar interpretierbar sind, sondern bestimmten Bewegungen zugeordnet werden müssen. Der Nachweis einer Muskelaktivität zu einem bestimmten Zeitpunkt sagt allein noch nichts dar-

über aus, was durch sie bewirkt wird. GATESY (1997, S. 208), der elektromyographische Untersuchungen an der Hinterextremität von *Alligator* durchführte, scheint sich dieser Problematik bewußt zu sein: „It must be stressed that a muscle's activity pattern does not conclusively delineate its function, but does help limit the interpretation of its possible contribution.“ Auf Probleme bei der Zuordnung von Erregungsmustern zu bestimmten Bewegungen weist auch ASHLEY-ROSS (1995, S. 278) bei ihren Untersuchungen an der Hinterextremität von Salamandern hin: „Because of this capacity [der Extremitätenmuskeln d.A.] to effect different combinations of joint movements, it is difficult to predict with certainty what their functions and activity patterns are during locomotion [...]. Additionally, the contraction characteristics of salamander limb muscles are almost entirely unknown, which makes predicting the electrical activity period required to produce given contraction kinetics difficult.“ Die Beurteilung des Zusammenhanges zwischen den Messungen und dem, was lokomotorisch stattfindet, wird dadurch erschwert, daß bei einer komplexen Bewegung in der Regel mehrere Muskelgruppen gleichzeitig aktiv sind (dazu können auch solche gehören, deren Aktivität gerade nicht überprüft wird), und diese sich in ihrer Wirkung gegenseitig beeinflussen. Das heißt, um Erregungsmuster überhaupt interpretieren zu können, muß schon eine gewisse Vorstellung von den mechanischen Zusammenhängen bestehen. Diese sollte der methodischen Transparenz willen in Form einer Theorie gefaßt sein, auf die dann bei der Interpretation explizit Bezug genommen werden kann. Dies ist jedoch leider bei den allerwenigsten der mir bekanntesten Arbeiten der Fall, da bei naturalistischen Ansätzen nicht die Notwendigkeit gesehen wird, den verwendeten Modellstandard zu reflektieren (siehe Kapitel 1.1). Im allgemeinen werden die Muskeln von Wirbeltieren nach wie vor in der Tradition BORELLI (1680, 1681), meist ohne sich des Modellstatus dieser Prämisse bewußt zu sein, stillschweigend als in die Skelettmechanik integrierte Zugaggregate aufgefaßt (im Gegensatz zu dieser Auffassung siehe W.F. GUTMANN 1968, 1971 und W.F. GUTMANN & BONIK 1981 b, W.F. GUTMANN & PETERS 1985). Gerade dies kann jedoch schon deshalb kein adäquates Modell für die Wirkungsweise der sogenannten „Skelettmuskulatur“ sein, da Muskeln, wie im vorangegangenen Kapitel ausführlich erläutert, nicht nur Zugkräfte auf Skelettelemente übertragen, sondern durch ihre bei der Kontraktion auftretende Verdickung auch Druck weiterleiten und zudem als hydraulische Widerlager genutzt werden. Um die Fortbewegungsmechanik der Tetrapoden besser verstehen zu können, müßte eine Theorie ausgearbeitet werden, die das prinzipielle Zusammenspiel des Skeletts, der Muskulatur und der Spannungsstrukturen als Bestandteile der kohärenten Gesamtkonstruktion unter Berücksichtigung hydraulischer Gesichtspunkte auf der Modellebene reproduzierbar macht. Auf diese Weise wären auch elektromyographische Meßergebnisse besser interpretierbar. Es muß hier jedoch zugegeben werden, daß bis zur Formulierung

einer solchen Theorie, trotz aller Erkenntnisfortschritte, noch ein weiter Weg vor uns liegt.

Für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion wird angenommen, daß laterale Körperbiegungen im wesentlichen von der epaxialen Muskulatur und der Rumpfsseitenwandmuskulatur erzeugt werden und daß diese Muskelgruppen, wie in Kapitel 5.3.2 ausgeführt, den Rumpf gleichzeitig hydraulisch stabilisieren. Dabei müssen die muskulären Kammern so angeordnet und gestaltet sein, daß sie beim Prallwerden eine Dorsalflexion verhindern, gleichzeitig aber die Erzeugung lateraler Körperbiegungen zulassen. Die Einengung bzw. Engführung des Bewegungsspielraums wird somit nicht allein von den Skelettelementen bestimmt, sondern ergibt sich aus dem Zusammenwirken der hydraulischen Muskelkammern, der septalen Verspannung und den darin integrierten Skelettelementen. Außerdem wirkt die Axialmuskulatur bei der Erzeugung lateraler Körperbiegungen eher indirekt über die Vermittlung der septalen Spannungsstrukturen und die hydraulischen Polster auf die Skelettelemente, wie dies für die Mehrzahl der rezenten Fische (siehe auch WESTNEAT et al. 1993) und die urodelen Amphibien angenommen werden muß. Bei Fischen mit einem stark ausgebildeten Skelettrahmen und bei Reptilien kann die Axialmuskulatur dagegen in starkem Maße direkt auf die Skelettelemente übertragen werden (siehe auch W.F. GUTMANN 1971, W.F. GUTMANN & BONIK 1981 b), wobei aber auch hier der hydraulische Charakter der Konstruktion nicht völlig verloren geht.

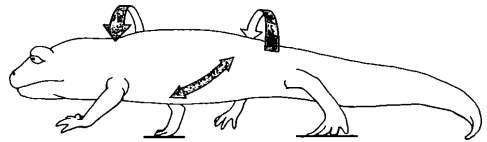


Abb. 5.27 Verwindung des Rumpfes während der Lokomotion eines Salamanders in einer Zweibeinkontaktphase. (Umgezeichnet nach CARRIER 1993).

Im Zusammenhang mit der muskulären Stabilisierung des Rumpfes muß noch erwähnt werden, daß während der Fortbewegung Kräfte auftreten, die den Körper verwinden, da während des Lokomotionszyklus mindestens ein Bein vom Boden abgehoben ist. Dieser Effekt wirkt sich am stärksten in Phasen kontralateraler Zweibeinkontakte aus, wie sie bei Trabgangarten auftreten (Abb. 5.27). Einer Verwindung kann durch die Kontraktion von schräg zur Körperlängsachse verlaufenden Muskelgruppen der Rumpfsseitenwand entgegengewirkt werden. Elektromyographische Untersuchungen an rezenten urodelen Amphibien und lacertilen Reptilien zeigen, daß die beiden in craniodorsaler Richtung verlaufenden Muskelgruppen einer Körperseite (bei urodelen Amphibien *Mm. obliqui externi superfacilis et profundus*) während der Lokomotion gleichzeitig mit den bei-

den cranioventral ausgerichteten Muskelgruppen (bei urodelen Amphibien *M. obliquus internus* u. *M. transversalis*) der gegenüberliegenden Körperseite aktiv sind (CARRIER 1990, 1993). Wenn beispielsweise die linke Vorderextremität und die rechte Hinterextremität während einer Zweibeinkontaktphase vom Boden abgehoben sind, kontrahiert die von caudoventral nach craniodorsal verlaufende Muskulatur der rechten Körperseite zusammen mit der in cranioventraler Richtung verlaufenden Muskulatur der linken Körperseite. Auf diese Weise kann einer Torsion des Rumpfes entgegengewirkt werden. Inwieweit hierbei die Bauchcoelomkammer unter Druck gesetzt wird, wurde von CARRIER (1990, 1993) nicht thematisiert. Möglicherweise spielen auch hier hydraulische Aspekte eine Rolle. Aufgrund der dargestellten Torsionsproblematik muß auch für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion eine lagig aufgebaute Rumpfsseitenwandmuskulatur mit wechselnder, schräg zur Körperlängsachse verlaufender Ausrichtung angenommen werden, wie sie bei rezenten Tetrapoden vorliegt.

Viel stärker als im Fall der Rumpfbeweglichkeit ergeben sich die mechanischen Limitationen bei den Extremitäten im wesentlichen aus dem Zusammenwirken der Skelettelemente. Hier sind es die Gelenke und Bänder die maßgeblich die Freiheitsgrade bestimmen⁶⁹ (HAINES 1942, 1946, 1952, REWCASTLE 1980, LANDSMEER 1981, 1983, MÜLLER 1982, KUMMER 1985, MENSCHIK 1987, WINK et al. 1989, MULLER 1993 a, b). Trotzdem kann auch im Fall der Extremitäten nicht von einer reinen Hartteilmechanik ausgegangen werden. Es kann kein Zweifel daran bestehen, daß Muskeln schon allein durch ihre körperliche Ausdehnung und ihre Inkompressibilität Bewegungsmöglichkeiten einengen, etwa bei der Flexion des Knie- oder Ellbogengelenks, bei der ein skelettaler Gelenkansschlag gar nicht erst auftritt, weil die Muskelkammern des Ober- und Unterschenkels bzw. des Ober- und Unterarms bei der Beugung gegeneinander gedrückt werden und dadurch die weitere Flexion des Gelenks verhindern (dies läßt sich leicht am eigenen Körper ausprobieren). Außerdem spricht vieles dafür, daß die Muskelkammern stabilisierend auf die Gelenke wirken, und daß die Bänder, wenn auch zum größten Teil, nicht allein die Freiheitsgrade bestimmen. Dies wird auch durch eine Äußerung MÜLLERS (1993 a, S. 217), der die Kreuzbänder an Kniegelenken verschiedener Säugetiere und bei einer Vogelart untersucht hat,

deutlich: „The cruciate ligaments cannot alone stabilize the knee joint over the whole range of movement. Additional structures are necessary. A three-dimensional representation of the knee joint, including also the collaterals (and eventually also other ligaments, the menisci and the muscles) may give insight in the requirements which are needed to obtain a full stabilization of the joint (see also Müller, 1983: 29 and following).“ Möglicherweise entspricht die Muskulatur den Anforderungen der gesuchten zusätzlichen Struktur. Zum einen können die Bänder durch die Zugwirkung der Muskeln so gestrafft werden, daß Freiheitsgrade unterdrückt werden, zum anderen kann eine Stabilisierung des Gelenks durch die bei der Muskelkontraktion auftretende Querschnittszunahme über den hydraulischen Druck quer zur Kontraktionsrichtung erfolgen. Es muß davon ausgegangen werden, daß die Muskulatur, ähnlich wie in Kapitel 5.3.2 für die Rumpfmuskulatur und das Rumpfskelett gezeigt (Abb. 5.15), unter Belastung der Extremität Druckkräfte aufnimmt und damit das Extremitätenskelett entlastet. Auch wenn mir hierfür zur Zeit keine Daten vorliegen, so möchte ich doch die Prognose stellen, daß, wie im Fall der Wirbelsäule (Kapitel 5.3.2), auch bei der Extremität eine Diskrepanz zwischen den auf der Basis einer Mechanik starrer Teile berechneten Belastungsgrenzen und den in vitro gemessenen Werten auftreten wird. Anders als bei einer reinen Skelettmechanik wird die Tetrapodenextremität in der hier vorliegenden Arbeit als hydraulische Hülle-Füllungs-Konstruktion betrachtet, die die bei der Lokomotion auftretenden Kräfte in ihrer kohärenten Gesamtheit über die verspannenden und umhüllenden Strukturen und die darin eingeschlossene inkompressible Füllung zusammen mit den integrierten Versteifungselementen aufnimmt. Die gesamte Extremität wird also als eine hydrostatische Einheit verstanden. Es sei hierbei noch erwähnt, daß die Extremitätenknochen selbst offenbar durch ihre Füllung (Knochenmark) hydraulisch stabilisiert werden (SWANSON & FREEMAN 1966, MAYER et al. 1972, DRAENERT 1986).

Fundierte Kenntnisse über die Gelenkmechanik liegen überwiegend von der menschlichen Extremität vor (HULTKRANTZ 1897, FICK 1911, Barnett et al. 1961, MÜLLER 1983, KUMMER 1985, PLATZER 1986, MENSCHIK 1987 u.v.a.). Recht gut untersucht ist auch die Gelenkmechanik bei anderen Säugern, insbesondere bei Haustieren (HULTKRANTZ 1897, HAINES 1942, 1946, MULLER 1993 a, b u.v.a.). Schon weniger gut untersucht als bei diesen sind die Verhältnisse bei Vögeln und Reptilien (HULTKRANTZ 1897, SY 1936, HAINES 1942, 1946, 1952, REWCASTLE 1980, LANDSMEER 1981, 1983 u.a.). Bei den Amphibien liegen schließlich nur sehr unzureichende Kenntnisse zur Gelenkmechanik vor (HULTKRANTZ 1897). Bei HAINES (1942, 1946) finden sich ein paar kurze Informationen zum Kniegelenk von *Megalobatrachus*, *Salamandra* und *Rana* sowie zum Ellbogen- und Handgelenk von *Salamandra*, *Necturus* und *Cryptobranchus*, die jedoch für eine biomechanische Analyse zu wenig ins Detail gehen. Insgesamt

⁶⁹ Es sei hier vermerkt, daß die Gelenkform häufig mehr Freiheitsgrade zuläßt (etwa im Skelettpräparat) als beim lebenden Organismus tatsächlich nachweisbar sind. KUMMER (1985) weist darauf hin, daß die Fingergelenke morphologisch wie Kugelgelenke aufgebaut sind, diese aber durch den Bandapparat auf nur einen Freiheitsgrad festgelegt werden, wodurch sie in vivo Scharniergelenken entsprechen. Die Beweglichkeit der Gelenke fossiler Organismen kann daher nur sehr grob eingeschätzt werden, solange keine Rekonstruktion des Bandapparates vorliegt. Dies ist leider überwiegend der Fall (siehe Kapitel 5.2).

scheinen die Gelenke der oberen Extremität (Schulter- u. Hüftgelenk, Ellbogen- u. Kniegelenk) wesentlich besser untersucht zu sein als die der unteren. Vermutlich sind die mechanischen Freiheitsgrade zumindest bei urodelen Amphibien vor allem im proximalen Bereich des distalen Extremitätenabschnitts (Hand- bzw. Fußwurzel) viel höher als bei Säugetieren, Vögeln und Reptilien (siehe SCHAEFFER 1941 b), bei denen im Gegensatz zu ersteren distinkte Gelenke vorliegen, deren Bewegungsmöglichkeiten durch die geringe Zahl der gelenkig miteinander verbundenen Skelettelemente, die Gelenkform und die Bänder stark enggeführt sind. Beim Ellbogengelenk von *Salamandra* finden sich nach HAINES (1946) keine distinkten Kolateralbänder. Möglicherweise spielt eine muskuläre Stabilisierung der Extremität bei urodelen Amphibien eine größere Rolle als bei den anderen Tetrapoden.

Bei der nun folgenden Darstellung der für die Antriebsaspekte (b-e) der Extremität verantwortlichen Muskulatur ist es notwendig, die Bewegungsführung durch die Bänder und Gelenke mitzureflectieren. Wie schon erwähnt, kann die Wirkungsweise der entsprechenden Muskelgruppen nur im Zusammenhang mit der Gesamtkinematik der Extremität betrachtet werden, da sich die Kontraktion bestimmter Muskeln gleichzeitig auf mehrere Antriebsaspekte auswirkt. Dies gilt insbesondere für Extremitätenmuskeln, die mehr als ein Gelenk überbrücken, was besonders bei der Hinterextremität auftritt. Hierbei ist es äußerst schwierig, Bewegungen vorherzusagen, da sich die Kontraktion der betroffenen Muskeln bei verschiedenen Gelenkstellungen unterschiedlich auswirken kann. Entsprechend schwierig ist es daher auch, Erregungsmuster bestimmten Bewegungen zuzuordnen. Bislang sind elektromyographische Untersuchungen an Formen, die sich mit lateral ausgestellten Extremitäten fortbewegen, ohnehin äußerst selten. Einschränkung kommt hinzu, daß diese, mit Ausnahme der an der Vorderextremität von Waranen vorgenommenen Messungen (JENKINS & GOSLOW 1983), allein die Hinterextremität betreffen (PETERS & GOSLOW 1983, ASHLEY-ROSS 1995, REILLY 1995). Die elektromyographische Datenbasis für die Vorderextremität von „Spreizgängern“ ist daher äußerst gering, und eine Übertragung der an den Hinterextremitäten gewonnenen Erkenntnisse ist nicht unmittelbar möglich, weil sich die beiden Extremitätenpaare, wie anfangs gezeigt, sowohl in ihrer Wirkungsweise (Lage zum Körperschwerpunkt, Antriebsbeitrag usw.) als auch in ihrer Kinematik (Ausrichtung des Knie- und Ellbogengelenks) voneinander unterscheiden. Bei Säugetieren, die sich mit parasagittaler Beinstellung fortbewegen, sind Unterschiede im Erregungsmuster zwischen der Vorder- und Hinterextremität elektromyographisch nachweisbar (TOKURIKI 1973 a, b, 1974). Diese werden mit der Aufgabenteilung der beiden Extremitätenpaare in Verbindung gebracht.

Die Verschiedenheit der Vorder- und Hinterextremität drückt sich auch in der Muskelausstattung und in

der Struktur der Gelenke aus. Ob sich die feststellbaren Unterschiede in der Beweglichkeit der Gelenke zwischen den beiden Extremitätenpaaren bei allen Tetrapoden auf einen so einfachen Nenner bringen lassen, wie es in folgendem Zitat von RACKOFF (1980, S. 256) dargestellt wird, ist in dieser allgemeinen Fassung jedoch zu bezweifeln: „One of the striking aspects of tetrapod limb design is the contrasting pattern of joint mobility in the fore and hind limbs. The elbow is capable of rotation as well as flexion, whereas the wrist is a simple hinge. Exactly the opposite is true of the hind limb, where the ankle is the rotary joint and the knee the hinge joint.“ Es muß hierbei bedacht werden, daß die Gelenkmechanik, wie oben erwähnt, bei der Mehrzahl der rezenten Tetrapoden, insbesondere bei Reptilien und Amphibien, gar nicht ausreichend untersucht ist. Außerdem weichen zahlreiche der bislang untersuchten Formen von dem von RACKOFF (1980) beschriebenen Muster ab. So finden im Handgelenk von Waranen nach LANDSMEER (1981, 1983) neben Extensions- und Flexionsbewegungen auch Rotationen um die Extremitätenlängsachse statt. Dies scheint nach HAINES (1946) auch für zahlreiche andere Reptilien zu gelten. Anders als beim Ellbogengelenk zahlreicher rezenter und fossiler Tetrapoden (etwa beim Menschen oder dem karbonischen *Eryops*), bei denen das Humero-Ulnar-Gelenk eher einem Scharniergelenk entspricht und die Rotation um die Extremitätenlängsachse im Humero-Radial-Gelenk erfolgt, finden bei Waranen bei beiden der genannten Gelenke im wesentlichen nur Flexions- und Extensionsbewegungen statt. Dies gilt auch für einen großen Teil der Tiergruppen mit parasagittaler Beinstellung, insbesondere für Huftiere, bei denen Rotationen um die Extremitätenlängsachse aus lokomotorischen Gründen sowohl im Handgelenk als auch im Ellbogengelenk unterbunden sind. Schliefer (Hyracoidaea) sind dagegen zu Rotationsbewegungen um die Extremitätenlängsachse im Carpalbereich fähig (FISCHER 1986). Das gleiche gilt für Chamäleons (STARCK 1979). Bei den Hinterextremitäten erfolgt die Rotation in beiden Fällen intratarsal, wie bei zahlreichen Lacertiliern und Krokodilen, deren Tibia und Fibula fest mit dem Tarsus verbunden sind (VIALLETON 1924, HAINES 1942, BRINKMAN 1980 a, b, REWCASTLE 1980, 1983 u.a.). Bei säugetierähnlichen Reptilien (Therocephalia) scheint das Kniegelenk neben Flexions- und Extensionsbewegungen auch zu Rotationen im Femoro-Fibular-Gelenk fähig gewesen zu sein (KEMP 1978, 1985).

Die aufgeführten Beispiele, zu denen noch zahlreiche andere genannt werden könnten, zeigen, daß die Gelenkmechanik, bezogen auf die Rotationsfähigkeit des Knie- bzw. Ellbogengelenks einerseits und des Fuß- bzw. Handgelenks andererseits, bei den Tetrapoden keinesfalls einheitlich ist. Allgemein weist das Ellbogengelenk jedoch größere Freiheitsgrade auf als das Kniegelenk. Durchgängig scheint auch bei allen Tetrapoden das Femoro-Tibial-Gelenk und das Humero-Ulnar-Gelenk im wesentlichen auf Flexions- und Extensionsbe-

wegungen eingeschränkt zu sein, auch wenn hier in geringem Maße bei vielen Formen ebenso Rotationsbewegungen um die Extremitätenlängsachse möglich sind, etwa bei Krokodilen (HAINES 1942, WINK et al. 1989) und vielen Säugetieren (MÜLLER 1983, MENSCHIK 1987, WINK et al. 1989). Bei der Vorderextremität ist es also das posteriore Element des medialen Extremitätenabschnitts, das mit dem proximalen Element ein scharnierähnliches Gelenk bildet, während es bei der Hinterextremität das anteriore Element ist. Durch die unterschiedliche Ausrichtung des Knie- bzw. Ellbogengelenks befinden sich die beiden genannten Elemente (Ulna und Tibia) im Stand in einer mesialen Position zum Körper, während die beiden anderen Elemente des medialen Extremitätenabschnitts (Radius und Fibula) jeweils lateral liegen⁷⁰. Dieser Zusammenhang wird noch einmal in Kapitel 5.5 aufgegriffen werden.

Betrachtet man nun die Muskularisierung der beiden Extremitätenpaare verschiedener Tetrapodenformen, die eine lateral abgепreizte Beinstellung aufweisen (Abb. 5.28), so fällt auf, daß im Fall der Vorderextremität die Mehrzahl der vom Körper auf die Extremität ziehenden Muskelgruppen gelenkfern ihren Ursprung nehmen und gelenknah am proximalen Skelettelement (Humerus) ansetzen (*M. procoracohumeralis* [acromialis], *M. dorsalis scapulae* [deltoideus], *M. latissimus dorsi* [dorsohumeralis], *M. subcoracoscapularis* [subscapularis], *M. supracoracoideus*, *M. pectoralis*), während bei der Hinterextremität die Mehrzahl der Muskelgruppen gelenknah am Körper ansetzt und gelenkfern am Extremitätenskelett inseriert (*M. pubotibialis*, *M. puboischiotibialis*, *M. ischioflexorius*, *M. pubifemoralis*, *Mm. puboischiofemorales internus et externus*, *M. iliobtibialis*, *M. iliofemoralis*, *M. iliofibularis*). Dabei überspannen die genannten Muskelgruppen im Fall der Vorderextremität, abgesehen von einem Zweig eines einzigen Muskelstranges, nur ein

⁷⁰ Es muß hierbei noch erwähnt werden, daß es eine starke Vereinfachung darstellt, das Kniegelenk als Scharniergelenk zu betrachten, da sich die Gelenkachse durch die Roll-Gleit-Bewegung der Gelenkflächen kontinuierlich verlagert, so daß das Gelenk nicht wie bei einem Scharnier auf nur einen einzigen Freiheitsgrad festgelegt ist. Das Kniegelenk entspricht dagegen im technischen Sinne einem stufenlosen Getriebe (MENSCHIK 1987), dessen Bau es ermöglicht, daß eine Extension aus flektierter Haltung über die gesamte Streckphase mit annähernd gleicher Muskelkraft erfolgen kann. Die in der Literatur häufig zu findende Aussage, das Kniegelenk sei ein einfaches Scharniergelenk, ist daher genaugenommen nicht zutreffend. Ebenso unzutreffend ist auch die Analogisierung des Schulter- bzw. Hüftgelenkes mit einem Kugelgelenk, denn die Gelenkflächen von Gelenkpfanne und Gelenkkopf sind nicht kongruent. Geometrisch entspricht der Gelenkkopf einem hyperbolischen, die Gelenkpfanne einem elliptischen Rotationskugelkonchoid, die einander fokal zugeordnet sind (MENSCHIK 1987). Darum wird es hier als sinnvoller erachtet, im Fall einer vereinfachten mechanischen Betrachtungsweise - die für bestimmte Fragestellungen durchaus zulässig ist - von kugelgelenkähnlichen bzw. scharnierähnlichen Gelenken zu sprechen.

Gelenk, das Schultergelenk⁷¹, während es bei der Hinterextremität zum Teil zwei und mehr Gelenke sind, die von diesen überbrückt werden (*M. pubotibialis*, *M. puboischiotibialis*, *M. ischioflexorius*, *M. iliobtibialis*, *M. iliofibularis*). Die genannten Unterschiede in der Muskularisierung der beiden Beinpaare sowie die bereits aufgeführten Unterschiede in den Hebelverhältnissen, der Kinematik der Retraktionsphase, der Gelenkmechanik, der Ausrichtung des Knie- und Ellbogengelenks und die Aufgabenteilung der Extremitäten können nicht folgenlos für die Effizienz der Antriebsaspekte und deren Zusammenwirken sein. Die Darstellung der Extremitätenmuskulatur der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion im Zusammenhang mit den Antriebsaspekten erfolgt daher bei den beiden Beinpaaren getrennt⁷².

Die Retraktion des proximalen Extremitätenabschnitts (Antriebsaspekt b) erfolgt bei der Vorderextremität im wesentlichen durch die Aktion zweier körperparallel verlaufender Muskelgruppen (Retraktoren), einer dorsalen und einer ventralen, die gelenknah am proximalen Skelettelement (Humerus) ansetzen und caudal vom Schultergelenk gelenkfern auf den Rumpf ziehen (Bei rezenten Tetrapoden: *M. latissimus dorsi* [dorsohumeralis] u. *M. pectoralis*). Da das Schultergelenk, wie im vorangegangenen Kapitel erwähnt, hohe Freiheitsgrade aufweist und daher rundum muskulär stabilisiert und geführt werden muß, ist es erforderlich, daß auch die anderen gelenknah am proximalen Element ansetzenden und auf den Rumpf ziehenden Muskelgruppen bei der Retraktion aktiv sind (Bei rezenten Tetrapoden: *M. procoracohumeralis* [acromialis], *M. dorsalis scapulae* [deltoideus], *M. subcoracoscapularis* [subscapularis], *M. supracoracoideus*). Da der Gelenkkopf während der Retraktionsphase durch den Zug der Retraktormuskulatur zu Anfang in die Gelenkpfanne gepreßt und später dann aus ihr herausgezogen wird, sind weitere gelenk stabilisierend wirkende Muskelgruppen notwendig, die, unter den anderen Muskeln liegend und vom proximalen Extremitätenelement ausgehend, gelenknah am Schultergürtel angreifen und den Gelenkkopf in jeder Bewegungsphase in der Gelenkpfanne halten. Bei rezenten Tetrapoden leisten dies vermutlich folgende Muskelgruppen: der *M. scapulohumeralis*, der *M. coracoradialis proprius* und die *Mm. coracobrachiales longus et brevis*. Letztere Muskelgruppe, die unmittelbar posterior vom Schultergelenk ansetzt, inseriert im Gegensatz zu

⁷¹ Bei rezenten Tetrapoden setzt ein Teil des *M. triceps* auch am Schultergürtel an, so daß von diesem zwei Gelenke überspannt werden. Für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion soll dies jedoch nicht angenommen werden.

⁷² Die Angaben zu den Muskelaktionen bei rezenten Tetrapoden beziehen sich im Fall der Vorderextremität im wesentlichen auf die elektromyographischen Ergebnisse von JENKINS & GOSLOW (1983) und im Fall der Vorderextremität auf ASHLEY-ROSS (1995). Die Bezeichnungen der Muskeln entsprechen weiterhin der Terminologie von ROMER & PARSONS (1983), RENOUS & JOUFFROY (1995) bzw. ASHLEY-ROSS (1995).

den anderen proximal am Humerus angreifenden Muskelgruppen an dessen mittlerem bzw. distalem Abschnitt, wodurch sie neben der genannten Aufgabe gleichzeitig auch zur Retraktion beiträgt. Dieser Zusammenhang soll auch für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion angenommen werden. Da die ventrale Retraktormuskulatur (*M. pectoralis*) bei vermutlich allen rezenten Tetrapoden mit lateraler Beinsetzung an einem mehr oder weniger stark ausgeprägten ventralen Grat des proximalen Skelettelements ansetzt (*Crista ventralis*, *adductor crest*, *pectoral crest*), wirkt sich die Kontraktion der genannten Muskelgruppe nicht nur in einer Retraktionsbewegung, sondern auch in einer pronierenden Rotationsbewegung um die Extremitätenlängsachse aus. Damit ist der Antriebsaspekt der Retraktion des proximalen Extremitätenabschnitts (Antriebsaspekt b) mit dem der Rotation um die Extremitätenlängsachse (Antriebsaspekt c) nicht nur kinematisch, sondern auch muskulär gekoppelt. Wie schon erwähnt, dreht sich der

nach ventral abgewinkelte mediale Extremitätenabschnitt bei dieser Bewegung wie die Speiche eines Rades. Dieser Mechanismus wurde von BARCLAY (1946) mit der Bewegung einer „doppelten Kurbel“ („double crank“) verglichen. Ein am proximalen Skelettelement befindlicher ventraler Grat findet sich nicht nur bei rezenten, sondern auch bei fossilen „Spreizgängern“, wo er häufig stark ausgeprägt ist (etwa bei *Pelycosauriern* und *Cynodontiern*). Da das proximale Skelettelement zudem auch schon bei den bislang ältesten Tetrapoden längs verlaufende Grate aufweist (siehe Kapitel 5.2), ist zu vermuten, daß der „doppelte Kurbelmechanismus“ eine basale Konstruktionseigenschaft der Vorderextremität der Tetrapoden darstellt, der auch für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion angenommen werden muß.

Wie im vorangegangenen Kapitel erwähnt, ist das Ellbogengelenk der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion so gebaut, daß es sowohl Flexions- und Extensionsbewegungen als auch Rotationsbewegungen um die Längsachse des medialen Extremitätenabschnitts erlaubt. Die Extension (Antriebsaspekt d) erfolgt im wesentlichen durch die Kontraktion eines Muskels (bei rezenten Tetrapoden *M. triceps*, siehe Fußnote 62), der nahe am Schultergürtel auf der Dorsalseite des proximalen Skelettelements (Humerus) entspringt und am verlängerten proximalen Ende (*Olecranon*) des posterioren Elements des medialen Extremitätenabschnitts (*Ulna*) ansetzt. Während der Extensionsbewegung wird das Ellbogengelenk von den ventral gegenüberliegenden Antagonisten sowie von Muskelgruppen, die vom distalen Ende des proximalen Skelettelements auf die Dorsal- und Ventralseite der Skelettelemente des medialen und distalen Extremitätenabschnitts ziehen, stabilisiert (zum Verlauf der Antagonisten und den äquivalenten Muskelgruppen bei rezenten Tetrapoden siehe vorangegangenes Kapitel). Durch den dargelegten Aufbau der Vorderextremität ist die Ellbogenextension muskulär nicht mit der Retraktion und der Rotation des proximalen Extremitätenabschnitts gekoppelt. Der Antriebsbeitrag, der durch die Extension des distalen Extremitätenabschnitts (Antriebsaspekt e) geleistet werden kann, ist bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion, wie erwähnt, vernachlässigbar gering. So spielen die restlichen, noch nicht genannten Muskelgruppen der unteren Extremität nur eine stabilisierende bzw. bewegungsführende Rolle. Der Verlauf dieser Muskeln und deren Äquivalente bei rezenten Tetrapoden wurden schon im vorangegangenen Kapitel beschrieben und müssen daher an dieser Stelle nicht wiederholt werden.

Betrachtet man nun das muskuläre Zusammenwirken der Antriebsaspekte bei der Vorderextremität, so führt die Kontraktion der caudal vom Schultergelenk gelenkfern ansetzenden Muskelgruppen insbesondere der ventralen während der gesamten Retraktionsphase gleichzeitig zur Retraktion, Rotation und Adduktion der Extremität (dabei sind auch noch andere ventrale Mus-

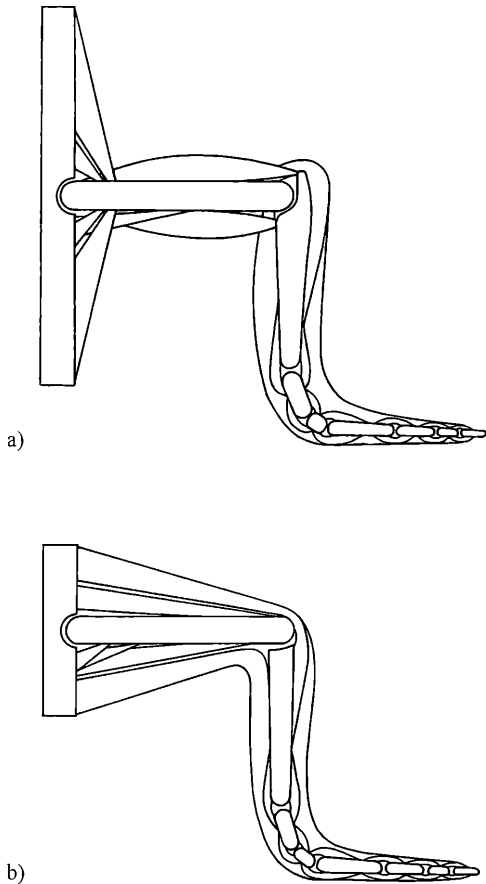


Abb. 5.28 Prinzipielle Muskularisierung der Vorder- (a) und Hinterextremität (b) einer Tetrapoden-Konstruktion mit lateral abgespreizter Beinsetzung (vereinfachte schematische Darstellung). Erläuterungen siehe Text.

kelgruppen adduktorisch aktiv). Diese Bewegungen sind von der Kontraktion der Axialmuskulatur (Antriebsaspekt a) der jeweils ipsilateralen Körperhälfte in koordinierter Weise begleitet. Als Antagonist der Ellbogenflektoren stabilisiert der Ellbogenextensor zu Anfang der Retraktionsphase (Abfangphase) zunächst nur das Ellbogengelenk, während er erst in der Mitte und besonders gegen Ende der Retraktionsphase (Antriebsphase) durch seine Kontraktion eine Extensionsbewegung bewirkt (siehe oben).

Bei der Hinterextremität sind die muskulären Verhältnisse wesentlich komplexer, so daß die wenigen elektromyographischen Daten, die zu Formen mit lateral abgespreizter Beinsetzung vorliegenden, schwer zu interpretieren sind (siehe S. 217 Zitat von ASHLEY-ROSS 1995). Es ist auch nicht klar, wie weit sich die Ergebnisse verallgemeinern lassen. Die Zusammenhänge sind hier noch nicht in ausreichendem Maße verstanden. Zudem scheinen sich die Muskelaktivitäten während der Fortbewegung bei den verschiedenen Tiergruppen in einigen Punkten zu unterscheiden. Während die Ergebnisse bei den beiden untersuchten Salamandergattungen *Ambystoma* und *Dicamptodon* im wesentlichen miteinander übereinstimmen (PETERS & GOSLOW 1983, ASHLEY-ROSS 1995), lassen sich bei dem bislang einzigen in dieser Hinsicht untersuchten Lacertilier *Sceloporus* neben zahlreichen Ähnlichkeiten auch deutliche Unterschiede zu diesen feststellen. Dies ist insofern nicht verwunderlich, da es sich hierbei um in jeder Hinsicht verschiedene Tiergruppen handelt, die sich nicht nur anatomisch und physiologisch voneinander unterscheiden, sondern die auch bezogen auf ihre Fortbewegung völlig ungleiche Anforderungen stellen. So ist *Sceloporus* ein schneller Läufer mit langen Hinterbeinen, der den Fuß nach beendeter Protraktionsphase, wie viele andere schnell laufende Reptilien (z.B.: *Agama*, *Iguana*, *Crotaphytus*, *Phrynocephalus*, *Eremias*, siehe Abbildungen in PETERSON 1984, BRINKMAN 1980 a, SNYDER 1952 u. SUKHANOV 1974), mit flektiertem Knie (etwa um 90°) aufsetzt (REILLY 1995, REILLY & DELANCEY 1997), wodurch das Knie kurz nach dem Aufsetzen extendieren kann, und dabei Vortrieb erzeugt wird. Bei den urodelen Amphibien erfolgt das Aufsetzen hingegen mit nur leicht flektiertem Kniegelenk (etwa um 135°, siehe Abbildungen in GRAY 1944, 1968, SCHAEFFER 1941 b, ROOS 1964 u. ASHLEY-ROSS 1994 a), so daß das Knie während der Retraktionsphase zunächst gebeugt werden muß, bevor eine Streckung stattfinden kann. Dadurch kann der Antriebsaspekt der Knieextension zwar nicht kurz nach dem Aufsetzen zum Einsatz kommen, was auf Kosten der Beschleunigungsleistung geht, doch ermöglicht der längere Stützweg ein stabiles Tragen des Körpers, vor allem bei niedrigen Lokomotionsgeschwindigkeiten. Dies erscheint auch sinnvoll, da die Urodelen-Konstruktion insgesamt nicht auf hohe Lokomotionsgeschwindigkeiten ausgelegt ist, und die Fähigkeit, schnell zu beschleunigen, keine große Bedeutung für ihre Bionomie hat. So tritt hier die An-

triebskomponente gegenüber der Tragkomponente in den Hintergrund, und die Aufgabenteilung zwischen den beiden Beinpaaren ist nur wenig ausgeprägt. Da dies auch für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion angenommen wird (siehe oben), wird bei der Darstellung der Muskelaktivität der Hinterextremität vorwiegend auf die an urodelen Amphibien gewonnenen elektromyographischen Daten zurückgegriffen.

Im Gegensatz zur Vorderextremität findet sich bei der Hinterextremität nur eine Muskelgruppe, die gelenknah am proximalen Extremitätenabschnitt ansetzt und gelenkfern, körperparallel nach caudal verlaufend, am Körper (hier Schwanz) inseriert (bei rezenten Tetrapoden: *Mm. caudales*: *M. caudofemoralis* u. *M. caudalipuboischiotibialis*). Dort setzt sie, das transversale Septum interseptal durchdringend, an den die Wirbelelemente umhüllenden Bändern an. Während der eine Teil dieser zur ventralen Hälfte der Extremitätenmuskulatur (ventrale Kammer) gehörenden Muskelgruppe oberflächlich über eine Aponeurose an der Hülle der Extremitätenmuskulatur angreift, inseriert der andere direkt am proximalen Skelettelement (Femur), an einem ventralen Grat, der *Crista ventralis* (Trochanter, fourth trochanter). Bei rezenten urodelen Amphibien bewirkt der erstgenannte Muskelanteil (*M. caudalipuboischiotibialis*) eine laterale Krümmung des Schwanzes und trägt vermutlich nicht zur Retraktion des proximalen Extremitätenabschnitts bei, während der letztgenannte (*M. caudofemoralis*) den wirkungsvollsten Retraktor unter den Extremitätenmuskeln darstellt (Antriebsaspekt b). Durch seinen Ansatzpunkt an der *Crista ventralis* führt dessen Kontraktion nicht nur zu einer Retraktion, sondern auch zu einer Rotation um die Extremitätenlängsachse („doppelter Kurbelmechanismus“, siehe oben). Da der *M. caudofemoralis* bei Krokodilen und lacertilen Reptilien nicht nur an der *Crista ventralis*, sondern auch über eine parallel zum Femur verlaufende Sehne unterhalb des Kniegelenks angreift, wirkt sich dessen Kontraktion zu Beginn der Retraktionsphase flektierend auf das Kniegelenk aus (SNYDER 1954, 1962, GATESY 1990, REILLY & DELANCEY 1997). Bei Amphibien ist diese Sehne nicht vorhanden, so daß der hier auch viel kürzere *M. caudofemoralis* nur als Retraktor und Rotator wirkt (BARCLAY 1946, EDWARDS 1977, ASHLEY-ROSS 1994 a, 1995, REILLY & DELANCEY 1997). Dies soll auch für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion angenommen werden.

Die anderen vom Körper auf die Hinterextremität ziehenden Muskelgruppen setzen, wie erwähnt, gelenknah am Becken an und inserieren, abgesehen von einem einzigen kurzen Muskelstrang (bei rezenten urodelen Amphibien *M. ischiofemoralis*), parallel zur Extremitätenlängsachse verlaufend, gelenkfern an den jeweiligen Extremitätenabschnitten. Da das hohe Freiheitsgrade aufweisende Hüftgelenk von diesen Muskelgruppen rundum eingeschlossen ist, kann die Extremität von diesen in nahezu jede Raumrichtung bewegt werden.

Gleichzeitig bewirkt deren Kontraktion durch den angegebenen Verlauf, daß der Gelenkkopf während des gesamten Beinbewegungszyklus in die Gelenkpfanne gepreßt wird. Hüftgelenk stabilisierend wirken vor allem die am Femur angreifenden Muskelgruppen, die kein weiteres Gelenk überbrücken (bei rezenten urodelen Amphibien: *M. pubifemoralis*, *M. iliofemoralis*, *M. ischiofemoralis*, *Mm. puboischiofemorales internus et externus*). Von diesen wirken die caudal des Hüftgelenks entspringenden Muskeln auch als Retraktoren (*M. iliofemoralis*, *M. ischiofemoralis*, z.T. vermutlich auch *M. puboischiofemorales externus*, der vorwiegend als Adduktor wirkt). Eine retraktorische Wirkung geht auch von den restlichen caudal vom Hüftgelenk entspringenden Muskelsträngen aus, die im Gegensatz zu den zuvor genannten kurzen, tief liegenden Muskelgruppen auf den medialen und distalen Extremitätenbereich ziehen und dabei mehr als ein Gelenk überspannen. Bei rezenten urodelen Amphibien gilt dies für den *M. ischioflexorius*, der weit distal an der Plantaraponeurose inseriert und den am proximalen Tibiaende angreifenden *M. puboischiotibialis*. Beide tragen zu Beginn der Retraktionsphase zur Knieflexion, der *M. ischioflexorius* zudem noch zur Zehenflexion bei. In der Mitte der Retraktionsphase bewirkt die Aktivität des *M. puboischiotibialis* neben der Retraktion des proximalen Extremitätenabschnitts möglicherweise auch eine Rotation um die Extremitätenlängsachse (JENKINS & GOSLOW 1983). Die genannten muskulären Zusammenhänge sollen auch für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion angenommen werden.

Das Kniegelenk der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion läßt im wesentlichen nur Flexions- und Extensionsbewegungen sowie in geringem Maße auch Rotationsbewegungen um die Extremitätenlängsachse zu. Die Knieextension (Antriebsaspekt d) erfolgt überwiegend durch die Aktion eines das Hüft- und Kniegelenk überspannenden Muskelstranges, der am dorsalen Beckenbereich entspringt und am proximalen Ende des medialen Extremitätenabschnitts inseriert (bei rezenten urodelen Amphibien *M. iliotibialis*). Unterstützt wird die Extensionsbewegung von Muskelgruppen, die vom distalen Ende des proximalen Skelettelements (Femur) auf die Dorsalseite der Skelettelemente des medialen und distalen Extremitätenabschnitts ziehen und dabei ebenfalls mehr als ein Gelenk überspannen (bei rezenten Tetrapoden: *M. extensor cruris et tarsi fibularis* [*M. peroneus*], *M. extensor cruris tibialis*). Wie im Fall der Ellbogenextension scheint auch die Knieextension muskulär nicht mit der Retraktion und der Rotation des proximalen Extremitätenabschnitts gekoppelt zu sein. Die Muskelgruppen, die das Kniegelenk zusammen mit den genannten Muskeln stabilisieren, wurden im vorangegangenen Kapitel erwähnt. Sie sollen hier nicht noch einmal aufgeführt werden. Wie bei der Vorderextremität spielt der Antriebsaspekt der Extension des distalen Extremitätenabschnitts (Antriebsaspekt e) bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion auch im Fall der Hin-

terextremität keine wesentliche Rolle. Die relevanten Muskelgruppen werden hier eher zur Stabilisierung und Bewegungsführung genutzt. Ihr Verlauf und ihre Äquivalente bei rezenten Tetrapoden wurden im vorangegangenen Kapitel erläutert. Auf den Umstand, daß der distale Extremitätenabschnitt bei den frühen Tetrapoden für den Antrieb von geringer Bedeutung gewesen sein muß, weist auch SCHAEFFER (1941 b, S. 419) hin: „Again, it should be stressed that the active participation of the foot in the propulsive effort is practically nonexisting in the primitive tetrapods. The main function of the pes is to increase the area through which the tractive effort of the femur and its associated muscles is applied to the ground. The crus, on the other hand, acts as a sort of pivot with an expanded base, the foot, on which the femur swings in propelling the body forward. The extrinsic and intrinsic flexors of the foot are principally concerned with orienting and maintaining the most advantageous position of the foot during propulsion, as well as with giving it rigidity.“ Dies gilt offenbar auch für rezente urodelen Amphibien (EVANS 1946, BARCLAY 1946, ROBINSON 1975, EDWARDS 1977, 1989, REWCASTLE 1981, 1983, ASHLEY-ROSS 1994 a). Bei diesen ist die Verbindung zwischen dem medialen und distalen Extremitätenabschnitt nicht als Gelenk, sondern als Biegezone ausgebildet, die eher eine Abrollbewegung als eine effektive Extensionsbewegung erlaubt. Bei lacertilen Reptilien liegt dagegen eine Verbindung über ein distinktes Gelenk (Mesotarsalgelenk) vor, wodurch die Fußextension als Antriebsaspekt hier von größerer Bedeutung ist (SNYDER 1952, REWCASTLE 1983, REILLY 1995, REILLY & DELANCEY 1997).

Das Zusammenwirken der Antriebsaspekte erweist sich bei der Hinterextremität als wesentlich komplexer als bei der Vorderextremität. Die Retraktion des proximalen Extremitätenabschnitts ist zwar ebenfalls muskulär mit der Rotation um die Extremitätenlängsachse gekoppelt, doch sind hier gleich mehrere Muskelgruppen an der Erzeugung der Bewegung beteiligt, die zudem einen sehr unterschiedlichen Verlauf aufweisen, und die zum Teil während des Ablaufs der Retraktionsphase unterschiedliche Extremitätenabschnitte bewegen. Die Retraktionsbewegung wird von der Axialmuskulatur der jeweils kontralateralen Körperhälfte in koordinierter Weise unterstützt. Da die Retraktionsphase zunächst mit der Flexion des Kniegelenks beginnt, setzt die Aktivität des Hauptretraktors und Rotators, der vom proximalen Skelettelement gelenkfern auf den Schwanz zieht, nicht sofort nach dem Auffüßen ein. Elektromyographische Untersuchungen an urodelen Amphibien zeigen, daß der den genannten Verlauf aufweisende *M. caudofemoralis* erst nach erfolgter Knieflexion und beginnender Extension aktiv wird (PETERS & GOSLOW 1983, ASHLEY-ROSS 1995). Dagegen ist der, gelenknah am Becken entspringende und zum Kniegelenk verlaufende, *M. puboischiotibialis* schon zu Beginn der Retraktionsphase aktiv. Es wird vermutet, daß er bis zum Einsetzen der Aktivität des *M. caudofemoralis* flektorisch auf das

Kniegelenk wirkt und danach, diesen unterstützend, zur Rotation und Retraktion der Extremität beiträgt (PETERS & GOSLOW 1983). Obwohl wie im Fall der Vorderextremität eine muskuläre Kopplung von Rotation und Retraktion vorliegt, scheint die Rotation bei der Hinterextremität nicht in dem Maße wie bei der Vorderextremität als Antriebsaspekt nutzbar zu sein, da der proximale Abschnitt durch die Ausrichtung des Kniegelenks nicht in einem so großen Winkel rotieren kann wie bei der Vorderextremität (siehe oben: Antriebsaspekt c). Möglicherweise steht die Rotation in der Extremitätenlängsachse hier mehr in dem Zusammenhang, den Antriebsaspekt der Knieextension über einen längeren Zeitraum zur Wirkung kommen zu lassen. Da die Retraktion und Rotation der Extremität durch die Ausrichtung des Kniegelenks etwa gleichzeitig mit der Extension des Kniegelenks erfolgen muß, ist die Knieachse während der Extension nicht immer in einer günstigen Position, um mit diesem Antriebsaspekt Bodenreaktionskräfte in Vortriebsrichtung zu erzeugen (siehe oben: Antriebsaspekt d). Bei einer leichten Schrägstellung des Kniegelenks wirkt sich die Rotation um die Extremitätenlängsachse so aus, daß der mediale Extremitätenabschnitt länger in einer parasagittalen Ebene bleiben kann (REWCASTLE 1981, 1983). Dies scheint zumindest für lacertile Reptilien von Bedeutung zu sein (REWCASTLE 1983, S. 482): „Femoral long axis rotation has a two-fold compensatory effect. First, this motion maintains a near-perpendicular relationship of the knee joint axis to a parasagittal plane during retraction of the femur (Fig. 3). Second, it minimizes the amount of rotation required at the mesotarsal joint.“ Auch wenn dieser Zusammenhang bei urodelen Amphibien und bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion durch die anders beschaffene Gelenkführung vermutlich weniger zum Tragen kommt als bei lacertilen Reptilien, wird doch deutlich, daß sich die Rotation um die Extremitätenlängsachse bei der Hinterextremität anders auswirkt als bei der Vorderextremität. Dieser Unterschied ist jedoch nur kinematischer und nicht muskulärer Natur, da die Extension des Kniegelenks, trotz koinzidenter Retraktion des proximalen Extremitätenabschnitts, wie im Fall der Vorderextremität muskulär weitgehend unabhängig von anderen Muskelgruppen erfolgt. Die Retraktoren wirken nicht gleichzeitig als Extensoren und vice versa.

Nachdem der Zusammenhang zwischen Muskulatur und Antriebsaspekten erläutert wurde, soll nun der Frage nachgegangen werden, welche Bedeutung die einzelnen Antriebsaspekte für den Gesamtvortrieb haben. Diesbezüglich haben die auf der Grundlage von Untersuchungen an rezenten Reptilien und Amphibien gewonnenen Erkenntnisse zum Teil zu unterschiedlichen Einschätzungen geführt (EVANS 1946, SNYDER 1952, 1962, GRAY 1968, SUKHANOV 1974, EDWARDS 1977, 1989, REWCASTLE 1981, 1983, ASHLEY-ROSS 1994 a, REILLY 1995, REILLY & DELANCEY 1997). Dies ist insofern nicht verwunderlich, da sich die Untersuchungen der einzelnen Autoren nicht immer auf die gleiche Tier-

gruppe beziehen, denn es kann davon ausgegangen werden, daß die Antriebsaspekte bei den verschiedenen Konstruktionen auch eine unterschiedliche Bedeutung haben. Etwa beim Antriebsaspekt der Gürtelrotation durch laterale Körperbiegung (Antriebsaspekt a) zeigt sich, daß der Grad der Körperbiegung bei den bislang daraufhin untersuchten urodelen Amphibien mit steigender Geschwindigkeit, beispielsweise in Beschleunigungsphasen, zunimmt (BARCLEY 1946, SUKHANOV 1974, EDWARDS 1977, ASHLEY-ROSS 1994 a), während er bei zahlreichen lacertilen Reptilien abnimmt (HESSE & DOFLEIN 1935, DAAN & BELTERMAN 1968 a, b, RITTER 1995, CHRISTIAN 1995). Bei anderen lacertilen Reptilien steigt dagegen der Grad der Körperbiegung mit der Geschwindigkeit (SNYDER 1952, 1962). Auf die Unterschiede im Flexionsgrad beim Auffußen der Hinterextremität (monophasischer und biphasischer Beinbewegungszyklus) zwischen urodelen Amphibien und bestimmten lacertilen Reptilien wurde schon hingewiesen. Zweifellos spielt auch die Körpergröße bzw. das Körpergewicht eine Rolle bei der Nutzung bestimmter Antriebsaspekte, da schon allein durch die Massenträgheit bei verschieden großen Formen unterschiedliche Voraussetzungen, etwa bei der Beschleunigung, vorliegen. Ausschlaggebend für die Bedeutung der Antriebsaspekte sind auch die Körperproportionen, etwa das Verhältnis zwischen Extremitätenlänge und Körperlänge, der Abstand der Gürtel, die Relation zwischen Kopf-, Rumpf- und Schwanzlänge, das Längenverhältnis zwischen Vorderextremität und Hinterextremität, das Verhältnis der Extremitätenabschnitte zueinander und vieles andere. Aufgrund der genannten Zusammenhänge wird deutlich, daß sich die an bestimmten Tiergruppen gewonnenen Ergebnisse nicht pauschal verallgemeinern lassen. Außerdem erweist sich die Beurteilung des Beitrags eines Antriebsaspekts zum Gesamtvortrieb als nicht ganz einfach, da, wie bereits ausführlich erläutert, sowohl die Kinematik als auch das muskuläre Zusammenspiel während der Retraktionsphase der Extremität sehr kompliziert und bislang nicht ausreichend verstanden sind, und sich die Antriebsaspekte gegenseitig in ihrer Wirkung beeinflussen. So kann es, je nach Beurteilungsstandard des Experimentators, selbst auf der Grundlage derselben untersuchten Tierart zu unterschiedlichen Einschätzungen der Bedeutung der Antriebsaspekte kommen⁷³, etwa bei AVERY et al. (1987) und DAAN & BELTERMAN (1968 a, b), deren Angaben zum Körperkrümmungsgrad von *Lacerta* bei verschiedenen Lokomotionsgeschwindigkeiten sich diametral widersprechen.

Häufig wird der Anteil an der Schrittweite als Maß für den Beitrag am Gesamtvortrieb herangezogen. Dies ist jedoch insofern problematisch, da die Lokomotionsgeschwindigkeit nicht allein von der Schrittweite, son-

⁷³ Es soll auch an dieser Stelle noch einmal betont werden, daß Beobachtungen nicht unabhängig von Interpretationen sind und daher der Beurteilungsstandard, also die zugrundeliegende Theorie in einer wissenschaftlichen Arbeit zwecks Reproduzierbarkeit mitreflektiert werden sollte.

dern auch von der Schrittfrequenz bestimmt wird, denn die Lokomotionsgeschwindigkeit ergibt sich aus dem Produkt der Schrittweite und der Schrittfrequenz. Welchen Beitrag die einzelnen Antriebsaspekte zum Gesamtantrieb leisten, ist also nicht allein abhängig von dem Weg der durch sie erzeugten Bewegung, sondern auch von der Geschwindigkeit, mit der dieser Weg zurückgelegt wird. Eine geringe Extensionsbewegung kann, wenn sie mit hoher Geschwindigkeit erfolgt, den gleichen Vortrieb leisten wie eine weite Extensionsbewegung, die bei gleicher Kraft mit entsprechend geringerer Geschwindigkeit durchgeführt wird. Betrachtet man die Antriebsbewegung als eine kinematische Kette, die bei der Rotation der Gürtel beginnt und über die einzelnen Antriebsaspekte der Extremität sich von proximal nach distal fortsetzt, wird die genannte Problematik noch deutlicher. Da sich hierbei die Geschwindigkeiten der von den einzelnen Antriebsaspekten erzeugten Bewegungen in distaler Richtung sukzessive addieren (Geschwindigkeitsadditionseffekt, siehe HILDEBRAND 1988), können kleine Bewegungen im proximalen Bereich über die Vermittlung der kinematischen Kette große Auswirkungen auf die Gesamtgeschwindigkeit haben. Die Abnahme des Körperkrümmungsgrades, die bei zahlreichen lacertilen Reptilien mit steigender Geschwindigkeit auftritt, muß daher nicht unbedingt gleichbedeutend mit einer Abnahme des Antriebsbeitrages der Gürtelrotation durch laterale Körperbiegungen sein. Unter dem Gesichtspunkt der kinematischen Kette ist es auch nicht sinnvoll, die einzelnen Antriebsaspekte getrennt voneinander zu betrachten. Es muß hier jedoch eingeräumt werden, daß sich das Modell der kinematischen Kette nur auf bestimmte Konstruktionen und bestimmte Lokomotionsleistungen anwenden läßt. Ein weiterer Punkt, der bei der Einschätzung der Bedeutung der Antriebsaspekte nicht vergessen werden darf, ist, daß angegeben werden muß, auf welche Lokomotionsleistung sich die Beurteilung der Antriebsaspekte jeweils bezieht. So kann ein bestimmter Antriebsaspekt in Beschleunigungsphasen von großer Bedeutung sein, während er bei langsamer, gleichmäßiger Lokomotion eine untergeordnete Rolle spielt. Es ist daher problematisch, die Erkenntnisse, die anhand einer bestimmten Lokomotionsleistung gewonnen wurden, pauschal auf alle anderen Lokomotionsleistungen zu übertragen. Um die allgemeine Bedeutung eines Antriebsaspektes für eine bestimmte Konstruktion beurteilen zu können, muß klar sein, welche Rolle die jeweiligen Lokomotionsleistungen im Rahmen der Bionomie des Organismus spielen. So kann ein Antriebsaspekt, der bei einer bestimmten Konstruktion in Beschleunigungsphasen den größten Beitrag leistet, bezogen auf die Gesamtbionomie von geringer Bedeutung sein, wenn für die Aufrechterhaltung des Lebenszyklus andere Lokomotionsleistungen, etwa eine hohe Lokomotionsaktivität bei niedrigen Geschwindigkeiten, im Vordergrund stehen und auf Beschleunigungsleistung weitgehend verzichtet werden kann.

Aufgrund der diskutierten Problematik soll die Bedeutung der Antriebsaspekte bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion auf der Grundlage der dort vorliegenden konstruktiven und bionomen Bedingungen entwickelt werden, wobei die in diesem Kapitel gewonnenen Kenntnisse über die lokomotionsmechanischen Zusammenhänge bei Tetrapoden mit lateraler Beinstellung genutzt werden. So dient die nun folgende Darstellung gleichzeitig auch als Zusammenfassung der in diesem Kapitel für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion rekonstruierten Lokomotionsmechanik. Die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion ist weder physiologisch noch auf der Grundlage ihres Körperbaus in der Lage, hohe Lokomotionsgeschwindigkeiten zu erreichen. Ihre Beschleunigungsleistung ist gering. Sie spielt für den Lebensvollzug eine untergeordnete Rolle. Geschwindigkeitszunahmen erfolgen eher langsam. Die Beine sind in Relation zu dem massigen Körper kurz und aufgrund ihres internen Aufbaus wenig geeignet, die für eine effiziente Beschleunigung notwendige Leistung in Form einer hohen Schrittfrequenz zu erbringen. Aufgrund der im Vergleich zu den meisten urodelen Amphibien und lacertilen Reptilien großen Körperlänge (etwa 50 cm, siehe Kapitel 5.3.1) und dem Körpergewicht ist der Beschleunigungsaufwand durch die auftretenden Trägheitskräfte hoch. Entsprechend groß wäre auch die auf die Extremität wirkende Belastung. Bei hoher Beschleunigung wäre die Extremität der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion den auftretenden Kräften nicht gewachsen, da der distale Extremitätenbereich kein distinktes, mechanisch enggeführtes Gelenk besitzt, sondern statt dessen eine flexible Biegezone aus zahlreichen, gegeneinander beweglichen Skelettelementen vorliegt, die sehr instabil ist. Diese Instabilität müßte während der Beschleunigungsphasen durch einen großen muskulären Aufwand ausgeglichen werden, der für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion physiologisch schwer zu erbringen wäre. Der Belastung einer hohen Beschleunigung könnte die Extremität der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion gar nicht erst standhalten.

Insgesamt ist die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion eher auf ein ökonomisches Tragen des Körpers bei langsamen, gleichbleibenden Geschwindigkeiten ausgelegt. Dabei ist die Fortbewegungsaktivität diskontinuierlich, da die Konstruktion physiologisch nicht zur Dauerlokomotion in der Lage ist. Die Stoffwechselaktivität ist gering und der Aktionsradius dementsprechend klein. Da der Tragaspekt gegenüber dem Antriebsaspekt im Vordergrund steht, dient die Schuberzeugung im wesentlichen nur dazu, die durch Reibungsverluste zwangsläufig auftretende Geschwindigkeitsabnahme auszugleichen. Aufgrund der gleichbleibenden Geschwindigkeit spielen Schwankungen kinetischer Energie und bremsende Trägheitseffekte eine vernachlässigbar geringe Rolle. Die Extremitäten werden eher als Stützen eingesetzt, die den Bewegungsimpuls des sich gleichförmig fortbewegenden Körpers möglichst gleitend und kraft-

sparend in einer Art Abrollbewegung weiterleiten. Der distale Extremitätenabschnitt dient dabei gleichzeitig der Verankerung im Lokomotionssubstrat. Bei der Rotation um den Unterstützungspunkt findet eine Verdrehung des medialen Extremitätenabschnitts statt, die sich bis in den proximalen Teil des distalen Abschnitts fortsetzt. Entsprechend der großen Bedeutung der Tragkomponente wirkt die Rumpf- und Extremitätenmuskulatur während der Fortbewegung überwiegend stabilisierend und bewegungsführend. Dabei spielen vor allem beim Rumpf hydraulische Zusammenhänge eine wichtige Rolle. Durch die vergleichsweise kurzen Beine sind die Lastarme, an denen die kräftige Adduktormuskulatur ansetzt, relativ klein. Da diese zudem aus langsam kontrahierenden Muskelfasern besteht, die mit geringem Aufwand arbeiten, kann der Tragaufwand klein gehalten werden. Aufgrund der niedrigen, gleichmäßigen Lokomotionsgeschwindigkeit ist die Aufgabenteilung zwischen den beiden Extremitätenpaaren gering. Der Antriebsbeitrag der Hinterextremität ist nur unwesentlich größer als der der Vorderextremität. Durch den relativ weit cranial liegenden Körperschwerpunkt trägt die Vorderextremität einen etwas größeren Teil des Körpergewichts.

Um den Körper bei geringer Lokomotionsgeschwindigkeit möglichst ökonomisch tragen und im Gleichgewicht halten zu können, sind lange Stützwege notwendig. Das Aufsetzen erfolgt daher mit nur leicht flektiertem Knie- bzw. Ellbogengelenk. So trägt die Schrittweite bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion in weit größerem Maße zur Lokomotionsgeschwindigkeit bei als die Schrittfrequenz. Die Bedeutung der Antriebsaspekte läßt sich daher in diesem Fall, grob betrachtet, an ihrem jeweiligen Anteil an der Gesamtschrittweite bestimmen. Der größte Beitrag wird hierzu von der Retraktionsbewegung des proximalen Extremitätenabschnitts geleistet. Dies ist auch bei rezenten urodelen Amphibien der Fall (ASHLEY-ROSS 1994 a). Entsprechend erzeugt die vom Körper auf die Extremitäten ziehende Retraktormuskulatur bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion den wesentlichen Teil der Antriebskraft. Die Bewegungen der anderen Antriebsaspekte tragen durch die Vergrößerung der Schrittweite eher zur Erweiterung des Wirkungsbereichs dieses Antriebsaspektes bei, als daß sie selbst Schub erzeugen. Trotzdem ist deren Schubwirkung, abgesehen von dem Antriebsaspekt der Extension des distalen Extremitätenabschnitts, nicht zu vernachlässigen. Da der Rumpf der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion aufgrund seiner muskulären Kammerung (siehe vorangegangenes Kapitel) und seines im Vergleich zur Rumpflänge großen Körperquerschnitts keine starken lateralen Körperbiegungen zuläßt, ist sein Anteil an der Schrittweite nicht sonderlich hoch. Entsprechend gering ist daher auch der Beitrag des Antriebsaspektes der Gürtelrotation zum Gesamtantrieb bei geringen Schrittgeschwindigkeiten. Neben der Antriebskomponente und der Erweiterung des Wirkungsbereiches der Retraktionsbewegung

des proximalen Extremitätenabschnitts dienen die lateralen Körperbiegungen auch der Erhaltung des Gleichgewichts, indem der Rumpf so gekrümmt wird, daß das Schwerpunktslot in jeder Lokomotionsphase in die von den Extremitäten gebildete Unterstützungsfläche fällt. Außerdem kann die bei der Lokomotion mit seitlich ab gespreizten Extremitäten auftretende laterale Auslenkung durch die Kombination der lateralen Körperbiegung mit der Retraktionsbewegung des proximalen Extremitätenabschnitts bei gleichbleibender Schrittweite verringert werden (HERKNER 1989). Bei rezenten urodelen Amphibien und lacertilen Reptilien scheint dies der Fall zu sein. Trotzdem können hier die lateralen Auslenkungen zum Teil erheblich sein (REWCASTLE 1980, ASHLEY-ROSS 1994 a). Es wird davon ausgegangen, daß Körperkrümmungen bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion überwiegend durch die epaxiale Muskulatur und die Rumpfseitenwandmuskulatur produziert werden. Aufgrund der limitierten Rumpfbeweglichkeit (siehe oben) können im Prinzip nur stehende Wellen produziert werden.

Da die Retraktion des proximalen Extremitätenabschnitts mit der Rotation um die Extremitätenlängsachse sowohl kinematisch als auch muskulär gekoppelt ist, sind die beiden Antriebsaspekte nicht voneinander trennbar. Der durch die Rotation erbrachte Anteil an der Schrittweite ist jedoch deutlich geringer als der Anteil, der durch die Retraktionsbewegung verursacht wird. Aufgrund der unterschiedlichen Ausrichtung des Knie- und Ellbogengelenks ist der Antriebsaspekt der Rotation um die Extremitätenlängsachse bei der Vorderextremität durch den weiteren Rotationswinkel von größerer Bedeutung als bei der Hinterextremität. Bei beiden Extremitätenpaaren erfolgt die Rotation in der Extremitätenlängsachse in Form eines „doppelten Kurbelmechanismus“ durch muskulären Zug an einem ventralen Grat, der *Christa ventralis*. Da der von dem proximalen Skellelement der Hinterextremität auf den Schwanz ziehende Hauptretraktor und Rotator keine hohen Beschleunigungen erzeugen muß, ist dieser Muskelstrang bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion verglichen mit dem *M. caudofemoralis* beschleunigungsstarker rezenter Lacertilien äußerst kurz. Flexionen und Extensionen des Knie- und Ellbogengelenks dienen überwiegend der Bewegungsführung und der Erweiterung des Wirkungsbereichs des Antriebsaspektes der Retraktion des proximalen Extremitätenabschnitts. Die Muskulatur, die das Knie- bzw. das Ellbogengelenk bewegt, dient eher zur Stabilisierung als dem Antrieb. Da die Knieextension im Gegensatz zur Ellbogenextension gleichzeitig mit der Retraktionsbewegung stattfindet, gerät das sich streckende Kniegelenk erst gegen Ende der Retraktionsphase in eine günstige Position, um Vortrieb in Lokomotionsrichtung zu leisten. Eine Schrägstellung der Kniegelenkachse, wie sie sich bei lacertilen Reptilien findet, durch die die Extensionsbewegung über einen längeren Zeitraum in einer günstigen Position verbleiben kann, liegt bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruk-

tion nicht vor. Anders als beim Kniegelenk kann die Extensionsbewegung im Fall des Ellbogengelenks über den gesamten Extensionszeitraum Vortrieb erzeugen, da die Streckung bei der Vorderextremität erst am Ende der Retraktionsbewegung des proximalen Extremitätenabschnitts einsetzt. Der Antriebsaspekt der Knie- bzw. Ellbogenextension ist daher bei der Vorderextremität der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion von größerer Bedeutung als bei der Hinterextremität. Die Extension des distalen Abschnitts spielt, wie schon mehrfach erwähnt, bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion als Antriebsaspekt eine untergeordnete Rolle, denn der kurze distale Extremitätenabschnitt stellt nur einen wenig wirkungsvollen Lastarm dar, der zudem statt über einen fixen Angelpunkt in Form eines distinkten, mechanisch enggeführten Gelenks nur über eine flexible und wenig stabile Biegezone verfügt. Eine Steigerung der Lokomotionsgeschwindigkeit erfolgt bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion durch die Erhöhung der Schrittfrequenz. Die Verhältnisse des Beitrags der einzelnen Antriebsaspekte ändern sich dadurch nur geringfügig. Es wird davon ausgegangen, daß der Beitrag des Antriebsaspekts der Gürtelrotation durch laterale Körperbiegung im Fall einer maximalen Beschleunigung etwas zunimmt.

5.4 Bestimmung der Vorläuferkonstruktion

Nachdem die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion in den vorangegangenen Kapiteln ausführlich umrissen wurde, stellt sich nun die Frage nach der Vorläuferkonstruktion. In diesem Zusammenhang wird untersucht, ob sich unter den analysierten Sarcopterygier-Konstruktionen Formen finden, die sich als evolutionäre Vorläufer der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion eignen. Dabei ist jeweils zu prüfen, ob eine lückenlose Transformation über funktionstüchtige Zwischenstadien prinzipiell möglich ist. Dazu müssen die Kriterien zur Feststellung einer potentiellen Transformierbarkeit erarbeitet werden. So stellt sich zunächst die Frage, welche Bedingungen eine im Wasser lebende und mit Flossen bestückte Fisch-Konstruktion erfüllen muß, um sich in eine mit Beinen versehene und an Land lebende Tetrapoden-Konstruktion umwandeln zu können. In diesem Zusammenhang müssen sowohl die Voraussetzungen für einen Wechsel des Lebensraumes als auch die Voraussetzungen für eine strukturelle Transformierbarkeit in eine Tetrapoden-Konstruktion erarbeitet werden. Auch wenn diese beiden Punkte eng miteinander zusammenhängen, so sind sie jedoch nicht unbedingt gleichbedeutend. Dabei ist zu bedenken, daß nicht jede Fisch-Konstruktion, die die Bedingungen für einen Wechsel vom Lebensraum Wasser zum Lebensraum Land erfüllt, zwangsläufig auch in eine Tetrapoden-Konstruktion überführbar sein muß. Umgekehrt muß nicht jede Struktur der sich

entwickelten Tetrapoden-Konstruktion im Zusammenhang mit dem genannten Wechsel des Lebensraums stehen. Es stellt sich also die Frage, welche Veränderungen schon im Wasser und welche erst an Land stattfinden konnten. Von zentraler Bedeutung sind in diesem Zusammenhang die Entstehungsbedingungen für die Tetrapodenextremität. Mit Hilfe der erarbeiteten Transformationskriterien können die analysierten Sarcopterygierformen nach dem Ausschlußprinzip auf ihre Tauglichkeit als Tetrapodenvorläufer überprüft werden. Erfüllt keine Form die Auswahlkriterien, wird untersucht, ob sich eine hypothetische Sarcopterygierform konstituieren läßt, die sich als Vorläuferkonstruktion eignet. Diese muß sich prinzipiell aus dem in Kapitel 3.4.2 dargestellten Sarcopterygier-Evolutionsmodell ableiten lassen. Würde sich auch dann keine Konstruktion formulieren lassen, die die gesetzten Kriterien erfüllt, würden die Sarcopterygier als konstruktive Vorläufer der Tetrapoden ausscheiden. Dies ist jedoch, um das Ergebnis vorzunehmen, nicht der Fall. Die auf dem dargestellten Weg bestimmte Vorläuferkonstruktion dient dann als Ausgangskonstruktion für das zu erstellende Ablaufmodell zur Evolution der Tetrapoden-Konstruktion.

5.4.1 Voraussetzungen für die Entstehung der Tetrapoden-Konstruktion und den Landgang

Die bei dem evolutionären Wandel von einer Fisch-Konstruktion zu einer Tetrapoden-Konstruktion auftretenden Veränderungen sind mit einer Umstellung der gesamten Bionomie verbunden. Während sich der Lebenszyklus der Fisch-Konstruktion allein im Wasser abspielt, kann der Bionomiekreislauf der Tetrapoden-Konstruktion weitgehend an Land geschlossen gehalten werden. Zumindest die Aspekte der erweiterten Reproduktion wie Fortpflanzung und Embryogenese bleiben vermutlich zunächst an den Lebensraum Wasser gebunden.⁷⁴ Dies soll für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion angenommen werden. Aber auch diese Abhängigkeit vom Lebensraum Wasser kann im Laufe der weiteren Entwicklung terrestrischer Formen auf verschiedene Weise verlorengehen. Aus der Perspektive des externen Beobachters findet letztlich ein kompletter Wechsel des Lebensraums statt, der mit entsprechenden Veränderungen an der Konstruktion einhergeht. Aus dieser Sicht entsteht der Eindruck, als würden sich die betrachteten Organismen im Laufe ihrer Generationenfolge geradezu zielstrebig an einen neuen Lebensraum anpassen (zur

⁷⁴ Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß die Entwicklung eines „amniotischen“ Eis auch von aquatischen Organismen ausgehen kann, bei denen die Eiablage nicht im Wasser, sondern an Land stattfindet. Trotzdem soll diese hypothetische Möglichkeit an dieser Stelle nicht weiter verfolgt werden. Grundsätzlich kann auch nicht ausgeschlossen werden, daß vivipare Organismen als Vorläufer bestimmter Tetrapodenformen in Frage kommen.

Kritik am Anpassungsbegriff siehe Kapitel 1.3.5). Vom Organismus aus betrachtet stellt sich der, vom Standpunkt des externen Beobachters, als Wechsel des Lebensraums empfundene Vorgang dagegen als durch strukturelle Veränderungen bewirkte Verschiebung der Umweltnutzungsoptionen der Konstruktion dar. Was also aus der Perspektive des externen Beobachters als Anpassungsvorgang erscheint, zeigt sich aus der Sicht des Organismus als selbsterzeugte Veränderung seiner operationalen Umwelt. Vom Standpunkt des externen Beobachters verändert sich die von ihm betrachtete Umwelt mit ihren Lebensräumen freilich nicht. Die dargestellte Diskrepanz der Beobachtungen ergibt sich daraus, daß aufgrund des Bezugspunktwechsels verschiedene Umweltbegriffe vorliegen⁷⁵ Es zeigt sich dabei wie; wichtig die Angabe des Beobachterstandpunkts gerade bei der Interpretation evolutionärer Prozesse ist.

Vom Organismus aus betrachtet stellt sich der Lebensraum Wasser bzw. Land für jede Konstruktion mehr oder weniger verschieden dar. Es hängt von der Konstruktion ab, welche der unzähligen Umwelaspekte sich auf sie auswirken, welche für sie relevant sind, welche sie prinzipiell nutzen kann und welche sie dann tatsächlich auch nutzt. Weder kann die Konstruktion alle Aspekte nutzen, die der Lebensraum bietet, noch ist sie gezwungen, grundsätzlich alles zu nutzen, was sie po-

⁷⁵ In den hier diskutierten Fällen ist der Zusammenhang zwischen beobachtendem Subjekt und betrachtetem Objekt vielschichtig und schwer erkennbar. Was der Beobachter als verschiedene Lebensräume wahrnimmt ist ein Teil seiner eigenen operationalen Umwelt, die wiederum all das umfaßt, was er sich handelnd auf der Basis etwa seiner Sinne, Meßinstrumente, Denkweisen oder Begrifflichkeit erschließen kann. Durch die aktive Unterscheidung des für ihn Erfahrbaren und die dabei vorgenommene Festlegung von Identitäten konstruiert der Beobachter seine Vorstellung von seiner eigenen Welt bzw. Umwelt (siehe Kapitel 1.1 und 1.2). In diesem Sinne stellen die betrachteten Lebensräume und die sich darin entwickelnden Organismen Konstruktionen des Beobachters dar. Sie sind deswegen aber keinesfalls Phantasiegebilde. Es soll hier nur gezeigt werden, daß auch der externe und damit scheinbar objektive Standpunkt des Beobachters nur eine relativ externe Position, bezogen auf die konstruierten Lebensräume und Organismen, markiert. Ebenso abhängig vom beobachtenden Subjekt ist auch die interne Betrachtungsweise aus der Position des Organismus, da die Vorstellung von dem Organismus, dessen eigene operationale Umwelt erschlossen werden soll, nach den vorangegangenen Erläuterungen eine Konstruktion des Beobachters darstellt. Es soll mit diesen, zugegebenerweise nicht leicht verständlichen, erkenntnistheoretischen Zusammenhängen deutlich gemacht werden, wie sehr die wissenschaftlichen Ergebnisse auch im Fall der Rekonstruktion des Landgangs der Tetrapoden von der Vorgehensweise und der Wahl des jeweiligen Standpunkts abhängt. Um so notwendiger ist deren Reflexion. Nur so ist man sich gewahr, was man eigentlich tut, und in welchem Rahmen die wissenschaftlichen Aussagen gültig sind. Viele Streitigkeiten im wissenschaftlichen Diskurs beruhen auf einer Überziehung des Geltungsbereiches und/oder der Verabsolutierung des jeweiligen Beobachterstandpunkts bzw. des gerade allgemein akzeptierten wissenschaftlichen Paradigmas.

tentiell nutzen könnte. Selbst wenn der gleiche Umweltaspekt für den gleichen Zweck genutzt wird, so kann dies bei den unterschiedlichen Konstruktionen in verschiedener Weise geschehen oder auch in einem anderen bionomen Zusammenhang stehen. So ist zum Beispiel die Nutzung des Wassers als Lokomotionsmedium in sehr unterschiedlicher Weise möglich. Für diesen Zweck können jeweils andere Strukturen verwendet werden. Es besteht auch die Möglichkeit, eine funktionell gleiche Struktur in anderer Form einzusetzen. Selbst wenn bei der Fortbewegung die gleichen Strukturen in gleicher Weise genutzt werden, kann dies für den Lebenszyklus der bionomen Konstruktion jeweils eine andere Bedeutung haben. Für die genannten Zusammenhänge gibt es in der rezenten Tierwelt unzählige Beispiele. Die Voraussetzungen, um auf dem Land existieren zu können, sind nicht für alle Konstruktionen in jeder Hinsicht gleich. Für jede Konstruktion ergeben sich andere Probleme. So ist zum Beispiel das Zurechtkommen mit der Schwerkraft für eine kleine Konstruktion weniger schwierig als für eine große. Daß für alle uns bekannte Organismen an Land die Gefahr des Austrocknens besteht, liegt an ihren generell auf Wasser basierenden Strukturen. Für eine Konstruktion, deren Strukturen dagegen nicht auf Wasser beruhen, wie etwa bei einer technischen Konstruktion, existiert das Problem des Austrocknens, trotz gleicher äußerer Umweltbedingungen, nicht. Die Gefahr eines Wasserverlustes kann sich bei Organismen aber auch im Wasser ergeben, wenn die Körperflüssigkeit gegenüber dem umgebenden Medium hypoton ist. Für einen Organismus kann daher in zwei verschiedenen Lebensräumen mit sehr unterschiedlichen physikalischen Parametern das gleiche Problem bestehen. Aus den dargestellten Zusammenhängen wird ersichtlich, daß der Lebensraum zwar die physikalischen Parameter vorgibt, die Organismus-Umwelt-Beziehung aber von der Eigenart der Konstruktion bestimmt wird, da sie als autoreproduktive Einheit den aktiven Teil der Beziehung darstellt. Aus diesem Grund läßt sich die Organismus-Umwelt-Beziehung und deren Wandel im evolutionären Verlauf nicht von den Gegebenheiten des Lebensraums rekonstruieren, sondern immer nur ausgehend von den spezifischen Eigenschaften der jeweiligen Konstruktion (siehe Kapitel 1.3.3 u. 1.3.4).

Betrachtet man nun eine im Wasser lebende, mit Flossen versehene Fisch-Konstruktion, so steht diese mit dem umgebenden Medium in vielfältiger Weise in Verbindung. Einige der physikalischen Eigenschaften des Wassers wirken sich auf den Organismus eher passiv aus, während zahlreiche andere von der Konstruktion aktiv genutzt werden können. Dies betrifft große Teile der Bionomie der Konstruktion. Der Organismus kann das Medium Wasser sowohl für stoffwechselfysiologische Zusammenhänge als auch für sensorische sowie mechanische Zwecke nutzen. Die Möglichkeiten sind hier sehr vielfältig. So wird das Lösungsvermögen des Wassers von Fisch-Konstruktionen zum Beispiel zur Belieferung und Beseitigung von Atemgasen sowie für

die Exkretion von Stickstoffverbindungen durch die Kiemen genutzt. Das gleiche gilt für die Aufnahme und Abgabe von Salzen. Außerdem bildet das Lösungsvermögen die Grundlage für die Nutzung des Wassers als duftstoff- bzw. geschmackstoffübertragendes Medium zur Chemorezeption (ATEMA 1987). Weitere sensorische Nutzungsmöglichkeiten betreffen die elektrische Leitfähigkeit und die Eigenschaft, Schall- und Druckwellen schnell übertragen zu können. Als sensorische Strukturen stehen hier das Labyrinth und das Seitenlinienorgan zur Verfügung. Die hohe Wärmeleitfähigkeit des Wassers ermöglicht die schnelle Abfuhr von überschüssiger Wärme. Dieser Umstand kann zur Thermoregulation genutzt werden. Mechanisch kann das umgebende Wasser neben der Nutzung als Lokomotionsmedium auch bei der Nahrungsaufnahme eine wichtige Rolle spielen, z.B. beim Einsaugen von Beute. Außerdem ermöglicht die gegenüber den Körpergeweben etwa gleich hohe Dichte des Wassers, die auf den Organismus wirkende Schwerkraft auszugleichen bzw. zu neutralisieren. Die Aufzählung der für eine Fisch-Konstruktion im Zusammenhang mit dem Lebensraum Wasser nutzbaren bzw. relevanten Parameter ließe sich problemlos fortsetzen.

Im Gegensatz zu den im Wasser lebenden Fisch-Konstruktionen ist die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion in ihrem Lebensraum nicht von einer Flüssigkeit, sondern von einem Gasgemisch umgeben. Da sich die physikalischen Eigenschaften der Luft von denen des Wassers unterscheiden, liegen auch andere Einflüsse vor, die sich auf den Organismus auswirken bzw. von diesem in spezifischer Weise genutzt werden können. Auch hier sind die Nutzungsmöglichkeiten vielfältig. Sie betreffen ebenfalls die gesamte Bionomie der Konstruktion und äußern sich sowohl in mechanischer als auch in stoffwechselfysiologischer und sensorischer Hinsicht. Da sich Schallwellen auch in Gasen ausbreiten wenn auch weniger schnell als in Flüssigkeiten - kann die umgebende Luft zur Schallübertragung auf das Gehörorgan der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion genutzt werden. Niederfrequente Schallwellen bzw. Erschütterungen können aber auch direkt über den Boden auf die Konstruktion übertragen und von den Körpergeweben zum Gehörorgan weitergeleitet werden (siehe in diesem Zusammenhang auch FREY & HERKNER 1992). Durch den großen Unterschied zwischen der Dichte und Trägheit der schalleitenden Luft und der Endolymphe des Gehörorgans ergeben sich Übertragungsprobleme, die jedoch bei rezenten Tetrapoden durch die Nutzung des Staples als akustischen Verstärker ausgeglichen werden können. Gleichzeitig ermöglicht der Dichteunterschied die Wahrnehmung von hochfrequenten Schallwellen. Durch die geringe Dichte und die ebenso geringe elektrische Leitfähigkeit der Luft besteht weder die Möglichkeit der Nutzung eines Seitenlinienorgans zur Wahrnehmung von Druckwellen bzw. niederfrequenter Schallwellen noch eignet sich das Medium zur Elektrorezeption. Andere Sinnesorgane, wie etwa das Gleich-

gewichtsorgan oder ein möglicherweise vorhandener Magnetsinn, sind von dem Lebensraumwechsel nicht betroffen, da hierbei physikalische Zusammenhänge genutzt werden, die unabhängig vom umgebenden Medium sind.

Die im Vergleich zu den Körpergeweben geringe Dichte der Luft (~800:1) kann auch im Zusammenhang mit dem optischen Apparat genutzt werden. Da sowohl die Cornea als auch das Kammerwasser und der Glaskörper etwa den gleichen Brechungsindex wie Wasser aufweisen, können die Lichtstrahlen unter Wasser nur von der Linse gebrochen werden (LAND 1987, PENZLIN 1996). An Land besteht dagegen die Möglichkeit, die Lichtbrechung auch durch die Wölbung der Cornea zu beeinflussen. Da Luft wesentlich lichtdurchlässiger ist als Wasser, können die Lichtsinnesorgane an Land prinzipiell auch zur Fernsicht bzw. Fernorientierung genutzt werden. Außerdem können sich Duftmoleküle im Gasgemisch verbreiten und den Chemorezeptoren des Geruchsepithels zugänglich werden (ATEMA 1987). Da Chemorezeptoren an Schleimhäute gebunden sind, besteht im Kontakt mit Luft das Problem des Wasserverlustes durch Verdunstung. Eine über die Körperoberfläche verteilte Lage der Geschmacksrezeptoren, wie sie etwa bei Fisch-Konstruktionen auftritt, ist daher an Land schwer realisierbar und außerdem wenig sinnvoll. Im Fall der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion befinden sich die Geruchs- und Geschmacksrezeptoren in interner Lage, so daß der Wasserverlust durch das an diesen Orten geringe H₂O Partialdruckgefälle klein gehalten werden kann.

Der Wasserhaushalt stellt allgemein für einen an Land lebenden Organismus ein zentrales Problem dar, selbst wenn die umgebende Luft mit Wasserdampf gesättigt ist. So kann bei Wirbeltieren Stickstoff nicht in Form von Ammoniak ausgeschieden werden, ohne gleichzeitig große Mengen Wasser abzugeben. Dieser Verlust muß durch eine entsprechend große Wasseraufnahme wieder ausgeglichen werden. In diesem Fall würde eine enge Bindung an offene Wasserkörper bestehen. Eine andere Möglichkeit zur Aufrechterhaltung des Wasserhaushalts besteht, bekannterweise, in der Verringerung der Wasserabgabe durch Ausscheidung des Stickstoffs in Form von Harnstoff oder der wasserunlöslichen Harnsäure (EVANS 1987, SCHMIDT-NIELSEN 1990, ECKERT et al. 1993, PENZLIN 1996). Für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion soll die Exkretion von Harnstoff angenommen werden.

Die allermeisten Fischkiemen sind nur in direktem Kontakt mit Wasser funktionstüchtig. Bei Berührung mit trockener Luft nehmen sie sogar Schaden. Außerdem kollabieren die zarten Kiemenstrukturen durch die Wirkung der Schwerkraft und die hohe Oberflächenspannung der dünnwandigen Epithelien. Eine Entfaltung ist bei diesem Kiementyp nur unter Wasserbedeckung möglich. Sind die Kiemenstrukturen jedoch derber aus-

gebildet und verstärkt, können sie auch zur direkten Luftatmung genutzt werden. Entsprechende Kiementypen sind bei verschiedenen rezenten Fischformen wie *Synbranchus*, *Hypopomus*, *Anguilla*, *Mniertes* und einigen Grundeln (Gobiidae) wie etwa *Periophthalmus* oder *Boleophthalmus* realisiert (SINGH & MUNSHI 1968, JOHANSEN 1970, GRAHAM 1973, 1976). Bei diesen erfolgt ein bestimmter Anteil der Luftatmung direkt über die Kiemen, während der Rest von anderen Strukturen übernommen wird. Die Effizienz der aquatischen Respiration ist jedoch bei diesen Kiementypen durch die vergleichsweise hohe Diffusionsbarriere und die geringe Oberfläche stark limitiert. Neben der Nutzung besonders strukturierter Kiemen bestehen bei Wirbeltieren verschiedene Möglichkeiten, atmosphärische Luft als Respirationmedium zu nutzen. Dabei steht generell ein gut durchblutetes respiratorisches Epithel in direktem Kontakt mit dem Gasgemisch. Durch die geringe Diffusionsbarriere und die notwendigerweise große Oberfläche dieser Gewebe besteht jedoch zwangsläufig die Gefahr, Wasser zu verlieren. Eine respiratorische Nutzung äußerer Körperoberflächen (Hautatmung) ist daher, ohne essentielle Wasserverluste, nur in einer entsprechend mit H₂O gesättigten Umgebung möglich. Außerdem ist die Körperoberfläche nur bei kleinen Organismen im Verhältnis zum Körpervolumen ausreichend groß um einen effektiven Gasaustausch mit der umgebenden Luft zu gewährleisten. Eine exzessive Oberflächenvergrößerung durch Hauteinfaltungen und/oder entsprechende Auswüchse würde nicht nur den Lokomotionsapparat behindern und die Gefahr von mechanischen Verletzungen drastisch erhöhen, es wäre auch strukturell schwer vorstellbar, die fein gefalteten Respirationsepithelien unter voller Wirkung der Schwerkraft stabil zu halten und vor dem Kollabieren zu bewahren. Die Nutzung der Körperoberfläche als Respirationsstruktur ist daher an Land aus den dargestellten Gründen entsprechend begrenzt. Im Gegensatz dazu treten die genannten Probleme bei inneren Respirationsepithelien gar nicht oder nur in geringem Maße auf. Sie sind nicht nur vor äußeren mechanischen Einflüssen geschützt, sondern auch bedeutend weniger von Wasserverlust betroffen, insbesondere wenn die luftzuführende Öffnung in die Atemkammer eng ist. Auch eine Oberflächenvergrößerung, etwa durch Faltenbildung, ist hier vergleichsweise unproblematisch.

Bei Wirbeltier-Konstruktionen bestehen zahlreiche strukturelle Möglichkeiten, innere Oberflächen zur Respiration atmosphärischen Sauerstoffs umzugestalten. Dies kann die Kiemenkammern, den Mundraum und den Gastrointestinaltrakt betreffen (siehe Kapitel 3.4.3). Unter den rezenten Fischen finden sich vielfältige Realisierungsmöglichkeiten (DAS 1927, MUNSHI 1965, 1976, 1985, GANS 1970 b, JOHANSEN 1970, GRAHAM 1976, FÄNGE 1976, H.M. PETERS 1978, LIEM 1984, 1985, STERBA 1990, GRAHAM 1994). So kann die Oberfläche der Kiemenkammern vergrößert und stark vaskularisiert sein, wie dies bei *Hypopomus*, *Monopterus* und bei einigen Grundeln (Gobiidae) der Fall ist. Bei den Labyrinth-

fischen (Anabantoidei), den Kiemensack- und Kiemenschlauchwelsen (Clariidae bzw. Heteropneustidae) liegen dagegen paarige Aussackungen der Kiementaschen vor. Der Gastrointestinaltrakt wird von sehr vielen Fischformen zur Luftatmung genutzt, beispielsweise bei zahlreichen Harnisch- und Schwielenwelsen (Loricariidae bzw. Callichthyidae) sowie bei einigen Schmerlen (Cobitidae). Keine der bisher genannten Realisierungsformen kommt jedoch als konstruktives Ausgangsstadium für die Entstehung einer Tetrapodenlunge in Frage, da eine lückenlose evolutionäre Ableitung unter Anwendung des Ökonomieprinzips nicht formulierbar wäre. Auch eine zur Luftatmung geeignete Schwimmblase, wie sie bei verschiedenen rezenten Teleostern wie *Erythrinus*, *Pantodon*, *Osteoglossum*, *Arapaima*, *Notopterus*, *Xenomystus*, *Gymnarchus*, *Phractolaemus*, *Lebiasina*, *Umbra* oder auch bei dem marinen *Megalops* vorkommt, scheidet aufgrund ihrer unpaaren Natur als Ausgangsstruktur für die Entwicklung einer paarigen Lunge aus. Der Erwerb einer sekundären Paarigkeit wäre evolutionär nicht begründbar.

Schwimmblasen kommen auch aufgrund ihrer Einbindung in den Blutkreislauf nicht als Vorstruktur für die Entwicklung einer Tetrapodenlunge in Frage. Nach dem in Kapitel 3.4.3 dargestellten Evolutionsmodell entsprechen Schwimmblasen Aussackungen des Vorderdarms, die sich nach dorsal in das mediane Bauchcoelomseptum ausdehnen und damit zwangsläufig unpaar sind. Die Blutversorgung ähnelt daher der des Darms. So entspringen die zuliefernden Blutgefäße von der Aorta dorsalis bzw. Arteria coeliacomesenteria (FÄNGE 1976), und das Blut der abführenden Gefäße mündet caudal vom Herz in den Körperkreislauf. Nach SATCHELL (1976) führen die Venen der Schwimmblase bei der Mehrzahl der Teleostei in das Pfortadersystem und die Kardinalvenen. Durch das genannte Arrangement vermischt sich das vom Respiationsorgan kommende, sauerstoffreiche Blut, noch vor dem Eintritt in das Herz, mit dem desoxygenierten Blut des Körperkreislaufs. Bei Tetrapoden und Lungenfischen mündet die Lungenvene dagegen direkt ins Herz, wodurch die strukturellen Voraussetzungen für eine funktionelle Trennung der beiden Blutströme prinzipiell vorhanden sind (JOHANSEN et al. 1968 a). Gerade dies ist jedoch im Fall eines Gefäßsystems, bei dem das venöse Blut des Respiationsorgans caudal vom Herz in den Körperkreislauf eingespeist wird, nicht möglich (JOHANSEN 1970, BURGGREN & JOHANSEN 1986). Es besteht daher auch kein evolutionärer Weg zur Entstehung eines Tetrapodenherzes. Es zeigt sich damit, daß vom Vorderdarm bzw. Gastrointestinaltrakt abgeleitete Respiationsorgane als Vorläufer für die Entwicklung einer Tetrapodenlunge aus verschiedenen Gründen ausscheiden.

Als Vorkonstruktion für die Entwicklung einer Tetrapodenlunge kommen nur Derivate des Schlundraumes in Frage, die sich als paarige Aussackungen in die Bauchcoelomkammer ausdehnen (siehe Kapitel 2.4.3).

Dabei muß die Blutversorgung primär über Gefäße der Kiemenarterien erfolgen und das venöse Blut direkt in das Atrium einmünden. Dies ist unter den rezenten Fischen ausschließlich bei den Dipnoern der Fall. Bei den Polypteriformes (*Polypterus*, *Calamoichthys*) liegen zwar in der Bauchcoelomkammer paarige, respiratorisch genutzte Lungen vor, das Blut der Lungenvene mündet jedoch nach JOHANSEN (1970) caudal vom Herz in den Körperkreislauf, wodurch eine funktionelle Trennung der beiden Blutströme evolutionär unmöglich wird. Es scheint, daß auch im Fall von Luftatmungsorganen, die sich aus dem Mund-Schlund-Raum ableiten lassen, verschiedene Realisierungsmöglichkeiten existieren. So liegen bei den Schlangenkopffischen (Channiformes) und Sumpfaalen (*Amphipnous*) paarige Suprabranchialkammern vor (DAS 1927), die nach MUNSHI (1976, 1985) Derivate des Pharynx darstellen. Im einfachsten Fall ist der Mundraum, ohne besondere Aussackungen, allein durch eine entsprechend starke Vaskularisierung der Epithelien respiratorisch nutzbar. Dies findet sich beispielsweise bei den rezenten Fischformen *Electrophorus* und *Gillichthys* (JOHANSEN et al. 1968 b bzw. GRAHAM 1976). Bei allen genannten Realisierungsformen münden jedoch die vom Luftatmungsorgan kommenden Blutgefäße caudal vom Herz in den Körperkreislauf.

Die Nutzung der Luft als Respirationsmedium anstelle von Wasser hat zahlreiche Konsequenzen für den Organismus, da die Unterschiede der physikalischen Eigenschaften der beiden Medien sehr groß sind (Zusammenstellungen der Unterschiede finden sich bei DEJOURS 1976, 1987, 1994, SCHMIDT-NIELSEN 1990 u. BURGGREN & ROBERTS 1991). Im Gegensatz zur im Wasser gelösten Sauerstoffmenge ist der O₂-Gehalt der Luft nicht nur um ein vielfaches höher als im Wasser, die Verfügbarkeit des Luftsauerstoffs ist an Land auch nahezu konstant (in Wasser < 1%, in Luft ≈ 21%). So muß, um dem Wasser die gleiche Menge Sauerstoff zu entziehen wie der Luft, ein etwa 30mal größeres Volumen umgesetzt werden. Außerdem ist die Diffusionsgeschwindigkeit der Gasmoleküle in Luft etwa 10.000 mal höher als im Wasser. Dazu kommt, daß Wasser im Vergleich zu Luft eine um Größenordnungen höhere Dichte und Viskosität aufweist. Der Respirationsaufwand - insbesondere der mechanische - ist daher im Verhältnis zur Stoffwechselrate bei Organismen, die Wasser als Respirationsmedium nutzen, allgemein um ein vielfaches höher als bei Luft ventilierenden Formen (SCHEID 1987). Ein rhythmisches Füllen und Entleeren des Atmungsorgans, wie es bei Lungen der Fall ist, wäre mit Wasser als Respirationsmedium, aufgrund seiner hohen Massenträgheit und Viskosität, nicht nur ineffektiv, sondern auch extrem aufwendig (SCHMIDT-NIELSEN 1990, PENZLIN 1996). Bei Fisch-Konstruktionen ist der Weg des Atemwassers über das Respirationsorgan bekannterweise unidirektional. Durch die Nutzung des Gegenstromprinzips (Konvektion + Perfusion) arbeiten die Kiemen der Fische äußerst effizient, wodurch der Sauerstoffbedarf in oxigeniertem Wasser, trotz der ungünstigen Re-

spirationsbedingungen, gedeckt werden kann. Da Kohlendioxid, im Gegensatz zu Sauerstoff, in Wasser gut löslich ist, kann es leicht aus dem Blut eliminiert werden. Dies und die hohe Effizienz des Kiemenapparates, gepaart mit dem Umstand, daß die Diffusionskonstante für CO₂ im Wasser 28mal höher ist als die für O₂, erlauben es, den CO₂-Partialdruck im arteriellen Blut extrem gering zu halten. Nach SCHMIDT-NIELSEN (1990) kann er hier prinzipiell nicht über 5 mm Hg (0,67 kPa) steigen.

Im Gegensatz zum Wasser sind die Diffusionskonstanten (K) für O₂ und CO₂ in der Luft etwa gleich. Da bei luftatmenden Organismen die zur Deckung des Sauerstoffbedarfs notwendige Ventilationsrate verglichen mit Kiemenatmern gering sein kann, ist die Kohlendioxidabgabe über die Lunge aufgrund der ähnlichen K_{O₂} und K_{CO₂} Werte beschränkt. So kommt es, daß der CO₂-Partialdruck im arteriellen Blut bei ausschließlich lungentatmenenden Wirbeltieren deutlich höher liegt als bei Kiemenatmern (nach Angaben von PENZLIN 1996 u. SCHMIDT-NIELSEN 1990 etwa 5-40 mal so hoch), obwohl die K_{O₂} bzw. K_{CO₂} Werte der Luft die des Wassers um Größenordnungen übersteigen (~300.000 mal höher für O₂ u. ~11.000 mal höher für CO₂). Die Nutzung der Luft als Respirationsmedium wirkt sich damit auch auf das Säure-Base-Gleichgewicht des Blutes aus (HILL 1976, DEJOURS 1976, 1989, RAHN & DEJOURS 1987). So muß ein ausschließlich über die Lunge atmender Organismus über ein entsprechendes Puffersystem bzw. über einen H⁺ Eliminierungsmechanismus verfügen, um eine respiratorische Acidose zu verhindern. Bei rezenten Tetrapoden, deren Atmung allein über die Lunge erfolgt, kann Sauerstoff auch bei hoher CO₂-Konzentration im Blut effektiv an Hämoglobin binden. Eine Übersäuerung wird hier einerseits durch die Pufferung (Kohlensäure-Hydrogencarbonat-System, Phosphate, Proteine, insbesondere Hämoglobin) und andererseits durch die aktive Ausscheidung von H⁺ über die Niere verhindert (HILL 1976, SCHMIDT-NIELSEN 1990, ECKERT et al. 1993).

Bei luftatmenden Fischen wird CO₂ zum größten Teil nicht über das Luftatmungsorgan, sondern über die Kiemen und die Haut abgegeben (JOHANSEN 1970, LENFANT & JOHANSEN 1972, SINGH 1976, RAHN & HOWELL 1976, RAHN & DEJOURS 1987, FEDER & BURGGREN 1985 b, BURGGREN & JOHANSEN 1987). Durch den bi- bzw. trimodalen Gasaustausch kann CO₂ unabhängig von der Ventilation des Luftatmungsorgans eliminiert und der CO₂-Partialdruck im Blut trotz Luftrespiration vergleichsweise gering gehalten werden. Insbesondere bei wenig effizienten Luftatmungsorganen, die nur in großen Abständen ventiliert werden, käme es durch die lang anhaltende Apnoe zu einem Anstieg des CO₂-Gehaltes im Blut. Dieser Überschuß könnte in den kurzen Ventilationsphasen nicht schnell genug über das einfach gebaute Luftatmungsorgan abgegeben werden. Um CO₂ über eine Erhöhung der Ventilationsrate zu eliminieren, muß ein effizienter Ventilationsmechanismus

vorliegen, wie es bei rezenten Vögeln, Säugetieren und Reptilien der Fall ist (Aspirationspumpe). Durch die begrenzte Fähigkeit der Fische, CO₂ über die Luftatmungsorgane abzugeben findet die Regulation des Säure-Base-Gleichgewichts auch bei luftatmenden Formen nahezu ausschließlich über die Kiemen und zu einem bestimmten Anteil über die Haut statt. Sie erfolgt über einen aktiven Ionenaustausch zwischen Na⁺ und H⁺ einerseits und zwischen Cl⁻ und HCO₃⁻ andererseits (CAMERON 1989).

Unter den rezenten Amphibienformen kann der Bau und die Effizienz der Lunge sehr verschieden sein (CZOPK 1962, BURGGREN 1989). So ist auch die Fähigkeit, CO₂ über die Lunge abzugeben, unterschiedlich ausgeprägt, was sich wiederum auf die Regulationsweise des Säure-Base-Gleichgewichts auswirkt. Während der Gasaustausch bei einigen Amphibien, wie den lungenlosen Salamandern (Plethodontidae) oder bei *Cryptobranchus alleganiensis*, allein bzw. nahezu allein über die Haut erfolgt (WHITFORD & HUTCHISON 1965 bzw. GUIMOND & HUTCHISON 1973), respirieren andere Formen wie die beiden Froscharten *Phyllomedusa sauwagii* und *Chiromantis xerampelina* nahezu ausschließlich mit Hilfe der Lungen (STINNER & SHOEMAKER 1987, SHOEMAKER et al. 1992). Zwischen diesen beiden Extremen existieren unter den rezenten Amphibien zahlreiche Abstufungen mit mehr oder weniger bimodalem Gasaustausch über die Haut (wenn vorhanden auch über die Kiemen) und die Lungen (RAHN & HOWELL 1976, RAHN & DEJOURS 1987, FEDER & BURGGREN 1985 a, b, c, DUELLMAN & TRUEB 1986, BURGGREN & ROBERTS 1991). Bei der großen Mehrheit der untersuchten rezenten Amphibien spielt die CO₂-Abgabe über die Haut eine große, wenn auch nicht immer die größte Rolle. Bei einigen erfolgt die CO₂-Ausscheidung zum größten Teil über die Haut (wenn vorhanden auch über die Kiemen), während sie bei anderen überwiegend von der Lunge bewältigt wird, so daß diese zur Regulierung des Säure-Base-Gleichgewichts genutzt werden kann (JACKSON 1987, BOUTILIER et al. 1992). Es zeigt sich dabei, daß die Lungen sowie der Ventilationsmechanismus der Amphibien (Bukkalpumpe) durchaus eine hohe Effizienz aufweisen können (MILSOM 1989, BOUTILIER et al. 1992, SHOEMAKER et al. 1992). Wie so häufig, ist auch in diesem Fall größte Vorsicht geboten, Amphibien als primitiv und quasi auf einer niedrigen evolutionären Stufe, auf dem Weg zu den Amnioten stehengebliebene Zwischenformen zu betrachten.

Der Anteil der Hautatmung am gesamten Gasaustausch ist bei den rezenten Amphibien individuell meist variabel. Er hängt in vielen Fällen von der jeweiligen Körper- bzw. Umgebungstemperatur (HUTCHISON et al. 1968, FEDER & BURGGREN 1985 b) und dem momentanen Aktivitätsgrad ab (GOTTLIEB & JACKSON 1976, SHOEMAKER et al. 1992). Im allgemeinen erhöht sich der Anteil der CO₂-Abgabe über die Lungen mit steigendem Sauerstoffverbrauch, während der Anteil der Haut-

atmung nahezu gleich bleibt (Ausnahmen siehe BURGGREN et al. 1983). Außerdem besteht eine Abhängigkeit vom gerade vorherrschenden O₂-Partialdruck des Respiationsmediums (MALVIN 1994) und vom physiologischen sowie morphologischen Zustand des jeweiligen Ontogenesestadiums (BURGGREN & WEST 1982, BURGGREN et al. 1983, FEDER & BURGGREN 1985 b, BURGGREN 1989, BURGGREN & JUST 1992). Letztlich steht der Anteil der Hautatmung im Zusammenhang mit der Körpergröße (HUTCHISON et al. 1968, FEDER & BURGGREN 1985 b). Je größer der Organismus, um so weniger eignet sich die Körperoberfläche, aufgrund der Oberflächen-Volumen-Relation, als Respiationsorgan. Der Gasaustausch über die Haut kann auch an Land eine Rolle spielen, wobei auch hier die CO₂-Abgabe meist von größerer Bedeutung ist als die O₂-Aufnahme (RAHN & HOWELL 1976). Dabei ist die Nutzung der Haut als Respiationsorgan nicht allein auf Amphibien beschränkt, sie kommt bis zu einem gewissen Grad auch bei landlebenden Reptilien (FEDER & BURGGREN 1985 b, c, BURGGREN & ROBERTS 1991) und sogar bei Säugetieren (HERREID et al. 1968, FEDER & BURGGREN 1985 b) in einem zum Teil nicht unerheblichen Maße vor. So kann der Anteil an der Hautatmung bei der Smaragdeidechse (*Lacerta viridis*) etwa 15% und bei der Breitflügel fledermaus (*Eptesicus fuscus*) etwa 12% der gesamten CO₂-Abgabe ausmachen.

Es ergibt sich nun die Frage, wie groß die Bedeutung der Hautatmung bei der Entstehung der Tetrapoden während des evolutionären Übergangs vom Wasser zum Land gewesen ist. Die Mehrzahl der Autoren geht davon aus, daß die Hautatmung im Zusammenhang mit der Reduktion der Beschuppung und einer Vaskularisierung des Integuments ein notwendiges Übergangsstadium zwischen einer reinen Kiemenatmung und einer reinen Lungenatmung darstellt (COLBERT 1955, SZARSKI 1962, HUGHES 1966, RAHN 1966, RAHN & HOWELL 1976, THOMSON 1969, 1994, LITTLE 1983, POUGH et al. 1989 u.a.). Der Grund für diese Annahme liegt zum einen in der weit verbreiteten Vorstellung, daß die rezenten Amphibien zumindest modellhaft ein evolutionäres Zwischenstadium auf dem Weg zu den voll terrestrischen Tetrapoden repräsentieren. Zum anderen wird die Notwendigkeit eines über die Haut respirierenden Übergangsstadiums mit dem Problem der CO₂-Eliminierung begründet, das sich durch den zunehmenden Verlust der Kiemen ergibt. Unter der Voraussetzung, daß der als ursprünglich angenommene bukkale Ventilationsmechanismus nicht effizient genug arbeitet, um ausreichend CO₂ über die Lunge abzugeben, würde ein Verlust der Kiemen zu einem Anstieg des CO₂-Spiegels im Blut führen, der nur durch eine stärkere Beteiligung der Haut an der CO₂-Eliminierung ausgeglichen werden könnte. Im Gegensatz zu den genannten Autoren schloß GANS (1970 a, b) die Möglichkeit einer effizienten Hautatmung, aufgrund der Beschuppung von *Ichthyostega*, des damals ältesten bekannten Tetrapodenfossils, aus. Da *Ichthyostega* über Rippen verfügt und wegen der ver-

muteten Ineffizienz der Bukkalventilation, zog er den Schluß, daß die frühen Tetrapoden ihre Lungen mit Hilfe eines rippenunterstützten Aspirationsmechanismus ventilierten, und daher das Postulat eines über die Haut atmenden Zwischenstadiums gar nicht nötig sei. Der Gebrauch einer Bukkalventilation und die respiratorische Nutzung der Haut, wie sie von einer großen Zahl der rezenten Amphibien praktiziert wird, sei danach eine Spezialisierung aufgrund einer semiaquatischen (amphibischen) Lebensweise. Die rezenten Amphibien seien daher kein Modell für die Entstehung des Respirationsmechanismus der Tetrapoden, was von GANS (1970 a) in dem Ausspruch „The frog is a red herring“ zusammengefaßt wurde. Andere schlossen sich dieser Auffassung an (z.B. ROMER 1972, WALKER 1987, PERRY 1989).

Die beiden gegensätzlichen Auffassungen zur Bedeutung der Hautatmung gehen gemeinsam davon aus, daß der aufgrund der sukzessiven Reduktion der Kiemen hervorgerufene Anstieg des CO_2 -Spiegels im Blut durch die Steigerung der Effizienz einer anderen CO_2 ausscheidenden Struktur (Haut bzw. Lunge) ausgeglichen werden muß. Nach PACKARD (1974) ist dies jedoch nicht unbedingt notwendig. Ein Anstieg des CO_2 -Spiegels sei von den frühen Tetrapoden durch die Entwicklung einer Pufferung und der damit verbundenen Verschiebung des chemischen Gleichgewichts in Richtung der HCO_3^- Konzentration durchaus tolerierbar. Welcher Auffassung man auch anhängen mag, in jedem Fall muß die durch den Verlust der Kiemen auftretende Gefahr einer respiratorischen Acidose auf irgendeine Weise verhindert werden. Offenbar gibt es hierzu verschiedene konstruktive Realisierungsmöglichkeiten. Es stellt sich nun die Frage, ob eine dieser Möglichkeiten eine Vorbedingung für die Evolution der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion sein kann. Um dies zu entscheiden, kann als Ausgangspunkt eine im Wasser lebende Fisch-Konstruktion mit paarigen Lungen angenommen werden, bei der unter hypoxischen Bedingungen die CO_2 -Abgabe zum größten Teil über die Kiemen und zu einem vernachlässigbar kleinen Teil über die Haut erfolgt. Die Aufnahme von O_2 findet dagegen in hohem Maße über die Lungen statt. Diese werden über einen zweiphasigen bukkalen Pumpmechanismus ventiliert, wie er bei den rezenten Lungenfischen vorkommt (BISHOP & FOXON 1968, McMAHON 1969, BRAINERD 1993, 1994). Die Effizienz einer solchen Bukkalpumpe ist zu gering, um CO_2 zu einem größeren Teil über die Lunge abzugeben.

Ausgehend von dieser sicherlich allgemein akzeptierten Ausgangsbedingung lassen sich verschiedene evolutionäre Wege rekonstruieren, von denen jeder seine konstruktiven Folgen hat. Ein denkbarer Weg wäre, daß die Deckung des Sauerstoffbedarfs zunehmend über die Lungen erfolgt, während die Kiemen nach wie vor in der Lage sind, CO_2 in ausreichendem Maße zu eliminieren, so daß keine Pufferung des CO_2 -Spiegels im Blut nötig ist. Unter dieser Voraussetzung kann die Oberflä-

che und/oder die Durchflutungsrate der Kiemen so weit verringert werden, wie es gerade noch für die Abgabe des Kohlendioxids zur Vermeidung einer Acidose nötig ist. Eine Entwicklung in die genannte Richtung stellt vermutlich nur in sauerstoffarmem Wasser eine Ökonomisierung gegenüber dem Ausgangsstadium dar. In sauerstoffreichem Medium dagegen wäre die O_2 -Respiration über einen effektiven Kiemenapparat sicherlich ökonomischer als über eine wenig effiziente Lunge. Aber gerade in hypoxischem Medium besteht die Gefahr, den durch die Lungen aufgenommenen Luftsauerstoff über die Kiemen wieder zu verlieren. Dies läßt sich nur vermeiden, wenn entweder die Kiemendurchblutung verringert wird, oder wenn sich das von der Lungenvene kommende oxigenierte Blut möglichst nicht mit dem Blut des Körperkreislaufs mischt, und damit nur desoxigeniertes Blut zur Kiemenoberfläche gelangt. Da im ersten Fall auch die Möglichkeit der CO_2 -Abgabe verringert wird, muß der Kohlendioxidspiegel im Blut zwangsläufig ansteigen. Dies wäre ohne eine entsprechende Pufferung nicht tolerierbar. Im anderen Fall könnte der CO_2 -Spiegel weiterhin durch die Arbeit der Kiemen niedrig gehalten werden. Die Effizienz dieses Mechanismus nimmt jedoch bei steigendem CO_2 -Partialdruck des Wassers ab und wird schließlich im Fall einer Angleichung an den P_{CO_2} des Blutes vollends wirkungslos. In hyperkapnischem Wasser wäre also ein Anstieg des CO_2 -Spiegels im Blut nicht zu verhindern. Solange eine respiratorische Acidose nur durch die CO_2 -Ausscheidung über die Kiemen vermieden werden kann, ist die Konstruktion abhängig von einem niedrigen P_{CO_2} des umgebenden Wassers. Landaufenthalte wären durch die Unfähigkeit, CO_2 in ausreichenden Mengen an die Luft abzugeben, und die fehlende Pufferung nur über sehr kurze Zeiträume möglich. Sofern die Option zur Entwicklung einer Pufferung besteht, ist es unwahrscheinlich, daß der CO_2 -Spiegel des Blutes weiterhin niedrig gehalten wird, da der Kiemenapparat bei einer höheren CO_2 -Toleranz auf einem geringen Leistungsniveau betrieben werden könnte. Die Beibehaltung eines niedrigen CO_2 -Gehalts im Blut wäre unter den oben dargestellten Voraussetzungen nur dann sinnvoll, wenn die Entwicklung einer Pufferung aus konstruktiven Gründen ausgeschlossen wäre. Dies ist jedoch auf der Basis einer Fisch-Konstruktion unwahrscheinlich. Aus den ausgeführten Überlegungen geht hervor, daß sich auch in dem dargestellten Fall der Beibehaltung der CO_2 -Abgabe über die Kiemen vermutlich eine erhöhte CO_2 -Toleranz im Blut entwickeln würde (siehe auch PERRY 1989). Für diese Annahme spricht, daß bei rezenten bi- bzw. trimodal respirierenden Formen generell ein höherer CO_2 -Spiegel im Blut vorliegt als bei allein über die Kiemen atmenden Typen.

Ein anderer evolutionärer Weg würde sich durch eine stärkere Nutzung der Haut als Respirationsorgan ergeben. Hierfür müßte zum einen die konstruktive Option zu einer Verringerung der Diffusionsbarriere bestehen und zum anderen eine Verstärkung der Vaskularisierung

des Integuments möglich sein. Beides ist nur dann der Fall, wenn die genannten Veränderungen nicht in Konflikt mit mechanischen Aufgaben der Haut geraten. Wenn beispielsweise die Schuppen notwendige Elemente der Verspannungskonstruktion und/oder des Lokomotionsapparates darstellen, können diese nicht reduziert werden. Ebenso ist auch eine Abnahme der Dicke der Bindegewebshülle unter diesen Bedingungen nicht möglich, und deren Vaskularisierung sind enge Grenzen gesetzt. Je weniger das Integument jedoch für mechanische Zwecke benötigt wird, um so mehr besteht die Möglichkeit einer respiratorischen Nutzung. Da im Wasser die Respiationsleistung der Kiemen in jedem Fall die der Haut übertrifft, stellt die Verwirklichung dieser Option nur dann eine Ökonomisierung gegenüber der Ausgangssituation dar, wenn dadurch der allgemeine Respiationsaufwand verringert werden kann, das heißt, wenn der für den Stoffwechsel notwendige Gasaustausch über die Haut energiesparender erfolgen kann als über die Kiemen. Dies ist nur unter bestimmten Bedingungen der Fall. Zum einen muß die Hautoberfläche im Verhältnis zum Körpervolumen groß sein, und zum anderen darf die Stoffwechselrate nur so hoch sein, daß die Haut den Anforderungen des Gasaustauschs gerecht werden kann. Dazu ist, aufgrund der geringeren Respiationsleistung der Haut, ein höherer O_2 -Gehalt des Wassers nötig als im Fall einer Kiemenatmung. Eine entsprechend geringe Stoffwechselrate ist bei einem ektothermen Organismus bei niedrigen Umgebungstemperaturen zu erwarten, bei denen auch mit einer hohen Sauerstoffsättigung des Wassers zu rechnen ist. Die Ökonomie der Hautatmung wird also begünstigt durch eine geringe Körpergröße, eine niedrige Umgebungstemperatur und Stoffwechselrate sowie durch eine geringe Diffusionsbarriere (zur Ökonomie der Hautatmung siehe auch GANS 1970 a, b, FEDER & BURGGREN 1985 b, JACKSON 1987). Es sind also Umstände denkbar, unter denen die Respiration über die Haut ökonomischer sein kann als über die Kiemen. In diesem Fall könnte die Hautatmung im evolutionären Verlauf gegenüber der Kiemenatmung sukzessive an Bedeutung gewinnen. Dieselben Umstände würden auch zu einer Reduktion der respiratorischen Nutzung der Lungen führen.

Im Gegensatz dazu wirken sich Bedingungen, die eine stärkere Nutzung der Lungen zur Sauerstoffaufnahme fördern, wie hohe Umgebungstemperaturen und geringer O_2 -Gehalt des Wassers, negativ auf die Fähigkeit aus, den für den Stoffwechsel notwendigen Gasaustausch über die Hautatmung zu decken. Da unter diesen Umständen die Bedeutung der Kiemen und der Haut zur Sauerstoffversorgung stark zurücktritt, äußert sich deren Respiationsaktivität überwiegend in der Abgabe von CO_2 . Damit fällt die Sauerstoffrespiationsleistung sowie der O_2 -Gehalt des Wassers als limitierender Faktor einer respiratorischen Nutzung der Haut weg. Da der Aufwand zur Abgabe von Kohlendioxid durch dessen hohe Wasserlöslichkeit gering ist, muß der Respiationsmechanismus zur Eliminierung des anfallenden CO_2 bei

weitem nicht so leistungsfähig sein, wie er für die Aufnahme von Sauerstoff nötig wäre. Eine ausreichend hohe Abgabe von CO_2 kann daher auch unter weniger günstigen Bedingungen über die Haut erfolgen. Dies ist im Gegensatz zur Deckung des Sauerstoffbedarfs bei einem geringeren Verhältnis zwischen Hautoberfläche und Körpervolumen, einer höheren Temperatur und ebenfalls höheren Stoffwechselrate sowie bei einer größeren Diffusionsbarriere der Fall⁷⁶. Es ist daher denkbar, daß die Bedeutung der im Vergleich zur Kiemenrespiration weniger aufwendigen Hautatmung auch unter den für die Nutzung der Lungenatmung förderlichen Bedingungen zunehmen kann. Bei niedrigem O_2 -Gehalt des Wassers besteht jedoch, wie schon im Fall der Kiemen erwähnt, die Gefahr, Sauerstoff an die Umgebung zu verlieren. Sofern es auf der Basis des Blutkreislaufsystems möglich ist, sollte daher möglichst desoxygeniertes Blut an die Hautoberfläche gelangen. Voraussetzung ist auch hierbei eine möglichst effektive funktionelle Trennung des von der Lungenvene kommenden oxigenierten Blutes von dem desoxygenierten Blut des Körperkreislaufs⁷⁷. Wenn die CO_2 -Abgabe in ausreichendem Maße über die Haut erfolgen kann, besteht die Möglichkeit, den an den Kiemen stattfindenden Sauerstoffverlust durch eine Verringerung der Kiemenaktivität zu verhindern. Unter diesen Umständen würde eine völlige Reduktion der Kiemen im evolutionären Verlauf eine Ökonomisierung des Respiationsaufwands darstellen. Das Ergebnis dieser Entwicklung wäre ein bimodal respirierender Organismus, der seinen Sauerstoffbedarf überwiegend über die Lungen deckt, und bei dem die CO_2 -Abgabe zum größten Teil über die Haut erfolgt.

Die dargestellten Zusammenhänge zeigen Bedingungen auf, unter denen es bei einer im Wasser lebenden Fisch-Konstruktion evolutionär zu einer Zunahme der Bedeutung der Hautatmung kommen kann. Im ersten geschilderten Fall, für dessen Realisierung speziellere Voraussetzungen erfüllt sein müssen, erfolgt sowohl die Sauerstoffaufnahme als auch die CO_2 -Abgabe gleichermaßen über die Haut, während diese im zweiten Fall vorrangig zur CO_2 -Eliminierung genutzt wird. In beiden Fällen ist es unwahrscheinlich, daß der CO_2 -Spiegel des Blutes weiterhin niedrig gehalten wird, da die Respiationsleistung bei einem stärkeren Partialdruckgefälle erhöht, bzw. der Respiationsaufwand verringert werden könnte. Eine Verbesserung der CO_2 -Pufferung würde also eine Erhöhung der Respiationsökonomie darstellen. Es ist daher anzunehmen, daß sich mit zunehmender Bedeutung der Hautatmung zwangsläufig auch eine entsprechend effiziente Pufferung entwickeln würde. Das gleiche gilt, wenn Kohlendioxid nicht, wie in den bisher dargestellten Fällen, über die Haut oder die Kiemen,

⁷⁶ Voraussetzung ist, daß der P_{CO_2} des Wassers gegenüber dem des Blutes nicht zu hoch ist.

⁷⁷ Bei rezenten Amphibien kann die Hautatmung durch die Leitung der Blutströme effektiv reguliert werden (FEDER & BURGGREN 1985 b, c, BOUTILIER et al. 1992, MALVIN 1994).

sondern über die Lunge abgegeben wird. Denn selbst wenn es möglich wäre, über einen entsprechend effizienten Respirationsmechanismus so viel Kohlendioxid über die Lungen abzugeben, daß es nicht zu einem Anstieg des CO_2 -Spiegels im Blut kommen würde, wäre es ökonomischer, die Lungen auf einem niedrigeren, zur Deckung des Sauerstoffbedarfs ausreichenden Aktivitätsniveau zu betreiben und eine Azidose durch die Entwicklung einer Pufferung zu vermeiden.

Es stellt sich nun die Frage, unter welchen Bedingungen es evolutionär zu einer verstärkten Nutzung der Lungen zur CO_2 -Eliminierung kommen kann. Da der Ventilationsaufwand zur Deckung des Sauerstoffbedarfs geringer ist als zur Ausscheidung von CO_2 , ist es vermutlich ökonomischer, wenn die CO_2 -Abgabe über die Kiemen und/oder die Haut erfolgt, und dadurch die Ventilationsfrequenz auf einem niedrigen Niveau gehalten werden kann. Solange sich der Organismus im Wasser aufhält, ist es daher unwahrscheinlich, daß die Lungen zu einem hohen Anteil zur CO_2 -Ausscheidung genutzt werden. Der erhöhte Ventilationsaufwand würde sich nur dann rechtfertigen, wenn entweder die Möglichkeit der CO_2 -Abgabe ins Wasser nicht bestünde, z.B. unter hyperkapnischem Bedingungen, oder wenn der Stoffwechsel auf einem so hohen Niveau betrieben würde, daß die Lungen zur Deckung des Sauerstoffbedarfs ohnehin permanent ventiliert werden müßten. Beide Bedingungen sind jedoch für einen Tetrapodenvorläufer höchst unwahrscheinlich. Es ist daher eher anzunehmen, daß sich eine effiziente Lungenatmung erst mit zunehmenden Landaufenthalten entwickeln kann. Sofern die Haut jedoch in der Lage ist, CO_2 auch an Land in ausreichenden Mengen abzugeben, besteht auch hier zunächst keine Notwendigkeit, die Ventilationsfrequenz der Lunge zu steigern. Aufgrund der Austrocknungsgefahr ist hierfür allerdings ein hoher $P_{\text{H}_2\text{O}}$ der Luft Voraussetzung. Eine sukzessive Verlagerung der CO_2 -Abgabe auf die Lungen könnte sich auf dieser Basis erst dann vollziehen, wenn die Haut aufgrund zu trockener Luft als Respirationsorgan ausschiede, und/oder wenn sich die Ventilationsrate durch eine Zunahme des Aktivitätsniveaus erhöhen würde. Wenn die Haut primär nicht als Respirationsorgan nutzbar wäre, bliebe an Land nur noch die Möglichkeit, das aus dem Stoffwechsel anfallende Kohlendioxid entweder über die Lungen abzugeben oder einen drastischen Anstieg des P_{CO_2} des Blutes in Kauf zu nehmen. Im letzteren Fall wären keine dauerhaften Landexkursionen möglich, und das Wasser müßte regelmäßig zur CO_2 -Eliminierung über die Kiemen aufgesucht werden.

Um CO_2 in ausreichendem Maße über Lungen abgeben zu können, so daß lange Landaufenthalte möglich werden, muß sich ein effektiver Ventilationsmechanismus entwickeln. Prinzipiell wäre dies durch eine Leistungssteigerung der Bukkalpumpe oder die Umstellung auf einen Aspirationsmechanismus denkbar. Welche der beiden Möglichkeiten realisiert werden kann, hängt von

den jeweils vorliegenden konstruktiven Voraussetzungen ab. Um den für die Aspiration von Luft notwendigen Unterdruck erzeugen zu können, muß die Möglichkeit bestehen, die Lungen so zu erweitern, daß Luft einströmen kann. Da die Lunge aufgrund ihres Baus nicht die Fähigkeit besitzt, sich aus eigener Kraft zu erweitern, verhält sie sich bei dem Aspirationsvorgang stets passiv. Bekannterweise wird die passive Volumenzunahme der Lunge bei rezenten Tetrapoden durch die Erweiterung der Bauchcoelomkammer über die Vermittlung der volumenkonstanten Coelomfüllung bewirkt. Dies kann, wie die vielfältigen aspirativen Ventilationsmechanismen der verschiedenen Formen zeigen, auf unterschiedliche Weise erfolgen (GANS & HUGHES 1967, GAUNT & GANS 1969, GANS & CLARK 1976, DUNCKER 1978 a, b, PERRY & DUNCKER 1978, 1980, PERRY 1983, MILSOM & VITALIS 1984). Dabei wird entweder die gesamte Bauchcoelomkammer erweitert oder nur ein bestimmter Teil. Prinzipiell ist die Erzeugung von Unterdruck innerhalb einer hydraulischen Hülle-Füllungs-Konstruktion nicht ganz einfach, da die mechanische Kohärenz von der Prallheit, also dem Innendruck ihrer hydraulischen Untereinheiten abhängig ist⁷⁸. Um einen Unterdruck in einer hydraulischen Untereinheit, etwa in der Bauchcoelomkammer, erzeugen zu können, muß diese von den umgebenden Kammern völlig von Druck entlastet werden. Die Wände des Raums, in dem Unterdruck erzeugt werden soll, dürfen also nicht nachgeben. Eine einfache Lösung dieses Problems besteht in der Aussteifung der Wände im vorliegenden Fall der Rumpfwand durch Hartteile⁷⁹. Diese können entweder intern, also innerhalb des interseptalen Kontinuums, liegen (endoskelettale Strukturen) oder extern als Schalenelemente (dermale Strukturen) aufgelagert sein. Der erste Fall ist bei aspirativ ventilierenden rezenten Tetrapoden in Form des Rippenkorbes realisiert. Der zweite Fall findet sich bei Flösselhechten (Polypteriformes) in Form der Rhomboidbeschuppung (Abb. 5.29). Bei diesen erfolgt die Exhalation durch die aktive Kontraktion der Lunge, wodurch sich die Rumpfwand einbeult, und sich die aufgelagerten Rhomboidschuppen übereinanderschieben, so daß die sie verbindenden Ligamente unter Zugspannung geraten. Die Ausdehnung der Rumpfwand während der Aspiration erfolgt dann durch die elastische Rückstellkraft des Schuppenkleides und seiner Ligamente (BRAINERD et al. 1989, WALKER & LIEM 1994). Die Erweiterung des Rumpfes erfolgt hier also passiv. Da ein großer Teil der fossilen Sarcopterygier mit einer den Flösselhechten analogen Rhomboidbeschuppung versehen war, kann nicht ausgeschlossen werden, daß auch hier die

⁷⁸ Aus demselben Grund ist es für völlig weichkörperige Organismen, wie etwa Anneliden und Mollusken, technisch auch nicht einfach, Nahrung in den Mundraum zu transportieren. Aber auch hier gibt es bekannterweise konstruktive Lösungsmöglichkeiten.

⁷⁹ Grundsätzlich gäbe es für dieses Problem auch rein hydraulische Lösungen, doch wären diese wesentlich schwieriger zu realisieren, und schwer mit den anderen Aufgaben der Konstruktion zu vereinbaren.

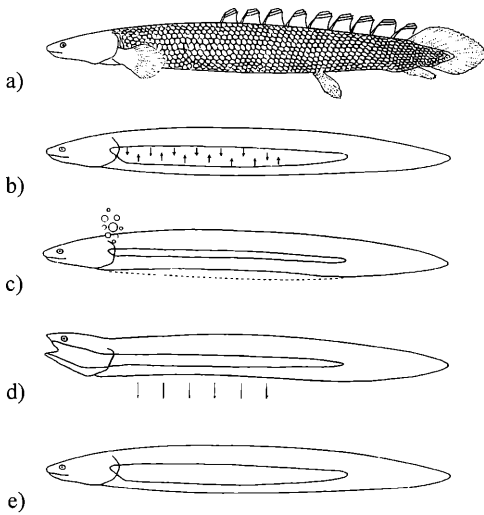


Abb. 5.29 Aspirative Ventilation mit Hilfe der Rhomboidbeschuppung bei *Polypterus* (a). Durch die Kontraktion der Lunge (b) erfolgt die Exhalation durch die Kiemenöffnungen (c). Dabei beult sich die Rumpfwand ein und die Schuppen überschieben sich, wodurch die sie verbindenden Ligamente gespannt werden. Durch die elastische Rückstellkraft der sich entspannenden Rhomboidbeschuppung wird ein Unterdruck in der Lunge erzeugt, der zur Inhalation von Luft führt (d), bis die Lunge wieder gefüllt ist (e). (Umgezeichnet nach BRAINER et al. 1989).

Möglichkeit der Nutzung eines solchen Aspirationsmechanismus offen stand. Prinzipiell wäre auf der Basis einer Außenversteifung durch Schalenelemente auch ein aktiver Erweiterungsmechanismus denkbar, wenn die Ränder der sich überlappenden Teile der Schalenelemente muskulär miteinander verbunden wären. Ein solcher Fall ist jedoch aus der rezenten oder fossilen Tierwelt bislang nicht bekannt. Im Fall der Innenaussteifung der Rumpfwände kann die Erweiterung des Rumpfes durch aktive Bewegung der Rippen erfolgen. Voraussetzung ist, daß die Rippen nicht unbeweglich in die Verspannungsstrukturen eingebunden sind oder in starrer Verbindung mit dem Axialskelett stehen. Außerdem muß die Rumpfsseitenwandmuskulatur lagig aufgebaut sein und zumindest ein Teil direkt an den Rippen angreifen. Hierzu schreibt PERRY (1989, S. 33/34): „Several anatomical changes are necessary in order to separate rib movement from locomotor efforts and thus to allow effective costal breathing. The most important of these changes are (1) the direct attachment of both the internal and external oblique muscles to the rib (i.e. elimination of myosepta); (2) the dissociation of the anterior ribs from the head (i.e. neck formation); and (3) complete separation of the muscle sheets so that they are free to slide over one another.“ Eine aktive Aspiration ist aber auch ohne Rippenbewegungen möglich, etwa durch die Bewegung eines die Bauchcoelomkammer teilenden

Septums. Hierzu gibt es unter den rezenten Tetrapoden zahlreiche Realisierungsmöglichkeiten, etwa im Fall der Chamäleons, der Schildkröten, der Krokodile und der Säugetiere (GANS & HUGHES 1967, GAUNT & GANS 1969, GANS & CLARK 1976, DUNCKER 1978 a, b). Aber auch in diesen Fällen ist die Aussteifung der Rumpfsseitenwand für die Funktion der Aspirationspumpe unbedingt notwendig.

Sind keine Rippen oder mit den Schuppen der Flöselhechte analoge externe Strukturen vorhanden, die die Rumpfwände aussteifen, bleibt für eine effektive Abgabe von CO_2 über die Lunge nur die Möglichkeit, die Leistung der Bukkalpumpe auf ein Niveau zu steigern, wie es etwa bei bestimmten, voll terrestrisch lebenden, rezenten Fröschen der Fall ist (siehe oben). Daß sich die Rippen erst nachträglich zusammen mit der Entstehung einer Aspirationspumpe entwickeln, wie es von GANS (1970 a) angenommen wird, ist schwer vorstellbar, da diese erst dann zur Erzeugung eines Unterdrucks nutzbar wären, wenn sie schon eine den Rumpf wenigstens zum Teil umfassende Länge besäßen. Im Fall einer schon funktionstüchtigen Aspirationspumpe, die mit Hilfe einer Rhomboidbeschuppung arbeitet, könnten die entstehenden Rippen jedoch schon in einer frühen Entwicklungsphase die Ventilation unterstützen. Die sich nach ventral ausbreitenden Rippen könnten dann die Rhomboidschuppen sukzessive von ihrer ventilatorischen Funktion ablösen. Als letztes bliebe die Bauchbeschuppung zurück. Die bei zahlreichen karbonischen Tetrapoden, aber auch bei *Acanthostega* und *Tulerpeton* auftretende, starke Beschuppung der Ventralseite des Rumpfes könnte eventuell in diesem Zusammenhang stehen. Trotzdem bleibt unklar, unter welchen Bedingungen Rippen entstehen⁸⁰ Rippen finden sich sowohl bei Fischen als auch bei Tetrapoden. Aber auch rippenlose Formen treten in beiden Gruppen auf. Die rezenten Lungenfische besitzen zwar Rippen, diese werden jedoch nicht zur Erzeugung eines Unterdrucks genutzt. Möglicherweise muß hierzu die Rumpfsseitenwandmuskulatur wie im Fall der Tetrapoden durch das ausge dehnte Becken so weit von der Schwanzmuskulatur abgekoppelt sein, daß diese weniger in den axialen Antriebsapparat integriert ist und sich damit entsprechend differenzieren kann. Dieser Vermutung konnte bis jetzt noch nicht nachgegangen werden. Es bleibt also ungewiß, unter welchen Umständen Rippen entstehen bzw. zur Respiration genutzt werden können. Es wird hier jedoch davon ausgegangen, daß die Entwicklung von Rippen evolutionär nicht unbedingt im Zusammenhang mit der Respiration stehen muß, auch wenn diese - sind sie erst einmal entstanden - zur Ventilation genutzt werden können. Bei der Entstehung der Tetrapoden können die

⁸⁰ Nach dem in Kapitel 3.3 vorgelegten Gnathostomen-Evolutionsmodell können Rippen nur in den interseptalen Kanälen, die von den auf das Bauchcoelomseptum treffenden Quersepten gebildet werden, entstehen. Unklar ist, warum bei einigen Fischformen, diese Option nutzend, Rippen gebildet werden und bei anderen nicht.

Rippen prinzipiell schon bei den fischartigen Vorläufern vorhanden gewesen sein, sie können aber auch möglicherweise erst mit der Entwicklung einer Tragkonstruktion entstanden sein. Dies wäre vor allem bei großen Konstruktionen zu erwarten.

Die dargestellten evolutionären Wege zeigen verschiedene Möglichkeiten auf, wie sich, bezogen auf die Respirationsweise, ein Wechsel von einer aquatischen zu einer terrestrischen Lebensweise vollziehen kann. Es konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß sich in jedem Fall zunächst eine Pufferung entwickelt, die höhere CO_2 -Konzentrationen im Blut erlaubt, wodurch eine respiratorische Acidose vermieden werden kann. Dies steht in Einklang mit den Ergebnissen von PACKARD (1974). Mit einer effizienten Pufferung ergibt sich auch dann die Möglichkeit von Landaufenthalten, wenn weder die Haut noch die Lunge zu einer ausreichenden CO_2 -Eliminierung in der Lage ist. Ließe sich dieser Zustand aus konstruktiven Gründen auch evolutionär nicht abändern, könnten die Kiemen aufgrund ihrer Notwendigkeit zur CO_2 -Ausscheidung nicht reduziert werden. Trotzdem wäre auf dieser Basis die Entwicklung einer landgängigen und mit Beinen versehenen Konstruktion möglich, die jedoch zur CO_2 -Eliminierung zu regelmäßigen Wasseraufenthalten gezwungen wäre (siehe oben). Es ist nicht ausgeschlossen, daß die mit Kiemenbögen bestückte *Acanthostega* eine solche Konstruktion repräsentiert. Insofern würde der Besitz von Kiemen in diesem Fall kein Übergangsstadium auf dem Weg zu einem voll terrestrischen Leben darstellen, sondern ein Endstadium. In Anbetracht der geringen Wahrscheinlichkeit, daß evolutionäre Zwischenstadien überliefert werden, sollte diese Deutung als Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden.

Aus den oben dargestellten Zusammenhängen ergibt sich, daß die Entwicklung einer effizienten Hautatmung unter bestimmten Voraussetzungen ein Übergangsstadium zwischen einer reinen Kiemenatmung und einer reinen Lungenatmung sein kann, aber nicht notwendigerweise sein muß. Offensichtlich besteht auch die Möglichkeit, direkt, ohne ein hautatmendes Zwischenstadium, eine reine Lungenatmung zu entwickeln. Es konnte gezeigt werden, daß die Voraussetzungen für den einen oder anderen Weg nicht nur verschieden, sondern auch gegensätzlich sind. Eine zunehmende Bedeutung der Hautatmung wird begünstigt durch niedrige Temperaturen, eine geringe Stoffwechselrate sowie eine geringe Körpergröße. Letzteres wirkt sich auch positiv auf die Möglichkeit einer Reduktion der Schuppen und einer Vaskularisierung des Integuments aus, da die mechanischen Ansprüche an die Haut bezogen auf die Verspannung bei kleinen Formen nicht so hoch sind wie bei großen. Eine Verringerung der Diffusionsbarriere ist daher um so leichter möglich, je kleiner die Konstruktion ist. Im Gegensatz dazu wird eine zunehmende Nutzung der Lungenatmung (O_2 -Aufnahme + CO_2 -Abgabe) durch hohe Temperaturen, eine hohe Stoffwechselrate und

große Körperdimensionen begünstigt. Da die mechanischen Anforderungen an die Haut hier höher sind als bei kleinen Konstruktionen, sind einer Verringerung der Diffusionsbarriere und einer Vaskularisierung des Integuments enge Grenzen gesetzt.

Auf der Basis einer Verbesserung der Hautatmung ergeben sich, wie gezeigt wurde, mehrere Realisierungsmöglichkeiten. So können die Kiemen, wenn die Möglichkeit besteht, CO_2 in ausreichendem Maße über die Haut abzugeben, reduziert werden, so daß ein bimodaler Respirationsmechanismus entsteht. Besteht auch die Option einer ausreichenden Sauerstoffaufnahme über die Haut, kann auch die Lunge reduziert werden. Das Ergebnis wäre eine lungenlose Form mit reiner Hautatmung. Solange die Lunge jedoch neben der Haut respiratorisch genutzt wird, kann diese auch, sofern die konstruktive Basis für die Entwicklung eines entsprechend effizienten Ventilationsmechanismus besteht, an Bedeutung gewinnen und sich letztlich als alleiniger Respirationsmechanismus etablieren. Die Haut kann damit von ihrer respiratorischen Funktion entbunden werden, wodurch sich neue Nutzungsoptionen ergeben können. Den verschiedenen Realisierungsmöglichkeiten entsprechen Konstruktionen, wie sie heute durch die rezenten Amphibien vertreten werden. Sie erlauben eine ökologische Bandbreite von voll aquatischen bis zu voll terrestrischen Lebensweisen. Auch wenn also auf der Basis eines über die Haut atmenden Zwischenstadiums Tetrapoden-Konstruktionen entstehen können, von denen einige sogar ausschließlich über die Lunge atmen, stellen diese jedoch aus verschiedenen Gründen kein Übergangsstadium auf dem Weg zu Konstruktionen dar, wie sie von den Amnioten repräsentiert werden. So kann die starke respiratorische Nutzung der Haut für die Konstruktion nicht folgenlos bleiben. Durch die geringe mechanische Bedeutung der Haut besteht die Möglichkeit, das Integument neben seiner respiratorischen Nutzung zu einem multifunktionalen physiologischen Organ umzustrukturieren. So kann davon ausgegangen werden, daß die Haut bei einer Reduktion der Kiemen zunehmend zur Osmoregulation und zur Beeinflussung des Säure-Base-Gleichgewichts genutzt wird. Außerdem ergibt sich durch die geringe Zugbeanspruchung der Haut die Möglichkeit der Integration von zahlreichen Drüsen, die durch ihre Sekretproduktion bei Landaufenthalten einem Wasserverlust entgegenwirken können. Aus demselben Grund kann sich auch ein subkutanes Lymphsystem entwickeln, daß über zahlreiche Lymphherzen oder wie bei Anuren über ausgedehnte Lymphsäcke verfügen kann. Insgesamt kann die Haut sehr verschieblich sein. Dies alles wirkt sich auf die weiteren Entwicklungsmöglichkeiten der Konstruktion aus. Auch wenn die Haut sekundär ihre respiratorische Funktion wieder verlieren kann, und dadurch neue Optionen offen stehen, muß jedoch bezweifelt werden, daß eine evolutionäre Transformation von einer so strukturierten Amphibienhaut zu einer hornbeschuppten Reptilienhaut möglich ist.

Ebenso wie die Entwicklungsoptionen des Integuments bleibt auch der Blutkreislauf und der Aufbau des Herzes nicht unbeeinflusst von einer gesteigerten respiratorischen Nutzung der Haut. Es ist anzunehmen, daß die strukturelle Leitung der Blutströme insbesondere im Herz mit zunehmender Bedeutung der Hautatmung evolutionär in eine Richtung optimiert wird, wie sie heute bei den rezenten Amphibien vorliegt (zur Herzanatomie der Amphibien siehe z.B. LAWSON 1979). In diesem Fall bestünde keine Möglichkeit einer evolutionären Transformation zu einem Reptilienherz. Es zeigt sich also, daß Konstruktionen, deren Respiration wie bei der Mehrzahl der rezenten Amphibien zu einem bedeutenden Teil auf einer Hautatmung basiert, aus vielen Gründen nicht als Übergangsstadium auf dem Weg zu den Amnioten in Frage kommen. Die häufig vertretene Auffassung, die rezenten Amphibien entsprächen modellhaft einem notwendigen Zwischenstadium bei der Evolution zu terrestrischen Tetrapoden, kann hier also nicht geteilt werden. In gleicher Weise äußert sich auch FEDER (1992, S. 2): „Historically, the study of the environmental physiology of amphibians rested on two major but incorrect characterizations. First, amphibians incorrectly have been assumed to represent an intermediate state in the evolution from fishes (a “primitive” stage restricted to water) to amniotes (“advanced” forms that, in invading terrestrial environments, have escaped this restriction). The second incorrect characterization shaping previous ecophysiological studies was that amphibians as a group inhabit both aquatic and aerial environments either simultaneously or during their life cycle.“ Es ist auch anzunehmen, daß nur ein Teil der frühen Tetrapoden, z.B. der, der evolutionär zu den rezenten Amphibien führt, über eine Hautatmung verfügte, auch wenn die allermeisten Rekonstruktionen, häufig ohne strukturelle Anhaltspunkte, mit einer Amphibienhaut dargestellt werden (MILNER 1980, COX et al. 1989, REMANE et al. 1989, COGGER & ZWEIFEL 1992, BEN-TON 1993 b). Vielmehr scheint es wahrscheinlich, daß die Mehrzahl der frühen Tetrapoden über eine Körperbeschuppung verfügte (COLBERT 1955, ROMER 1972). Da diese in der Regel auch Rippen besaßen, kann davon ausgegangen werden, daß auch die Möglichkeit bestand, die Lungen über eine Aspirationspumpe zu ventilieren (siehe oben).

Es ist auch denkbar, daß bei einigen dieser beschuppten frühen Tetrapoden statt einer rippengestützten Aspirationspumpe eine leistungsfähige Bukkalatmung vorlag. Bei rippenlosen Formen wäre dies ohnehin die einzige Möglichkeit, die Lungen effizient zu ventilieren. Im Fall dieser Realisierungsoption wäre jedoch eine evolutionäre Transformation zu einem rippengestützten Aspirationsmechanismus, wie er generell bei den Amnioten auftritt, wahrscheinlich ebenfalls nicht möglich, denn es ist schwer vorstellbar, daß ein bereits effizient arbeitender bukkaler Ventilationsmechanismus durch einen in diesem Stadium noch weniger leistungsfähigen Aspirationsmechanismus abgelöst wird. Hier sind keine

Übergangsstadien, die eine Ökonomisierung gegenüber dem Vorläufer darstellen würden, denkbar. Vermutlich wirken sich strukturelle Veränderungen, die zu einer Optimierung der Aspirationspumpe führen, negativ auf die Leistungsfähigkeit der Bukkalpumpe aus und vice versa. Es ist auffällig, daß Amnioten generell über einen rippengestützten Aspirationsmechanismus ventilieren, während die Lungenatmung bei rezenten Amphibien ausschließlich mit Hilfe einer Bukkalpumpe betrieben wird, wobei Rippen entweder völlig fehlen oder nur ansatzweise vorhanden sind. Auf welche Weise von der Aspirationspumpe die Kraft zur Erzeugung eines Unterdrucks auch produziert wird, ob über die direkte Bewegung der Rippen, über ein Zwerchfell oder über einen „Leberstempel“, in jedem Fall darf der Rumpf bei der Inhalation möglichst an keiner Stelle nachgeben. Dies wird bei Amnioten sehr gut durch einen die Bauchcoelomhülle versteifenden Rippenkorb gewährleistet, der gleichzeitig einen Teil der Tragkonstruktion darstellt (siehe oben). Anders als in diesem Fall ist eine Versteifung der Rumpfwände bei einer Bukkalatmung eher schädlich, da hierdurch dem Druck der Bukkalpumpe passiv entgegengewirkt würde. Statt dessen wäre hier eine dehnbare Bauchcoelomhülle von Vorteil. Es ist also wahrscheinlich, daß das Vorhandensein eines Rippenkorbes einerseits die Entwicklung in Richtung einer effizienten Bukkalpumpe behindert und andererseits den Weg zur Entwicklung einer Aspirationspumpe fördert. Eine zunehmende Leistungssteigerung der Aspirationspumpe kann dann den in seiner Effizienz nicht mehr steigerbaren bukkalen Ventilationsmechanismus sukzessive ablösen. Für die in Kapitel 5.3 dargestellte Tetrapoden-Konstruktion kann also ein aspirativer Ventilationsmechanismus angenommen werden, da sie über einen in die Tragkonstruktion integrierten Rippenkorb verfügt, und die Haut wegen ihrer großen mechanischen Bedeutung nicht als Respiationsorgan genutzt werden kann.

Anhand der bisherigen Analyse wird deutlich, daß die physiologischen Nutzungsmöglichkeiten einer Konstruktion beim Übergang von einer aquatischen zu einer terrestrischen Lebensweise sehr vielfältig sein können, und daß die jeweilige Realisierung einer bestimmten Option häufig mit weitreichenden Konsequenzen für den weiteren evolutionären Verlauf verbunden ist. So ergeben sich allein auf der Basis der physiologischen Zusammenhänge zahlreiche Entwicklungsmöglichkeiten, die voneinander unabhängig zu verschiedenen Tetrapoden-Konstruktionen führen können, von denen einige in Form rezenter Organismen realisiert sind, während die verbleibenden möglicherweise in einer vergangenen Zeitepoche der Entwicklungsgeschichte verwirklicht waren. Letzteres ist jedoch schwer zu überprüfen, da die Physiologie ausgestorbener Organisationsformen nicht überliefert ist, und diese nur indirekt über die Kenntnisse von rezenten Organismen erschlossen werden kann. Nach der Darstellung der physiologischen Zusammenhänge müssen nun noch die mechanischen Vorausset-

zungen rekonstruiert werden, die beim Übergang von einer aquatischen zu einer terrestrischen Lebensweise bzw. bei der Entwicklung von Tetrapoden-Konstruktionen von Bedeutung sind.

Für nahezu sämtliche bekannten Fisch-Konstruktionen ist Luft nicht als Lokomotionsmedium nutzbar. Nur einige wenige Formen, wie die sogenannten Fliegenden Fische (Exocoetidae), sind mit Hilfe ihrer großflächigen Flossenpaare zu Gleitflügen über nicht unbedeutliche Distanzen (nach ALEYEV 1977 bis zu 50 m) in der Lage (eigene Beobachtung). Ein aktiver Antrieb durch entsprechende „Flügelbewegungen“ tritt hierbei generell nicht auf (BREder 1926, HUBBS 1933, ALEYEV 1977, LINDSEY 1978, KEENLEYSIDE 1979). Das Gleitvermögen des ebenfalls mit großflächigen Flossenpaaren versehenen Schmetterlingsfisches (*Pantodon*, Pantodontidae) ist meines Wissens bislang nicht wissenschaftlich untersucht. Es handelt sich dabei wahrscheinlich eher um Sprünge auf einer ballistischen Bahn, die selten eine Strecke von zwei Metern überbrücken (LADIGES 1980). Berichte über das Flugvermögen des sogenannten Flugfisches (*Dactylopterus volitans*), einem Grundbewohner, und der Flugbarbe (*Esomus*) müssen vermutlich nicht ernst genommen werden. Auch die bislang allgemein geltende Vorstellung, daß die mit einer auffällig großen Brustflossenmuskulatur versehenen Beilbauchfische (Gasteropelecidae) bei ihren bis zu zehn Meter weiten Luftsprüngen die Brustflossen flügelartig bewegen (KLAUSEWITZ 1960, HERALD 1961, ALEEY 1969, MARSHALL 1971, ALEYEV 1977, LINDSEY 1978, KEENLEYSIDE 1979, GÉRY 1980, RAYNER 1981, STERBA 1990 u.a.), ist inzwischen von WIEST (1995) widerlegt worden. Zeitlupenaufnahmen zeigen, daß die Brustflossen während der Flugphase sogar an den Körper angelegt werden. Die geringe Dichte der Luft und der damit niedrige Reibungswiderstand wird hier anscheinend genutzt, um, z.B. bei der Flucht, schneller große Strecken überwinden zu können. Bei schnell schwimmenden Fischen, wie etwa den Meeräschen (Mugilidae), den Lachsen (Salmonidae) oder den Tarpunen (Megalopidae), können die reibungsminimierenden Luftsprünge vermutlich auch unter dem Aspekt der Lokomotionsökonomie gesehen werden (siehe auch RAYNER 1981). Einige Halbschnäbler (Hemirhamphidae) nutzen den geringen Reibungswiderstand der Luft, indem sie den Körper bei der Beschleunigung vor einem Sprung vollends aus dem Wasser herausheben und dann mit der noch eingetauchten, schnell oszillierenden Schwanzflosse Antrieb erzeugen (BREder 1926). Dieses Verhalten ist auch von den Fliegenden Fischen bekannt (HUBBS 1933).

Es zeigt sich also, daß es unter den rezenten Fischen keine Formen gibt, die zu einem aktiven Flug in der Lage wären. Anderslautende Berichte müssen entweder als Fehlinterpretationen oder als Gerüchte gewertet werden. Es ist außerdem anzunehmen, daß eine direkte evolutionäre Transformation zu aktiv fliegenden Formen auf der

Basis einer Fisch-Konstruktion strukturell ohnehin nicht möglich ist (PETERS & W.F. GUTMANN 1985). Da die Luft für eine Fisch-Konstruktion offenbar nicht aktiv als Lokomotionsmedium genutzt werden kann, bleibt außerhalb des Wassers nur noch die Option, das feste Substrat zur Fortbewegung zu nutzen. Aufgrund der gegenüber den Körpergeweben geringen Dichte der Luft kann die Schwerkraftwirkung, anders als im Wasser, nicht neutralisiert werden, so daß die Konstruktion die volle Gewichtskraft der Körpermasse erfährt. Dieser Umstand stellt besondere Anforderungen an die Tragkonstruktion.

Unter den rezenten Fischen sind einige Formen in der Lage, sich an Land auf festem Substrat fortzubewegen. Dazu können verschiedene Lokomotionsweisen genutzt werden. Im einfachsten Fall werden dieselben Bewegungsmuster wie bei der aquatischen Lokomotion praktiziert. Für Fische mit langgestrecktem Körper, die sich im flüssigen Medium anguilliform fortbewegen können, besteht die Möglichkeit, die laterale Undulation auch an Land als Antrieb zu nutzen (LINDSEY 1978). Diese terrestrische Fortbewegungsweise wurde am Beispiel von *Protopterus* in Kapitel 4.3.2 ausführlich dargestellt. Im Gegensatz zu *Protopterus*, der trotz dieser Fähigkeit offenbar nie von sich aus das Wasser verläßt, scheint die schlängelnde terrestrische Lokomotionsweise bei anderen Fischen, wie etwa beim Aal (*Anguilla*) oder bei den Kiemenschlitzaalen (*Amphipnous*, *Synbranchus*), auch „aus freien Stücken“ betrieben zu werden (DAS 1927, LÜLING 1979, KEENLEYSIDE 1979, LITTLE 1983, 1990). Das gleiche soll auch für den Schlangenkopffisch (*Channa*) und den Kiemensackwels (*Heteropneustes*) zutreffen, die trotz ihrer geringeren Länge laterale Körperbiegungen zur Landfortbewegung nutzen (DAS 1927, KEENLEYSIDE 1979). *Clarias* überwindet sogar größere Strecken über Land, indem er, seine Brustflossenstacheln als Hebel einsetzend, mit seitlichen Körperbiegungen über das Substrat robbt (DAS 1927, SMITH 1945, JOHNELS 1957, IDYLL 1969, LINDSEY 1978). Landaufenthalte werden auch von anderen Welsen, wie etwa dem Gemalten Panzerwels (*Hoplosternum*), berichtet (LITTLE 1990). Eine eher springende terrestrische Fortbewegung durch Schwanzschläge wird von einigen Formen aus der Gruppe der Unbeschuppten Schleimfische (Blenniidae) betrieben. Dies trifft neben dem sogenannten Felsenspringer *Istiblennius* auch auf die als amphibisch geltenden Formen *Alicus*, *Andamia* und *Lophalticus* sowie für *Mnierpes* aus der Gruppe der Beschuppten Schleimfische (Clinidae) zu, die sich mit ihren paarigen Flossen und der langgezogenen Anals als Substrat verankern können (MAGNUS 1963, ZANDER 1972, 1980 bzw. GRAHAM 1970). Die springende Fortbewegung durch Schwanzschläge wird auch von einigen amphibisch lebenden Grundeln, den Glotzaugen (*Beleophthalmus*) und den Schlammpringern (*Periophthalmus*), praktiziert. Diese verfügen jedoch noch über eine zweite Gangart, eine Art „Krückenlauf“ (HARRIS 1960, KLAUSEWITZ 1967). Hierbei werden die Flossenpaare jeweils synchron bewegt, so daß der Körper abwech-

selnd von den Brustflossen und den kehlständigen Bauchflossen getragen wird, während der Schwanz als dritter Unterstützungspunkt permanent auf dem Substrat aufliegt. Eine kuriose terrestrische Lokomotionsweise wird von dem Kletterfisch (*Anabas testudineus*) betrieben, der sich mit Hilfe seiner bedornen Kiemendeckel in Zusammenarbeit mit den paarigen Flossen und dem Schwanz fortbewegt (DAS 1927, SMITH 1945, LINDSEY 1978, LITTLE 1983).

Keine der dargestellten Lokomotionsformen eignet sich als Modell für die Entstehung einer tetrapoden Fortbewegungsweise. Daß der Lokomotionsmodus von *Anabas* nicht als Ausgangspunkt in Frage kommt, braucht nicht näher erläutert zu werden. Aber auch die schlängelnde Fortbewegungsweise scheidet als Modell aus. BONIK (1978) konnte begründen, daß eine Fisch-Konstruktion, deren Antriebskraft während der terrestrischen Lokomotion durch laterale Undulation des aufliegenden Körpers erzeugt wird und nicht durch die Wirkung von Extremitäten, evolutionär nicht in eine Tetrapoden-Konstruktion transformierbar ist. Eine Ökonomisierung dieser Fortbewegungsweise hätte statt dessen eine Elongation des Körpers und die Rückbildung eventuell vorhandener Extremitäten zur Folge, wodurch eine schlängelnde wirkende Konstruktion entstünde. Dieser evolutionäre Weg stellt eine Entwicklungsoption dar, auf deren Basis, ausgehend von flossentragenden Formen, zwar primär beinlose terrestrische Wirbeltiere entstehen können, nicht aber mit Tetrapodenextremitäten versehene Konstruktionen⁸¹ Es wird hier also davon ausgegangen, daß eine Entwicklung von Tetrapodenextremitäten nur von Fisch-Konstruktionen ausgehen kann, bei denen die Antriebskraft während der Fortbewegung auf festem Substrat überwiegend von den paarigen Flossen erzeugt wird. Aber auch Lokomotionsformen bei denen wie bei *Clarias* nur die Brustflossen während der Fortbewegung als Stützen und Hebel genutzt werden, scheiden als Ausgangspunkt aus, da eine nachträgliche sukzessive Einbindung der Bauchflossen in den Antriebsmodus evolutionär nicht zu begründen wäre. Es müssen also von Anfang an beide Flossenpaare als Antriebsorgane eingesetzt werden. Auch wenn dies bei einigen Formen, wie den Schlammpringern (*Periophthalmus*), der Fall ist, so ist hier eine Transformation zur Tetrapodenlokomotion nicht denkbar, da ein nachträgliches Auseinanderweichen der kehlständigen Bauchflossen von den Brustflossen evolutionär nicht begründbar wäre. Als Ausgangsbedingung müssen sich die beiden als Antriebsorgane geforderten Flossenpaare am Vorder- und am Hinterende des Rumpfes befinden. Die Entstehung des Tetrapodenbeckens wäre ohne diese Forderung nicht denkbar. Es sei hier vorweggenommen, daß die Flossen der aufgeführten rezenten Fische auch struktu-

rell nicht die Bedingungen erfüllen, die für eine evolutionäre Transformation zu einer Tetrapodenextremität nötig wären. Diese Voraussetzungen sollen weiter unten ausgearbeitet werden.

Zunächst stellt sich jedoch die Frage, ob die Tetrapodenextremität erst an Land auf der Basis einer Fisch-Konstruktion entsteht, die zur terrestrischen Lokomotion ihre Flossenpaare einsetzen kann, oder ob diese Entwicklung schon im Wasser im Zusammenhang mit einer lokomotorischen Nutzung des Gewässerbodens eintritt. Prinzipiell besteht die Möglichkeit, auf der Basis einer Fisch-Konstruktion eine Unterwasserlokomotion auf festem Substrat zu betreiben. Hierbei tritt jedoch das Problem auf, daß die Gewichtskraft, aufgrund des geringen Dichteunterschieds zwischen dem flüssigen Medium und den Körpergeweben, zumindest zu einem großen Teil, häufig sogar völlig neutralisiert wird. Daher wird der Körper mit einer geringen Kraft gegen den Boden gepreßt, so daß die für die Lokomotion notwendige Haftreibung zwischen den Flossen und dem Substrat zwangsläufig niedrig sein muß. Um ein Abrutschen vom Substrat zu vermeiden, müssen daher entsprechende Verankerungsstrukturen vorliegen (siehe dazu auch Kapitel 4.3.1, 4.3.2, 4.3.4 u. 4.4.2). Dieses Problem ist bei zahlreichen rezenten Fischformen, die sich unter Wasser auf festem Substrat fortbewegen können, auf unterschiedliche Weise strukturell gelöst. So können sich einige Rochen offenbar mit Hilfe synchroner Bewegungen ihrer Bauchflossen horizontal über das Substrat schieben (beobachtet bei *Paratrygon*). Die notwendige Haftreibung ergibt sich hierbei vermutlich, indem ein der Kraftrichtung der Bauchflossen entgegengesetztes Ausweichen des Körpers durch den engen und großflächigen Kontakt mit der Unterlage verhindert wird, so daß die Extremitäten mit hoher Kraft gegen das Substrat gepreßt werden können. Das Prinzip der „Saugnapfwirkung“ des eng ans Substrat geschmiegtens Körpers wird auch von dem zu den Plattschmerlen (*Homalopteridae*) zählenden Flossensauger (*Gastromyzon*) praktiziert. Nach WICKLER (1972) bilden die großflächigen Flossenpaare zusammen mit dem Bauch einen geschlossenen Saugnapf, der für den zur Lokomotion notwendigen Andruck an das Substrat sorgt. Dabei können zweierlei Fortbewegungsweisen auftreten, zum einen werden die paarigen Flossen jeweils synchron bewegt, indem immer ein Flossenpaar den Substratkontakt beibehält und das andere nach vorne gesetzt wird, und zum anderen erfolgt die Bewegung der Flossenpaare jeweils alternierend im Zusammenwirken mit lateralen Körperbiegungen (WICKLER 1972, Abb. 18). Nach einer erst kürzlich erschienenen Arbeit von DICKMANN (1997) spielen bei den Homalopteriden beim Festhaften am Untergrund und bei der Lokomotion auf festem Substrat Verankerungsstrukturen in Form von Mikrodornen an den Flossenstrahlen eine wichtige Rolle. Dies soll mehr noch als bei *Gastromyzon* und *Protomyzon* bei den *Homaloptera*- und *Glanioptis*-Arten von Bedeutung sein, die weniger zur Nutzung des Saugnapfprinzips fähig sind. DICK-

⁸¹ Es wäre eventuell lohnend, extremitätenlose fossile Formen, wie etwa die karbonischen Aistopoda, auf eine solche Entstehungsmöglichkeit zu untersuchen. Auch bei den Blindwühlen (*Gymnophiona*) sollte, meiner Meinung nach, eine primäre Beinlosigkeit nicht prinzipiell ausgeschlossen werden.

MANN (1997) gibt außerdem aufgrund eigener Beobachtungen an, daß die Homalopteriden mit Hilfe der beschriebenen Fortbewegungsweisen in ihrer natürlichen Umgebung das Wasser kurzfristig verlassen können, und daß sie sogar fähig seien, sich an einer senkrechten Aquarienscheibe über den Wasserspiegel zu schieben. Eine weitere Möglichkeit, den Substratkontakt durch Erzeugung eines Unterdrucks aufrechtzuerhalten, wird von den Harnichwelsen (Loricariidae) betrieben, die sich, wie allgemein bekannt, mit Hilfe ihres Saugmaules auf festen Unterlagen fortbewegen können. Die genannten Fortbewegungsweisen sind durch ihren selbst-erzeugten Halt am Substrat unabhängig von der Schwerkraft. Sie können daher in jeder Raumlage praktiziert werden.

Nach einem anderen Prinzip erfolgt die Verankerung mit dem Substrat bei den Knurrhähnen (Triglidae). Bei diesen sind drei Flossenstrahlen nicht in die Flossenhaut eingebunden, so daß sie unabhängig voneinander beweglich sind (HERALD 1961, ALEEV 1969, LINDSEY 1978, KRAPP 1980, LITTLE 1990). Durch diesen Umstand können diese nach ventral gekrümmten, nadelförmigen Strukturen ähnlich wie Crustaceenbeine bewegt werden und damit, feinste Bodenunebenheiten nutzend, Antrieb erzeugen (eigene Beobachtung). In Kapitel 4.3.2 konnte gezeigt werden, daß auch *Protopterus* mit seinen gertenartigen Flossenpaaren in der Lage ist, Bodenunebenheiten zur Fortbewegung auf festem Substrat zu nutzen. Da diese eine geringe Festigkeit aufweisen, und die Körpermasse vergleichsweise hoch ist, verbiegen sich die Extremitäten jedoch während ihres Einsatzes, so daß die beschriebene Antriebsweise allenfalls für kleine Exemplare (kleiner als etwa 6 cm) effizient sein kann (siehe Kapitel 4.3.2). In der Regel werden die Flossenpaare jeweils in alternierender Weise und zueinander phasenversetzt bewegt (symmetrisch diagonale Extremitätenbewegungsfolge). Die gleiche Extremitätenbewegungsfolge kann auch von den Anglerfischen (Antennariidae) praktiziert werden (WICKLER 1972, EDWARDS 1989, PIETSCH & GROBECKER 1990). Bei diesen befinden sich die auf der Höhe der Körpermitte liegenden Brustflossen caudal der kehlständigen Bauchflossen, so daß hier die eigentlichen Hinterextremitäten als Vorderextremitäten und die eigentlichen Vorderextremitäten als Hinterextremitäten fungieren. Eine Variante der genannten Lokomotionsform ergibt sich, wenn die Bauchflossen vom Boden abgehoben werden, und der Antrieb nur noch von den Brustflossen, quasi „biped“ schreitend, erzeugt wird (PIETSCH & GROBECKER 1990, Abb. 8 b). Bei einer weiteren Lokomotionsweise werden die Flossenpaare „galoppähnlich“ jeweils synchron und zueinander phasenversetzt in abwechselnder Folge bewegt (WICKLER 1972, EDWARDS 1989, PIETSCH & GROBECKER 1990). Dabei folgt auf eine Vierflossenkontaktpphase eine Zweiflossenkontaktpphase und darauf wieder eine Vierflossenkontaktpphase usw. (SF 4-2-4-2-4-2-4-2).

Da die Anglerfische nach EDWARDS (1989) aufgrund des Besitzes einer Schwimmblase einen neutralen Auftrieb aufweisen, kann die für die Bodenlokomotion nutzbare Haftung am Substrat nicht durch die Wirkung der Gewichtskraft erzeugt werden. Der nötige Halt an der Unterlage muß also über Verankerungsstrukturen gewährleistet sein. Hierzu stehen die fingerförmigen Flossenstrahlen der paarigen Flossen zur Verfügung, die an ihren Enden aus der Flossenhaut herausragen. Damit können Bodenunebenheiten zur Verankerung genutzt werden. Außerdem besteht aufgrund der ungewöhnlichen Struktur der Brustflossen die Möglichkeit, mit Hilfe der Flossenstrahlen eine regelrechte Greifbewegung auszuführen. Diese Besonderheit erlaubt den Anglerfischen, Gegenstände bzw. Substratunebenheiten zu umklammern (WICKLER 1972, LINDSEY 1978). Der Sargassofisch (*Histrio*) kann diese Fähigkeit sogar zum Klettern in Tangbüscheln nutzen. Das Brustflossenskelett besteht aus drei zueinander parallelen Radien, die über einen gemeinsamen Gelenkkopf in Kontakt mit dem Schultergürtel stehen (EDWARDS 1989, Fig. 17). Einer dieser Radien ist etwa doppelt so lang wie die anderen. An ihm setzen die Flossenstrahlen in einer etwa rechtwinkligen Position an, so daß diese bei lateral abgespreizten Flossen zum Boden weisen. Diese an einen abgewinkelten Arm erinnernde Extremitätenhaltung hat der Gruppe der Lophiiformes, zu denen die Antennariidae gezählt werden, den Namen Armfische eingebracht. Nach EDWARDS (1989) kann die Brustflosse auch in gewisser Weise proniert werden. Hierbei soll einer der beiden kurzen Radien gegenüber den verbleibenden beweglich sein, so daß eine Verdrillung in der Flossenlängsachse erfolgen könne. Durch diesen Umstand wäre es gewährleistet, daß die Extremitäten während der symmetrisch diagonalen Lokomotionsform, trotz der festen Verbindung mit dem Substrat, um die Bodenkontaktstellen rotiert werden können. Somit treten also auf der strukturellen Basis einer Teleosteerflosse ähnliche Zusammenhänge auf, wie sie auch bei der Lokomotion von Tetrapoden mit lateral abgespreizter Beinstellung vorkommen (siehe Kapitel 5.3.3).

Eine beschränkte Unterwasserfortbewegung auf festem Substrat kann von zahlreichen Grundfischen praktiziert werden, bei denen die Schwimmblase reduziert ist oder ganz fehlt. Die Kraftübertragung erfolgt hierbei in der Regel über die Brustflossen. Dies kann wie bei *Gobius* (Gobiidae) oder *Scorpaena* (Scorpaenidae) in synchroner Weise geschehen (LINDSEY 1978), aber auch wie bei vielen Welsen mit Hilfe lateraler Körperbiegungen, indem die Brustflossen in abgespreizter Haltung als Hebel eingesetzt werden (eigene Beobachtung). Durch den bei diesen Formen vergleichsweise geringen Auftrieb sorgt die Gewichtskraft des Körpers zu einem gewissen Grad für eine Haftung an der Unterlage. Die Flossen der Teleostei eignen sich durch die auf Abstand zueinander stehende Anordnung ihrer Flossenstrahlen allgemein gut zur Verankerung an Substratunebenheiten. Unter den genannten Bedingungen besteht daher die

Möglichkeit, sich auch ohne spezielle Verankerungsstrukturen in beschränktem Maße auf festem Substrat fortzubewegen. In diesen Fällen spielt die schwimmende Lokomotion jedoch generell die wesentliche Rolle im Lebenszyklus des Organismus. Bei den Haien ist offenbar nur eine Form bekannt, die sich mit Hilfe der paarigen Flossen auf festem Substrat fortbewegen kann. Es handelt sich dabei um *Hemiscyllium ocellatum*, einen Grundbewohner küstennaher Riffgebiete. Seine Lokomotion wurde von PRIDMORE (1995) beschrieben. Danach erfolgt der Antrieb auf festem Substrat durch alternierende Retraktionsbewegungen der vier paarigen Flossen in einer symmetrisch lateralen Extremitätenbewegungsfolge (in sensu HOWELL 1944, GRAY 1944, 1968, GAMBARYAN 1974 u. SUKHANOV 1974), die von lateralen Körperbiegungen unterstützt werden. Der Schwanz wird dabei permanent als Stütze genutzt. Nach den Gangartdiagrammen zu urteilen, handelt es sich um Trabantarten, die in die Kategorien langsames trabähnliches Gehen und langsamer Trab fallen (in sensu GAMBARYAN 1974 u. SUKHANOV 1974). Aus der Beschreibung geht leider nicht hervor, wie die für die Erzeugung von Bodenreaktionskräften notwendige Haftung am Substrat gewährleistet wird. Durch die großflächigen Flossen besteht das Problem, daß beim Aufsetzen der Extremität zwangsläufig entsprechend viel Wasser verdrängt werden muß, bevor der Kontakt mit dem Boden hergestellt werden kann. Bei der antrieberzeugenden Retraktionsbewegung der Extremität besteht die Gefahr, daß die Flosse, ähnlich dem Aquaplaning von Autoreifen auf regennasser Fahrbahn, auf dem gestauten Wasserfilm entlanggleitet und - die Bodenhaftung verlierend - abrutscht. Beim Abheben der Flosse nach beendeter Retraktionsphase muß dagegen die auftretende Saugwirkung überwunden werden. Außerdem stellt die Protraktionsbewegung durch den zwangsläufig auftretenden Tragflächeneffekt der großflächigen Flosse ein Problem dar. Es ist daher auch nicht verwunderlich, daß der Übergang zu einer schwimmenden Fortbewegung schon bei einer Geschwindigkeit von $4\text{--}5\text{ m min}^{-1}$ auftritt, und häufig ein Abgleiten der Flossen vom Substrat zu verzeichnen ist. Vermutlich ist eine Lokomotion auf festem Grund, trotz der eigentlich hierzu ungeeigneten Extremitäten, nur deshalb möglich, weil die bei Haien obligatorischen Hautzähnen, die sich auch auf der Flosse befinden, eine gewisse Verankerung am Substrat zulassen. Bei den von PRIDMORE (1995) durchgeführten Versuchen bewegten sich die untersuchten Tiere auf engmaschiger Kunststoffgaze fort, die sich für eine Verankerung mit Hilfe von Hautzähnen zweifellos ausgezeichnet eignet. Das Problem der Verwindung der über die Unterstützungsfläche rotierenden Extremität wird von PRIDMORE (1995) nicht diskutiert. Nach den abgebildeten Lokomotionssequenzen zu urteilen, rutscht die Flosse bei der Rotation um die Unterstützungsfläche auf der Stelle drehend über das Substrat, woraus geschlossen werden kann, daß eine Verwindung in der Flossenlängsachse vermutlich unterbleibt. Aufgrund des skeletalen Aufbaus einer Haiextremität ist dies auch zu er-

warten. Der Substratkontakt kann also während der Stützphase nicht ohne Verlust der Bodenhaftung aufrechterhalten werden. Aufgrund der dargestellten Zusammenhänge muß die von *Hemiscyllium ocellatum* praktizierte Art der Fortbewegung auf festem Substrat als eine sehr ineffiziente betrachtet werden, deren Wirkungsgrad nur bei sehr niedrigen Geschwindigkeiten in einem akzeptablen Bereich liegt. Vermutlich ist auf der Basis einer Hai-Konstruktion eine weitere Verbesserung der Fortbewegung am Bodengrund gar nicht möglich, so daß eine Entwicklung zu beinähnlichen Extremitäten hier ausgeschlossen werden muß.

Die dargestellten Beispiele zeigen, daß es auf der Grundlage einer Fisch-Konstruktion viele verschiedene Möglichkeiten gibt, sich Unterwasser auf festem Substrat fortzubewegen. Um hierbei eine effektive Lokomotion zu gewährleisten, muß die Konstruktion entweder eine hohe Dichte aufweisen, und/oder es müssen Verankerungsstrukturen ausgebildet sein. Auch letzteres kann auf unterschiedliche Weise realisiert werden. Von den aufgeführten Lokomotions- und Verankerungsformen eignet sich in beschränktem Maße nur die Fortbewegungsweise der Anglerfische als Modell für die Entstehung der Tetrapodenfortbewegung. An diesem Beispiel wurde zumindest deutlich, daß offensichtlich evolutionär die Möglichkeit besteht, bei einer voll aquatischen Lebensweise die paarigen Flossen zu beinähnlichen Antriebsorganen umzuwandeln, und diese in Form einer symmetrisch diagonalen Extremitätenbewegungsfolge zur Fortbewegung auf festem Substrat einzusetzen. Es stellt sich nun die Frage, ob eine Tetrapodenextremität ebenfalls unter diesen Bedingungen entstehen kann. Eine strukturelle Transformation ist auf der Basis einer Anglerfischflosse nicht möglich, da keine funktionsfähigen Übergangsstadien konstituierbar wären. Insofern können die Anglerfische nicht als Modell für die Entstehung einer Tetrapodenextremität dienen.

Es ist anzunehmen, daß eine Tetrapodenextremität allgemein nicht auf der Basis einer Flossenkonstruktion entstehen kann, bei der die Flossenstrahlen wie bei den Teleostern oder bei den Coelacanthiden getrennt stehen. Wäre dies der Fall, würden die Flossenstrahlen bei einer etwaigen Lokomotion auf festem Substrat - ob unter Wasser oder an Land - als Verankerungsstrukturen genutzt werden. Selbst wenn unter diesen Voraussetzungen ein struktureller Aufbau wie bei einer Tetrapodenextremität entstehen würde, müßten Reste der ehemaligen Flossenstrahlen an den Endphalangen nachweisbar sein, denn es wäre nicht begründbar, warum funktionell krallenähnliche Verankerungsstrukturen bei allen Tetrapoden evolutionär verloren gingen. Solche Flossenstrahlerivate sind jedoch von keinem rezenten oder fossilen Tetrapoden bekannt. Wahrscheinlicher als der genannte Entwicklungsweg ist jedoch, daß sich die Flossenstrahlen wie bei den Anglerfischen zu funktionellen Fingern entwickeln würden, wodurch die Entstehung

von endoskelettalen Phalangen vermutlich gänzlich ausbliebe.

Es wird hier also davon ausgegangen, daß eine Tetrapodenextremität nur auf der Basis einer Fischflosse entstehen kann, bei der die Flossenstrahlen wie im Fall der meisten Sarcopterygier und vieler anderer fossiler Fische eng beieinander stehen und gemeinsam eine ununterbrochene Fläche bilden. Unter diesen Bedingungen besteht allerdings nicht die Möglichkeit, die Flossenstrahlen als Verankerungsstrukturen zu nutzen. Um während der Unterwasserfortbewegung auf festem Substrat für eine ausreichende Bodenhaftung sorgen zu können, muß daher die Gewichtskraft in entsprechender Weise wirksam sein. Dies ist unter Wasser nur möglich, wenn der Auftrieb der Konstruktion ausreichend gering ist. Letzteres kann durch die hohe Dichte bestimmter Körperstrukturen, beispielsweise in Form einer schweren Dermalbeschuppung (z.B. Cosmoïdschuppen), gewährleistet sein oder durch die Reduktion von Auftriebskörpern hier der Lunge erfolgen. Beide Möglichkeiten würden sich jedoch zweifellos negativ auf die Fähigkeit zu Landexkursionen auswirken. Würde eine Tetrapodenextremität also unter diesen Bedingungen entstehen, müßten zur Entwicklung von terrestrischen Formen die Ballaststrukturen reduziert und die Lunge strukturell reaktiviert werden. Obwohl der dargelegte Entwicklungsweg als Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden kann, so erscheint doch eine Entstehung der Tetrapodenextremität unter Flachwasserbedingungen wahrscheinlicher, da diese Hypothese mit weniger Hilfsannahmen auskommt und mit den ökophysiologischen Zusammenhängen beim Landgang leichter in Einklang zu bringen ist.

Befindet sich eine Fisch-Konstruktion in einem Flachwasserbereich, dessen Tiefe so gering ist, daß der Körper zum Teil aus dem Wasser herausragt, wird diese durch die Wirkung der Gewichtskraft gegen den Bodengrund gepreßt, und zwar um so mehr, je weiter sie aus dem Wasser herausragt. Die für die Lokomotion auf festem Substrat notwendige Bodenhaftung erhalten die paarigen Flossen somit auch ohne den Besitz von Verankerungsstrukturen. Aus demselben Grund besteht auch nicht die Notwendigkeit, den Auftrieb durch Strukturen hoher Dichte und/oder ein kleines Lungenvolumen gering zu halten. Die Lunge kann daher uneingeschränkt zur Respiration atmosphärischer Luft genutzt werden, und das Körpergewicht muß nicht aufgrund von Ballaststrukturen unnötig hoch sein. Durch den Flachwasser-aufenthalt besteht also die Möglichkeit, die Gewichtskraft zu nutzen, ohne die volle Last des Körpers tragen zu müssen. Die mechanischen Anforderungen an die Tragkonstruktion sind daher relativ gering. Unter diesen Bedingungen können Tetrapodenextremitäten entstehen, noch bevor eine für die terrestrische Lokomotion entsprechende Tragkonstruktion voll ausgebildet sein muß. Die von den Extremitäten zu tragende Last kann im Flachwasser aktiv dosiert werden, indem entweder bestimmte Wassertiefen aufgesucht werden, oder indem

die Extremitäten den Körper zu einem gewissen Grad aus dem Wasser herausheben. Auf diese Weise kann auch der Andruck an das Substrat und damit der Grad der Bodenhaftung den Lokomotionserfordernissen entsprechend abgestimmt werden. Die Nutzung der Gewichtskraft ermöglicht den Extremitäten, eine schräg zum Substrat gerichtete Kraft zu produzieren, die in einer Antriebs erzeugenden Bodenreaktionskraft resultiert.

Die Beispiele rezenter Fische haben gezeigt, daß sich eine dorsoventrale Abflachung des Körpers offensichtlich bei sich auf festem Substrat fortbewegenden Formen - ob unter Wasser oder an Land - prinzipiell ergeben kann, aber nicht unbedingt ergeben muß. Es kann also nicht bestimmt werden, ob die bei zahlreichen frühen Tetrapoden feststellbare dorsoventrale Abflachung des Körpers, insbesondere des Schädels, schon auf der Basis einer Fisch-Konstruktion oder erst im Zusammenhang mit der Entstehung einer Tetrapoden-Konstruktion aufgetreten ist. Grundsätzlich kann gesagt werden, daß sich eine dorsoventrale Abflachung unter Wirkung der Schwerkraft günstig auf die Kippsicherheit auswirkt. Mit dieser Problematik wäre eine Konstruktion sowohl an Land als auch im Flachwasser konfrontiert, nicht aber unter Wasser. THOMSON (1994) geht davon aus, daß sich eine dorsoventrale Abflachung und Verbreiterung des Schädels günstig auf die Effizienz einer vorhandenen Bukkalpumpe auswirkt. Gleichzeitig würde die Abflachung, unter Annahme eines rhipidistiiden Vorläufers, zwangsläufig zu einer Veränderung der Kiefermechanik führen, die eine Blockierung des Intracranialgelenkes zur Folge hätte (THOMSON 1967 a). Die genannten Veränderungen würden dann die Möglichkeit eröffnen, bestimmte nicht mehr in die Kiefermechanik integrierte Knochenbestandteile für akustische Zwecke zu nutzen, wodurch sich die Entstehung eines Mittelohres begründen ließe, das den Bedingungen eines gasförmigen akustischen Übertragungsmediums sensorisch gerecht werden würde.

Auf der Grundlage der dargelegten Zusammenhänge wird deutlich, daß die Annahme einer Entstehung der Tetrapodenextremität im Flachwasser einen fließenden Übergang von einer voll aquatischen Fisch-Konstruktion zu einer terrestrischen Tetrapoden-Konstruktion erlaubt, bei dem keine unnötigen Umwege evolutionär begründet werden müssen, und bei dem sich viele andere, mit der Entstehung der Tetrapoden verbundene konstruktive Veränderungen problemlos in den Ablauf integrieren lassen. Im Flachwasser sind die Voraussetzungen hierfür besonders günstig, da hier eine Lebensweise verwirklicht werden kann, die zugleich oberflächen- und bodenbezogen ist. Dadurch können sich die mit der Fortbewegung auf festem Substrat verbundenen Veränderungen gemeinsam mit den im Zusammenhang mit dem Wechsel des umgebenden Medium stehenden Entwicklungen ergeben. Auf diese Weise ist eine konstruktive Abstimmung der sich verändernden physiologischen Parameter (Umstrukturierung der Sensorik, der Atmung usw.) mit

den mechanischen Anforderungen leicht zu verwirklichen. So kann sich der konstruktive Wandel zusammen mit dem Lebensraumwechsel langsam und graduell vollziehen.

Würde die Tetrapodenextremität erst an Land entstehen, wären die Übergänge wesentlich abrupter und mit einer Reihe von zusätzlichen Schwierigkeiten verbunden. So müßten die paarigen Flossen schon auf der Basis der Fisch-Konstruktion so strukturiert sein, daß sie die Fähigkeit besäßen, während der terrestrischen Lokomotion maßgeblich den Antrieb zu erzeugen. Denn würde der Antrieb nicht über die Aktion der Flossen, sondern überwiegend durch direkte Kraftübertragung des sich auf dem Substrat schlängelnden Körpers produziert werden, würde evolutionär statt dessen, wie schon erwähnt, eine Reduktion der Extremitäten stattfinden (BONIK 1978). Ob der Körper bei der terrestrischen Lokomotion sogar vom Boden abgestemmt sein muß, um evolutionär eine Flossenreduktion zu vermeiden, ist schwer zu entscheiden. Wäre dies freilich der Fall, müßten die paarigen Flossen sogar schon die Fähigkeit besitzen, das Gewicht des Körpers zu tragen. Gleichzeitig müßte der Körper unter voller Schwerkraftwirkung tragfähig sein. In diesem Fall wären also schon auf der Basis einer Fisch-Konstruktion eine Reihe struktureller Voraussetzungen zu fordern, die in ihrem Vorhandensein evolutionär begründet werden müßten. Es ist auch anzunehmen, daß unter den genannten Bedingungen nur kleine Konstruktionen in der Lage wären, sich an Land fortzubewegen. Aber auch wenn der Körper während der terrestrischen Lokomotion nicht vom Boden abgestemmt werden muß, sind der Körpergröße Grenzen gesetzt, da die Flossen bei der Lokomotion auch bei auf dem Substrat aufliegendem Körper unter voller Schwerkraftwirkung stark belastet würden.

Die dargestellten evolutionären Wege zur Entwicklung von Tetrapodenextremitäten müssen allesamt als prinzipiell möglich betrachtet werden. In jedem Fall ist die Wirkung der Gewichtskraft von Bedeutung. Eventuell sind in der Entwicklungsgeschichte sogar alle genannten Wege begangen worden. Es wäre sicherlich lohnend, sich die Vielzahl der karbonischen Tetrapodenfossilien unter diesem Aspekt anzusehen. Es muß meiner Meinung nach nicht unbedingt davon ausgegangen werden, daß die Entstehung der Tetrapodenextremität ein einmaliges Ereignis gewesen ist. Trotz dieser verschiedenen Möglichkeiten kann jedoch auf der Basis der vorangegangenen Überlegungen davon ausgegangen werden, daß die Bedingungen für die Evolution einer Tetrapodenextremität im Flachwasser am günstigsten sind. Welcher Weg aber auch immer verfolgt werden soll, in jedem Fall müssen die paarigen Flossen einen bestimmten strukturellen Aufbau aufweisen, um überhaupt in eine Tetrapodenextremität transformierbar zu sein, denn nicht jeder Flosstyp, der zur Lokomotion auf festem Substrat genutzt wird, kann sich zu einer Tetrapodenextremität entwickeln.

Einige Voraussetzungen, die bei der Vorläuferkonstruktion erfüllt sein müssen, um zu Tetrapodenextremitäten zu kommen, wurden schon genannt. So müssen prinzipiell zwei Flossenpaare vorhanden sein, die sich jeweils am Vorder- und Hinterrande des Rumpfes befinden. Eine evolutionäre Neuentstehung von Extremitäten wäre auf der Basis einer Fisch-Konstruktion nicht begründbar. Ebenso unbegründbar ist ein sekundäres Auseinanderweichen der Flossenpaare bei Formen mit weit cranial liegenden Bauchflossen. Außerdem wurde gefordert, daß die Flossenstrahlen der paarigen Flossen eng beieinander liegen und eine ununterbrochene Fläche

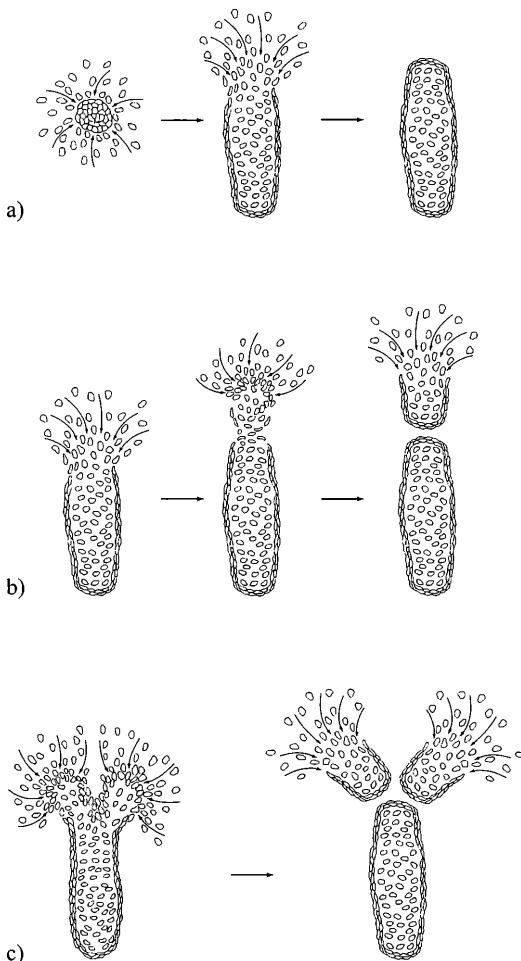


Abb. 5.30 Prinzipielle Möglichkeiten der Bildung von Extremitätenskelettelementen: Kondensation de novo (a), einfache Abspaltung bzw. Untergliederung von einem bereits bestehenden Chondrifikations- bzw. Ossifikationszentrum (b) und dichotome Verzweigung (c). (Umgezeichnet und erweitert nach SHUBIN & ALBERCH 1986).

bilden müssen, so daß sie nicht als Verankerungsstrukturen nutzbar sind. Andernfalls wäre der restlose Verlust der Flossenstrahlen während der Tetrapodenentstehung nicht erklärbar (siehe oben). Aufgrund des Fehlens von Verankerungsstrukturen muß die Gewichtskraft unter den oben genannten Umständen für eine ausreichende Bodenhaftung sorgen. Weiter wird davon ausgegangen, daß eine evolutionäre Transformation zu Tetrapodenextremitäten nur dann erfolgen kann, wenn die Antriebskraft während der Fortbewegung auf festem Substrat von vornherein maßgeblich von den paarigen Extremitäten ausgeht. Um dabei eine effiziente Kraftübertragung zu gewährleisten, dürfen die Flossen nicht zu nachgiebig sein und müssen eine entsprechend kräftige Muskelausstattung aufweisen. Außerdem muß der die distalen Skelettelemente tragende Flossenabschnitt möglichst großflächig mit dem Untergrund in Kontakt gebracht werden können. Nur wenn die Kraftübertragung auf das Substrat über diesen Abschnitt erfolgt, besteht die Möglichkeit zur evolutionären Entwicklung einer Extremität, deren Skelett distal gefingert ist. Auf diese Weise läßt sich eine Verbesserung der Bodenhaftung und der Kraftübertragung durch eine Aufspaltung des distalen Extremitätenabschnitts und seiner Skelettelemente erreichen, wodurch Bodenunebenheiten besser genutzt werden können. Dabei dürfen die Flossenstrahlen den Substratkontakt nicht behindern. Sie sollten daher eher eine gewisse Nachgiebigkeit aufweisen und an der Kraftübertragung nicht beteiligt sein. Würde der Substratkontakt statt dessen über die Flossenstrahlen erfolgen, würden sich diese statt der Endoskelettelemente evolutionär zu funktionellen Fingern entwickeln, und der Weg zur Entstehung einer Tetrapodenextremität bliebe versperrt (siehe oben).

Eine distale Auffingerung des Flossenskeletts kann evolutionär nicht von jeder beliebigen Flossenkonstruktion ausgehen. Es müssen bestimmte strukturelle und funktionelle Voraussetzungen erfüllt sein, insbesondere um zu einem Aufbau zu gelangen, wie er bei den Tetrapoden vorkommt. Es wird hier davon ausgegangen, daß eine Aufspaltung des distalen Extremitätenskeletts zu Fingern nur stattfinden kann, wenn eine gewisse Mindestmenge an Skelettelementen schon vorhanden ist, die in einer bestimmten Weise angeordnet sein müssen. Grundvoraussetzung ist hierbei ein verzweigtes Flossenskelett, das distal einen strahligen Aufbau aufweist. Diese Bedingung wird von zahlreichen bekannten Flosstypen erfüllt. Außerdem muß der strahlige Bereich, der die strukturelle Basis für die Entstehung der Tetrapodenphalangen bildet, auch derjenige sein, der während der Lokomotion den Kontakt mit dem Substrat herstellt und die Kraft überträgt. Wenn nicht von vornherein ein Zusammenhang zwischen dem genannten Extremitätenbereich und seiner Nutzung zur Fortbewegung bestünde, wäre eine koordinierte Entstehung von Tetrapodenphalangen als Verankerungsstrukturen evolutionär nicht begründbar. Morphogenetisch stellt der Ausbau der vorhandenen strahlig angeordneten Skelettelemente zu gegliederten Phalangen kein Problem dar, geht man

von den allgemein für Wirbeltierextremitäten typischen Chondrifikations- bzw. Ossifikationsmodi aus. Nach SHUBIN & ALBERCH (1986) gibt es prinzipiell nur drei Möglichkeiten bei der Bildung von Extremitätenskelettelementen: die einfache Abspaltung bzw. Untergliederung von einem bereits bestehenden Chondrifikations- bzw. Ossifikationszentrum, die dichotome Verzweigung und die Entstehung de novo (Abb. 5.30). Es ist danach leicht vorstellbar, daß durch eine kontinuierliche Verschiebung morphogenetischer Gradienten eine koordinierte Verlängerung und Untergliederung der strahlig angeordneten Skelettelemente bewirkt werden kann. Die morphogenetischen Produkte wären in jeder evolutionären Phase funktionstüchtig und nutzbringend. Zuvor wäre jedoch eine sukzessive Reduktion der Flossenstrahlen zu fordern. Erst danach würde sich eine Aufspaltung der distalen Skelettelemente in voneinander getrennt bewegliche, untergliederte Strahlen positiv auf die Verankerungsfähigkeit auswirken.

Nach dem in Kapitel 3.3 vorgelegten Flossenevolutionsmodell läßt sich die strahlige Anordnung der Skelettelemente des geforderten Flosstyps aus der für alle Gnathostomen-Konstruktionen ursprünglichen seriellen Anordnung des Flossenskeletts ableiten. Letztere ergibt sich wiederum aus der durch die Verspannungsstruktur vorgegebenen segmentalen Körpergliederung. Auf dieser Basis läßt sich die evolutionäre Entstehung von Tetrapodenphalangen in Form einer kontinuierlichen Entwicklung darstellen und in jedem Schritt begründen. Die dazu notwendige sukzessive Abwandlung des Morphogeneseprozesses kann ebenso fließend und ohne Sprünge erfolgen. Die Begründung, warum die Entstehung der Tetrapodenphalangen nicht von einem Flossenskelett ausgehen kann, das wie etwa bei *Panderichthys* und *Eusthenopteron* nur wenige, nicht strahlig angeordnete, distale Elemente aufweist (Abb. 4.15 e-i, 4.16 d, e, 4.28 Bd, Cd, Ce), wird in den folgenden Kapiteln ausführlicher dargestellt werden. Zunächst aber sollen weitere, für die Entstehung der Tetrapodenextremität notwendige, strukturelle Voraussetzungen erarbeitet werden.

Eine geradezu triviale Forderung ist, daß die paarigen Flossen bei aufliegendem Körper bis auf den Boden reichen müssen, um den für die Lokomotion notwendigen Substratkontakt aufnehmen zu können. Dazu dürfen die Ansatzstellen am Schultergürtel bzw. Becken nicht zu hoch liegen bzw. die Flossen nicht zu kurz sein. Außerdem darf der Substratkontakt nicht durch eine entsprechend große Analis behindert werden. Eine weitere Forderung wird an die Beweglichkeit der paarigen Flossen gestellt. Diese müssen im Schulter- bzw. Beckengelenk in einem für die Vortriebserzeugung notwendigen Maße vor und zurück sowie auf und ab bewegt werden können. Die dafür notwendigen Freiheitsgrade sind gewährleistet, wenn die Flossenbasis eng ist und der Kontakt zum Schultergürtel bzw. Becken in Form einer kugelgelenkähnlichen Verbindung über ein einziges proxi-

males Flossenskelettelement erfolgt. Dazu muß der Gelenkkopf konvex, aber nicht unbedingt kugelig sein. Um evolutionär in eine Tetrapodenextremität transformiert werden zu können, muß sich die Gelenkpfanne jedoch von vornherein, wie bei allen Tetrapoden, am Schulter- bzw. Beckengürtel befinden, während das proximale Flossenskelettelement den Gelenkkopf trägt. Bei einer entgegengesetzten Anordnung wäre eine nachträgliche Umkehrung der Gelenkausrichtung evolutionär nicht möglich, da während der Transformation zu den Tetrapodenverhältnissen zwangsläufig Zwischenstadien mit abnehmendem Gelenkkrümmungsradius auftreten würden, die die Flossenbeweglichkeit behindern, wenn nicht sogar völlig lahmlegen würden.

Damit der distale Flossenabschnitt auch bei abgehobenem Körper flach auf dem Substrat aufliegen kann, muß die Möglichkeit bestehen, die seitlich abgespreizte Extremität an mindestens zwei Stellen abzuwinkeln⁸² (PETERS & W.F. GUTMANN 1978, PETERS 1985 b, 1993), so daß der proximale sowie der distale Extremitätenabschnitt parallel zum Boden ausgerichtet ist, während der dazwischenliegende mittlere Teil etwa senkrecht steht. Im Bereich der oberen Extremität kann dies durch eine gelenkige Verbindung zwischen dem geforderten proximalen Flossenskelettelement und den darauf folgenden Skeletteilen erfolgen. Die Abwinkelung im distalen Extremitätenbereich kann dagegen, aufgrund des ebenfalls geforderten verzweigten skelettalen Aufbaus, eher durch eine Biegezone als durch eine Gelenkachse erreicht werden. Damit der distale Abschnitt während der Lokomotion in der gesamten Retraktionsphase mit dem Substrat verankert bleiben kann, muß der mittlere Abschnitt an mindestens einer Stelle in sich rotierbar sein (siehe Kapitel 5.3.3). Dies ist eine zwangsläufige Folge der lateral abgespreizten Extremitätenstellung. Prinzipiell ist diese Rotationsfähigkeit auf unterschiedliche Weise realisierbar. So kann sie über ein einziges Gelenk oder durch die additive Wirkung mehrerer Gelenke bzw. Skelettverbindungen erfolgen. Auch bezüglich der Lage der Gelenke sind verschiedene Möglichkeiten denkbar. Auf der Basis eines verzweigten Skelettaufbaus kann die Rotation jedoch nur in Form einer Verdrillung über mehrere Skelettelemente erfolgen. Eine evolutionäre Transformation zur Tetrapodensituation kann sich problemlos, ausgehend von einer Flossenkonstruktion, vollziehen, bei der die Verdrillung wie bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion über zwei parallele, an das proximale Skelettelement anschließende Skeletteile erfolgt, die sich wiederum strahlig in zahlrei-

che weitere Elemente aufspalten. Eine Skelettstruktur, bei der sich mehr als zwei parallele Elemente an das proximale Skelettelement anschließen, wäre dagegen ungünstiger, weil diese die Verdrillung behindern würden. Im Fall von nur einem Skelettelement anstelle von zweien wäre zwar eine ungehinderte Rotation um die Längsachse möglich, der Weg zu der Tetrapodensituation wäre jedoch evolutionär versperrt, denn eine Neuentstehung eines weiteren parallelen Elementes wäre in Form einer kontinuierlichen und zudem nutzbringenden Entwicklung nicht begründbar. Nach PETERS & W.F. GUTMANN (1978) ist die Verdrillung von zwei Skelettachsen aufgrund der geringeren Freiheitsgrade auch ökonomischer zu stabilisieren als die Rotation um eine einzige Achse. Ein weiterer in diesem Zusammenhang zu fordernder Punkt ist, daß die Kraftübertragung auf das distale Extremitätenskelett über beide sich an das proximale Skelettelement anschließende Skeletteile erfolgen muß, um eine Transformation zu einer Tetrapodenextremität zu erlauben. Würde die Kraftübertragung auf das distale Extremitätenskelett dagegen nur über ein einziges Skelettelement erfolgen, wäre eine nachträgliche mechanische Einbindung eines zweiten parallelen Elements in Form eines kontinuierlichen evolutionären Prozesses nicht zu begründen.

Nachdem verschiedene Grundbedingungen bestimmt wurden, die für die Entstehung von Tetrapodenextremitäten notwendig sind, sollen nun noch die Voraussetzungen für die evolutionäre Entwicklung einer Tragkonstruktion erarbeitet werden. Eine leicht zu erfüllende Bedingung ist, daß die Verspannungsstruktur des Körpers segmental aufgebaut sein muß. Die myomere Gliederung der Rumpfmuskulatur muß dabei jedoch so angelegt sein, daß die Myotome sukzessive als hydraulische Kammern für die Stabilisierung des Rumpfes nutzbar werden können (siehe Kapitel 5.3.2). Die bei Fischkonstruktionen übliche Verfaltung der Myosepten muß daher bei der gesuchten Vorkonstruktion im evolutionären Verlauf „entfaltet“ werden können, ohne daß funktionsuntüchtige Zwischenstadien auftreten. Die Versteifungselemente der Fisch-Konstruktion, wie die Wirbelkörper, der Schultergürtel und das Becken, müssen in die hydraulische Kammerung mechanisch integrierbar sein. Es muß also ein kohärentes strukturelles Kontinuum bestehen, das sukzessive als Tragkonstruktion aufgebaut werden kann, so daß beim freien Stand, wie im Fall der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion (siehe Kapitel 5.3.2), ein Kraftschluß zwischen den stützenden Extremitäten und dem freitragenden Körper möglich ist.

Inwieweit die Schuppen eine Rolle bei der Stabilisierung des Rumpfes bzw. der Entstehung einer Tragkonstruktion spielen, ist bislang unklar, denn ihre mechanische Bedeutung im Rahmen der Einbindung in die Körperverspannung ist schon auf der Ebene der Fischkonstruktion nicht ausreichend verstanden. Prinzipiell wäre eine mechanische Nutzung der Schuppen als Elemente der Tragkonstruktion in einer Weise denkbar, wie

⁸² Wenn der Substratkontakt wie bei *Periophthalmus* über die hier senkrecht stehende Flossenspitze erfolgt, muß die abgespreizte Extremität nur an einer Stelle abgewinkelt werden können. Von einer solchen Ausgangssituation ist jedoch eine Tetrapodenextremität nicht ableitbar. Das gleiche würde auch für eine Flossenhaltung gelten, bei der der proximale Abschnitt senkrecht zum Boden weist, und der distale Teil auf diesem aufliegt. Eine solche Extremitätenstellung ist jedoch weder von rezenten noch von fossilen Fischen bekannt.

sie bei den rezenten Krokodilen in Form des Paravertebralschildes auftritt. Bei diesen verhindern die in die segmentale Verspannungsstruktur integrierten Osteoderme eine Durchbiegung des Rumpfes während des freien Stands (FREY 1988, siehe auch Kapitel 5.3.2). Eine funktionell ähnliche Nutzung ließe sich bei einer Fisch-Konstruktion, wenn überhaupt, vermutlich nur auf der Basis von Rhomboidschuppen verwirklichen, da bei diesen die mechanische Bedeutung für die Gesamtverspannung und die Bewegungsführung offenbar höher ist als bei allen anderen bekannten Schuppentypen (W.F. GUTMANN 1967, 1975, W.F. GUTMANN & BONIK 1983, PEARSON 1981). Aber auch in diesem Fall kann ein evolutionäres Transformationsmodell zur Zeit aus mangelndem Verständnis der mechanischen Zusammenhänge nicht vorgelegt werden. Das Vorhandensein von schuppenähnlichen dermalen Hartteilen bei zahlreichen frühen Tetrapoden kann jedoch möglicherweise als Hinweis auf eine Nutzung im Rahmen der Tragkonstruktion gedeutet werden (FREY & RIESS in Vorbereitung, persönliche Mitteilung). Ob diese aber als Neubildungen oder als von Fischschuppen ableitbare Strukturen gedeutet werden müssen ist ungewiß, so lange kein Modell vorliegt, das eine prinzipielle Transformierbarkeit bestätigt oder verwirft. Im Fall einer Ableitbarkeit würde sich die Frage stellen, ob eine über dermale Hartteile verspannte Tragkonstruktion ein notwendiges Zwischenstadium auf dem Weg zu den Tetrapoden darstellt. Wenn ja, müßte freilich der evolutionäre Verlust der Dermalelemente bei der überwiegenden Mehrheit der Tetrapodenformen begründet werden. All dies ist auf der Basis der derzeitigen Kenntnisse nicht möglich, und die gestellten Fragen müssen vorläufig unbeantwortet bleiben. Der Aspekt der Nutzung dermalen Hartteile im Rahmen der evolutionären Entstehung einer Tragkonstruktion kann daher, trotz seiner eventuell erheblichen Bedeutung für die Entstehung von Tetrapoden-Konstruktionen, im folgenden nicht berücksichtigt werden.

Die Voraussetzungen, die an den Schultergürtel gestellt werden, lassen sich hier nur grob umreißen. Nach dem in Kapitel 3.3 dargestellten Gnathostomen-Evolutionsmodell entwickelt sich der endoskelettale Schultergürtelteil im Zusammenhang mit der Entstehung der Brustflossen erst, nachdem der dermale Schultergürtel schon entstanden ist. In dieser Phase stellt er nur einen kleinen Teil des gesamten Schultergürtels dar, der im wesentlichen aus den großen, eine U-förmige Struktur bildenden Dermalelementen besteht. Konstruktionen, bei denen der endoskelettale Schultergürtelteil dagegen im Verhältnis zum dermalen Teil groß ist, müssen danach als abgeleitet betrachtet werden. Bei der gesuchten Vorkonstruktion für die Entwicklung der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion darf also der endoskelettale Teil des Schultergürtels im Verhältnis zum dermalen Teil nicht größer sein als bei der Zielkonstruktion, andernfalls müßte die nachträgliche Umkehrung der Größenverhältnisse begründet werden, was meiner Meinung nach nicht möglich ist. Um auf einfachem Wege zu den

für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion beschriebenen Verhältnissen gelangen zu können, muß der dermale Schultergürtelteil aus zwei paarigen Hauptelementen bestehen, einem lateralen (Cleithra) und einem ventrolateralen Paar (Claviculae), wobei letzteres über ein unpaares ventrales Element (Interclavicula) miteinander verbunden ist. Diese Konstellation läßt sich problemlos aus dem Gnathostomen-Evolutionsmodell ableiten. Dabei muß das die paarigen ventralen Schultergürtel-elemente (Claviculae) verbindende unpaare ventrale Dermalelement (Interclavicula) schon bei der Entstehung des Schultergürtels vorhanden gewesen sein, da eine Neuentstehung auf der Basis eines schon bestehenden, mechanisch geschlossen Schultergürtels nicht mehr möglich ist. Insofern scheiden alle Fischformen, bei denen kein unpaares ventrales Schultergürtel-element vorhanden ist, als Vorkonstruktion für die Entwicklung eines Tetrapodenschultergürtels aus. Die Forderung, daß der endoskelettale Schultergürtel eine Gelenkpfanne tragen muß, die nicht zu weit dorsal liegen darf, wurde schon im Zusammenhang mit der Extremitätenentwicklung erwähnt.

Über die Voraussetzungen, die an die Struktur des Beckens gestellt werden müssen, kann auf dem gegenwärtigen Kenntnisstand noch nicht viel gesagt werden. Sicher ist, daß das Becken am caudalen Ende der Bauchcoelomkammer liegen muß, da im Fall einer cranialen Position eine sekundäre Caudalverlagerung evolutionär nicht begründbar wäre. Außerdem muß das Becken so in die Verspannungsstruktur des Rumpfes integriert sein, daß eine Verlängerung dorsaler Skeletteile entlang interseptaler Lücken zur Entwicklung eines dorsalen Schenkels (Ilium) führt, und dieser schließlich in Kontakt mit dem Axialskelett gerät. Die Bedingungen, die an die Beckenform gestellt werden müssen, sind bislang noch unklar. Es kann momentan nur gesagt werden, daß eine Transformation zu einem Tetrapodenbecken auf der Basis zweier eher stabförmiger Beckenhälften, die sich jeweils im Interseptalkanal des ventrolateralen Längsseptums befinden, leicht möglich ist. Es kann aber nicht ausgeschlossen werden, daß sich auch andere Beckenformen, wenn auch nicht jede beliebige, als Ausgangspunkt eignen. Hier sind die Zusammenhänge noch nicht ausreichend verstanden.

Der strukturelle Aufbau des Axialskeletts ist bei der Entwicklung der Tragkonstruktion von großer Bedeutung. Nach dem Gnathostomen-Evolutionsmodell (Kapitel 3.3) ist die Chorda dorsalis ursprünglich uneingeschnürt. Die Wirbelelemente entstehen zunächst intersegmental in den interseptalen Lücken der bindegewebigen Verspannungsstrukturen. Später können dann auch Wirbelelemente in segmentaler Lage hinzutreten. Auf diese Weise kann die Chorda dorsalis völlig von Wirbelelementen umschlossen werden, ohne jedoch von diesen eingeschnürt zu sein. Die Bedingungen, die zu einer sukzessiven Einschnürung der Chorda dorsalis in Verbindung mit der Entstehung von Vollwirbeln führen,

sind bislang unklar. Sicher ist, daß die Entwicklung nur in Richtung von zusammengesetzten Wirbelelementen zu Vollwirbeln und nicht umgekehrt vonstatten gehen kann. Vollwirbel können also nicht die Vorstruktur für die Wirbelelemente der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion sein, die, wie in Kapitel 5.3.1 dargestellt, zusammengesetzte Wirbelelemente aufweist. Das gleiche gilt für alle fossilen Formen, bei denen das Axialskelett aus in dieser Weise zusammengesetzten Wirbelelementen besteht. Die bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion vorliegenden Verhältnisse lassen sich am einfachsten von einer Fisch-Konstruktion ableiten, die ebenfalls zusammengesetzte Wirbelelemente aufweist, von denen die Chorda dorsalis vollständig umhüllt, aber nicht eingeschnürt wird. Um im Rahmen der Entstehung einer Tragkonstruktion nutzbar zu sein, müssen die Wirbelelemente so in die Verspannungsstruktur des Rumpfes eingebunden sein, daß sie im kohärenten Zusammenhang mit der Chorda dorsalis und den als hydraulische Polster wirkenden Myotomen Kräfte aufnehmen können. Eine Optimierung dieser Fähigkeit kann auf der genannten strukturellen Basis über die Entwicklung von paarigen Fortsätzen (Prae- und Postzygapophysen) an den anterioren und posterioren Enden der Neuralbögen erfolgen. Durch diese wechselseitig ineinandergreifenden und durch Bindegewebe verbundenen Strukturen werden die Neuralbögen so miteinander verkettet, daß neben der Chorda dorsalis eine weitere druckstabile Strebe vorliegt. Damit ist der Zustand der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion erreicht. Auf dieser Basis kann es dann zur Entwicklung von Vollwirbeln kommen.

Vollwirbel können aber auch schon auf der Basis einer voll aquatischen Fisch-Konstruktion entstehen, wie unter anderen einige fossile Lungenfische und ausnahmslos alle Teleostee zeigen. Wahrscheinlich sind die Entstehungsbedingungen von Vollwirbeln in den genannten Fällen mit den zuvor angeführten nicht identisch. Die Wirbelkörper sind vermutlich auch in anderer Weise in die Konstruktion integriert. Die Zusammenhänge sind hierbei jedoch noch weitgehend unklar. Vermutlich sind auch die sogenannten Prae- und Postzygapophysen der Teleostei nicht mit den gleichnamigen Strukturen der Tetrapoden funktionsidentisch, da bei diesen wahrscheinlich eine unterschiedliche Wirbelsäulenmechanik vorliegt (zu letzterem siehe Ergebnisse von ROCKWELL et al. 1938, LAERM 1976, SYMMONS 1979, HEBBRANK et al. 1990, J.H. LONG 1992, SCHMITZ 1995). Die sich hier stellende Frage ist jedoch, ob die Wirbelkörper der verschiedenen, mit Vollwirbeln ausgestatteten Tetrapodenformen grundsätzlich erst im Zusammenhang mit der Entwicklung einer Tragkonstruktion entstehen konnten, oder ob zumindest bei einigen Tetrapoden eine Ableitung von Fisch-Konstruktionen möglich ist, bei denen die Vollwirbel schon vorher im Zusammenhang mit einer voll aquatischen Lebensweise entstanden sind. In diesem Fall gäbe es verschiedene evolutionäre Wege, um zu einer Tetrapodenwirbelsäule zu

gelangen. Es ist allerdings noch unklar, ob eine kontinuierliche Transformation von unter voll aquatischen Bedingungen entstandenen Vollwirbeln zu den bei Tetrapoden vorliegenden Verhältnissen überhaupt möglich ist. Um dies zu beantworten, müßten die mechanischen Zusammenhänge besser bekannt sein. Solange dies nicht der Fall ist, kann auch die Vermutung nicht begründet werden, daß bei einer Fisch-Konstruktion sicherlich auch mechanische Bedingungen vorliegen können, die weder die Entstehung von zusammengesetzten Wirbelkörpern noch die Entwicklung von Vollwirbeln zulassen. Solche Konstruktionen würden somit vollends als Ausgangspunkt für die Entwicklung einer Tetrapoden-Konstruktion ausscheiden.

Im Zusammenhang mit der Entwicklung einer Aspirationsatmung wurde schon erwähnt, daß die Entstehungsbedingungen von Rippen noch nicht ausreichend geklärt sind⁸³. Die mechanischen Voraussetzungen sind zwar klar, sie können nach dem Gnathostomen-Evolutionsmodell (Kapitel 3.3) nur in den interseptalen Kanälen der auf das Bauchcoelomseptum treffenden Quersepten entstehen, doch bleibt unverstanden, warum bei einigen Fischformen Rippen vorkommen und bei anderen nicht. Es wäre denkbar, daß die Bildung von Rippen nur möglich ist, wenn die Myosepten im Bereich des Bauchcoelomseptums unverfaltet oder zumindest nur wenig verfaltet sind. Wäre dies der Fall, könnten Rippen evolutionär nur zu Beginn der Gnathostomenentwicklung entstanden sein, oder wenn die Myoseptenverfaltung sekundär wieder aufgehoben wurde. Dieser Zusammenhang ist für die Beurteilung der Frage von Bedeutung, ob eine rippenlose Fisch-Konstruktion als Vorläufer für die mit Rippen ausgestattete hypothetische Tetrapoden-Konstruktion in Frage kommen kann oder nicht. Die Beantwortung dieser Frage ist jedoch zur Zeit nicht möglich.

Als letzter im Zusammenhang mit der Entstehung von Tetrapoden-Konstruktionen stehender Themenbereich werden nun noch einige Grundbedingungen für die Entwicklung des Tetrapodenschädels erarbeitet. Bestimmte Aspekte wurden hierbei schon im Rahmen der Bestimmung der physiologischen Voraussetzungen für den Lebensraumwechsel dargestellt. Im Vordergrund der Betrachtung stehen nun die strukturellen und mechanischen Zusammenhänge. Bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion liegt kein kinetischer Schädel vor, und die Kiefergelenkung arbeitet nach einem einfachen scharnierähnlichen Mechanismus (siehe Kapitel 5.3.1). Auf der Grundlage des Gnathostomen-Evolutionsmodells (Kapitel 3.3) muß dieser Zustand als abgeleitet betrachtet werden. Während der Entstehung der Gnathostomen erfolgt das Öffnen des Mauls ursprünglich durch die Erweiterung des gesamten Mund-Kiemen-

⁸³ Als Rippen werden nach dem in Kapitel 3.3 vorgelegten Gnathostomen-Evolutionsmodell hier nur Pleuralrippen bezeichnet.

Bereichs, wobei zahlreiche Skelettelemente gegeneinander bewegt werden. Dabei führt die Kontraktion epaxo-nischer sowie hypaxo-nischer Muskelgruppen zu einer Aufbiegung sowohl des Oberschädels als auch des Unterkiefers. Dieser Mechanismus wird im Fall einer zunehmenden Verfestigung des dermalen Schädels und der Ausbildung eines Neurocraniums nur dann nicht eingeschränkt, wenn mindestens ein Intracranialgelenk vorliegt, und der dermale Schultergürtel aufgrund gegeneinander beweglicher Elemente aufgebogen werden kann. Dieser Zustand wird daher als ursprünglich interpretiert. Auf dieser Grundlage kann es auf verschiedene Weise, etwa im Zusammenhang mit einer sukzessiven Abwandlung des Beutefangmechanismus, zu einem Verlust der Schädelkinetik kommen. Diese Entwicklung hat vermutlich unabhängig voneinander in zahlreichen Fischgruppen stattgefunden. Für die Gruppe der Sarcopterygier wurden diese Zusammenhänge in Kapitel 4.4 analysiert und Transformationsmodelle erarbeitet. Im Fall der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion stellt sich also die Frage, in welchem evolutionären Entwicklungsstadium der Verlust der Schädelkinetik bzw. des Intracranialgelenkes stattfand, ob auf der Basis einer voll aquatischen Fisch-Konstruktion oder erst im Zusammenhang mit der Entstehung der Tetrapoden-Konstruktion. Prinzipiell ist beides möglich, aber nicht von jedem kinetischen bzw. akinetischen Schädeltyp lassen sich die Tetrapodenverhältnisse ableiten. Dazu müssen zahlreiche strukturelle und mechanische Vorbedingungen erfüllt sein.

Die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion ist mit einem zahlreiche spitze Zähne tragenden Schnappgebiß ausgestattet, bei dem die Kieferschließmuskulatur gelenknah ansetzt (siehe Kapitel 5.3.1). Im einfachsten Fall liegen diese Verhältnisse schon auf der Basis einer voll aquatischen Fisch-Konstruktion vor. Entsprechende Fischformen sind bekannt. Die Problematik, die sich bei einem unter Wasser genutzten Schnappgebiß ergibt, wurde in Kapitel 4.4.2 behandelt. Im Gegensatz zu den Verhältnissen an Land, wo die Schnappbewegung durch die geringe Dichte der Luft nicht behindert wird, besteht unter Wasser das Problem, daß während des Zuschwimmens auf die Beute sowie beim Zuschnappen vor dem geöffneten Maul Flüssigkeit verdrängt, und die Beute vor dem Maul hergetrieben wird. Dies kann durch das gleichzeitige Öffnen der Kiemen, einen seitlichen Beutehieb oder durch die Entwicklung eines Saugmechanismus vermieden oder zumindest gering gehalten werden (siehe Kapitel 4.4.2). Im ersten Fall ist eine Synchronisation des Mundöffnungsmechanismus mit dem der Kiemenöffnung notwendig. Bei bestimmten Sarcopterygiern erfolgt dies, wie gezeigt wurde, über eine Kopplung der Kinetik des Schädels und des Kiefer-Kiemen-Apparates unter Beteiligung von gegeneinander beweglichen Schultergürtel-elementen. Beim Zuschnappen der Kiefer wird die Beute von den spitzen Zähnen projektilartig penetriert und festgehalten, während das flüssige Medium durch die Kiemen abfließen kann, so

daß kein Stau vor dem Maul entsteht. Außerhalb des Wassers kann dieser Schnappmechanismus ebenfalls genutzt werden. Hier ist die Kopplung mit dem Öffnen der Kiemen jedoch nicht notwendig. Sofern der Beutefang ausschließlich außerhalb des Wassers erfolgt, können Schädel und Schultergürtel im Rahmen einer Ökonomie-sierung der Kiefermechanik ihren kinetischen Charakter aufgeben und sukzessive zu den Tetrapodenverhältnissen transformieren. Im Fall des Beutefanges mit Hilfe eines seitlichen Schnauzenhiebes ist eine Kopplung zwischen Kiemen- und Mundöffnung auch unter Wasser nicht nötig. Ein akinetischer Schädel kann hier also schon auf der Basis einer voll aquatischen Fisch-Konstruktion entstehen. Voraussetzung für die Ausführung eines seitlichen Beutehiebes ist jedoch eine starke Abflachung des Schädels. Diese würde nach THOMSON (1967 a), wie schon im Zusammenhang mit der Effektivierung der Bukkalpumpe erwähnt, unter Annahme eines rhipidistiiden Vorläufers, zwangsläufig zu einem Verlust der Schädelkinetik führen. Eine evolutionäre Transformation zu den Tetrapodenverhältnissen ist also auch hier prinzipiell möglich.

Im Gegensatz zu den ersten beiden Fällen ist der Beutefang mit Hilfe eines Saugmechanismus außerhalb des Wassers, aufgrund der geringen Dichte der Luft, nicht nutzbar. Das bedeutet jedoch nicht, daß für ein Tier, das diesen Mechanismus unter Wasser nutzen kann, eine Nahrungsaufnahme an Land grundsätzlich unmöglich sein muß. Es bedeutet nur, daß es nicht möglich ist, die Beute an Land einzusaugen. Grundsätzlich stellt sich aber die Frage, ob bei der Nutzung eines Saugmechanismus unter Wasser nicht zwangsläufig eine evolutionäre Optimierung der Saugwirkung erfolgt, die sich strukturell negativ auf eine Transformierbarkeit zu den Tetrapodenverhältnissen auswirkt. So würde ein effektives Einsaugen der Beute erlauben, daß die Zähne nicht mehr mit hoher Wucht in die Beute eindringen müssen. Es wäre nur notwendig, sie festzuhalten und am Entwischen zu hindern. In diesem Zusammenhang wären nach caudal gebogene Zähne nützlicher als die zuvor bei einem Schnappgebiß notwendigerweise geraden Zähne. Außerdem würde eine Verkürzung der Mundspalte den Saugmechanismus effektivieren. Durch die genannten Veränderungen würde dann kein Schnappgebiß mehr vorliegen, und der Weg zu den Tetrapodenverhältnissen wäre versperrt. Ebenso ist die Ableitung von einer Konstruktion, die ein Quetschgebiß vom Lungenfischtyp besitzt, nicht möglich, da unter anderem die Rückbildung der bis auf den Schädel reichenden Kiefermuskulatur und die sekundäre Entstehung einer Kiefferandbe-zah-nung evolutionär nicht begründbar wäre.

Eine Forderung, die an die Vorkonstruktion gestellt werden muß, ist, daß sich durch den Verlust der Schädelkinetik zu einen die mechanische Kopplung zwischen Schädel- und Schultergürtelbewegung auflösen kann, so daß prinzipiell die Möglichkeit zur Entwicklung eines Halses besteht, und zum anderen das Mittel-

ohr durch die Entbindung bestimmter Skelettelemente aus der Kiefermechanik entstehen kann. Außerdem muß für die Vorkonstruktion ein Pinealforamen gefordert werden, da eine Neuentstehung evolutionär nicht begründbar wäre. Ob das Vorhandensein von Choanen für die Vorkonstruktion gefordert werden muß, ist unklar, da die Entstehungsbedingungen bislang nicht rekonstruiert wurden. Es kann daher zur Zeit nicht ausgeschlossen werden, daß Choanen neben der Entstehung auf der Basis einer voll aquatischen Fisch-Konstruktion auch erst im Zusammenhang mit der Entwicklung einer Tetrapoden-Konstruktion auftreten können. Im einfachsten Fall sind die Choanen schon bei der Vorkonstruktion vorhanden. Die Voraussetzungen, die an den Schädel der Vorkonstruktion gestellt werden müssen, ließen sich sicherlich noch weiter differenzieren, doch soll dies hier nun nicht weiter verfolgt werden, da die erarbeiteten Kriterien zur Eingrenzung möglicher Tetrapodenvorläufer vorerst ausreichen. An letzter Stelle soll noch erwähnt werden, daß die Körpergröße und die Körperform bei der Vorkonstruktion nicht zu weit von der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion abweichen sollten. Die Annahme von extrem hochrückigen Formen oder ausgesprochen großen Organismen würde die Begründung einer evolutionären Transformation zu den Tetrapodenverhältnissen massiv erschweren, wenn nicht sogar unmöglich machen.

5.4.2 Auswahl möglicher Vorläufer

Die im vorangegangenen Kapitel gewonnenen Erkenntnisse über die Voraussetzungen, die eine Fisch-Konstruktion erfüllen muß, um in eine Tetrapoden-Konstruktion evolutionär transformierbar zu sein, werden im folgenden auf die in Kapitel 4 analysierten Sarcopterygier-Konstruktionstypen angewendet. Dabei soll überprüft werden, ob sich unter diesen Konstruktionstypen Formen finden, die sich als Vorkonstruktion für die Entwicklung von Tetrapoden-Konstruktionen eignen. Dies erfolgt, indem alle ungeeigneten Formen nach den erarbeiteten Auswahlkriterien aussortiert werden. Da die Auswahlkriterien bereits ausführlich dargestellt wurden, können die Begründungen einer Nichteignung bestimmter Formen im folgenden unter Verweis auf das vorangegangene Kapitel zum Teil recht kurz abgehandelt werden. Prinzipiell reicht das Auffinden einer einzigen Struktur, die nicht die notwendigen Voraussetzungen für eine evolutionäre Transformation zu den Tetrapodenverhältnissen erfüllt, um sie aus der direkten Vorfahrenschaft der Tetrapoden auszuschließen. Zur besseren Untermuerung der getroffenen Auswahl werden jedoch jeweils möglichst viele Argumente für einen Ausschluß angeführt.

Auch wenn über den onychodontiden Konstruktionstyp wenig bekannt ist, so kann doch schon auf der Basis der geringen verfügbaren Datenmenge gesagt werden, daß er als Vorkonstruktion für die Entwicklung von

Tetrapoden-Konstruktionen nicht in Frage kommt. Dagegen spricht schon allein das Vorhandensein von parasymphysialen Zahnplatten, die starke Krümmung der Zähne sowie das Fehlen eines Pinealforamens. Außerdem weist der Schultergürtel kein unpaares ventrales Dermal-element (Interclavicula) auf, und es ist auch schwer vorstellbar, daß sich auf der Basis dieses Schultergürteltyps ein Tetrapodenschultergürtel entwickeln könnte. Es soll hier nicht weiter auf diesen Konstruktionstyp eingegangen werden, da er ohnehin bislang von niemandem in einen Zusammenhang mit der Evolution der Tetrapoden gebracht wurde. Insofern gibt es hier keine strittigen Punkte.

Dies ist jedoch anders bei der nächsten zu überprüfenden Gruppe, dem dipnoiden Konstruktionstyp. Hier gehen die Meinungen bezüglich einer eventuellen Tetrapodenvorfahrenschaft weit auseinander (siehe Einleitung Kapitel 5). Nach den im vorangegangenen Kapitel erarbeiteten Auswahlkriterien besteht aber kein Zweifel, daß eine evolutionäre Transformation in eine Tetrapoden-Konstruktion auf der Basis des dipnoiden Konstruktionstyps nicht möglich ist. Dagegen sprechen zahlreiche Faktoren. Als erstes sei der Schädel genannt. Bei allen Formtypen liegt eine Quetschgebiss vor, das sich, unabhängig davon, ob es sich um einen Zahnplattentyp oder um einen dentikulären Typ handelt, nicht in das Schnappgebiss der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion transformieren läßt. Wie schon erwähnt, wäre eine Rückbildung der bis auf den Schädel reichenden Kiefermuskulatur und die sekundäre Entstehung einer Kiefferrandbezahnung evolutionär nicht begründbar. Im Fall des Zahnplattentyps müßte außerdem die sukzessive Rückbildung der Zahnplatten und im Fall des dentikulären Typs der Verlust des Raspelgebisses begründet werden. Beides ist schwer vorstellbar. Zu der Kiefermechanik kommt noch hinzu, daß bei keinem Formtyp, allenfalls bei *Diabolichthys* ein offenes Pinealforamen vorliegt. Eine Neuentstehung von diesem kann evolutionär, wie erwähnt, ausgeschlossen werden.

Neben den genannten Verhältnissen am Schädel sprechen zahlreiche strukturelle Bedingungen des Postcranialskeletts gegen eine mögliche Vorfahrenschaft des dipnoiden Konstruktionstyps. Zu nennen sind hier vor allem die paarigen Flossen. Sie besitzen weder die Voraussetzungen, die für einen etwaigen Landgang notwendig wären, noch erfüllen sie die strukturellen Kriterien, um in eine Tetrapodenextremität transformierbar zu sein. Dies gilt für beide innerhalb des dipnoiden Konstruktionstyps vorkommenden Flossentypen. Die Eignung dieser Flossen für die Fortbewegung auf festem Substrat wurde in Kapitel 4.3 ausführlich diskutiert. Im Fall der Extremitäten des lepidosireniden Formtyps konnte gezeigt werden, daß diese bei der terrestrischen Lokomotion keinen oder einen nur geringen Anteil an der Vortriebsenergie haben. Die gertenartigen Flossen sind zu nachgiebig und zu schwach muskularisiert, um damit den Körper voranzuschieben, geschweige

denn ihn vom Boden abzuheben. Im Fall von *Lepidosiren* reichen die Extremitäten nicht einmal bis zum Boden. Da der Vortrieb, wie an *Protopterus* beobachtet werden konnte, über laterale Körperbiegungen erfolgt, indem die Antriebskraft durch den aufliegenden Körper und nicht durch die Extremitäten auf das Substrat übertragen wird, würde eine Optimierung der terrestrischen Lokomotion eher zu einem Verlust der Extremitäten führen als zu deren Umgestaltung zu Antriebsorganen (siehe vorangegangenes Kapitel). Für sämtliche anderen Formtypen des dipnoiden Konstruktionstyps, deren paarige Flossen denen von *Neoceratodus* entsprechen, kann die Fähigkeit zu einer terrestrischen Lokomotion ausgeschlossen werden. Die Flossen sind ebenfalls zu flexibel und zu schwach muskularisiert, um den Körper voranzutreiben oder vom Boden abzuheben, und für eine Fortbewegung durch laterale Undulation sind die Körperproportionen in allen Fällen zu ungünstig. Der rezente *Neoceratodus* ist, wie in Kapitel 4.3.1 gezeigt wurde, an Land völlig hilflos. Das gleiche muß auch für die anderen Formtypen angenommen werden.

Es ist auch fraglich, ob auf der Basis der beiden Flossentypen zum Landgang geeignete Extremitäten über den Umweg einer Unterwasserfortbewegung auf festem Substrat entstehen können. Im Fall des rezenten *Neoceratodus* ist die Bodenhaftung der zur Verankerung im Substrat wenig geeigneten Flossen aufgrund des Körperauftriebs zu gering, um sich effektiv auf dem Untergrund fortzubewegen (siehe Kapitel 4.3.1). Es kann nun darüber spekuliert werden, ob sich zum Landgang geeignete Extremitäten auf der Basis einer Lungenfischform entwickeln können, deren Auftrieb geringer ist als bei *Neoceratodus*. Aber selbst wenn dies möglich wäre, würden diese dann in ihrem Aufbau nicht einer Tetrapodenextremität entsprechen, da hierfür die strukturellen Voraussetzungen fehlen. Dies gilt für beide Flossentypen des dipnoiden Konstruktionstyps. In keinem Fall ist die evolutionäre Transformation zu einer Tetrapodenextremität möglich. Ein wesentlicher Punkt ist hierbei, daß eine Verdrillung der Flosse über die Rotation der auf einer gemeinsamen Achse aufgereihten Axialelemente erfolgt und nicht, wie im vorangegangenen Kapitel gefordert, über die Vermittlung zweier, zueinander parallele Skelettelemente, die sich jeweils an das proximale Element anschließen. Da statt dessen bei beiden Flossentypen auf das proximale Skelettelement zunächst nur ein einziges weiteres Element folgt, besteht keine Möglichkeit evolutionär zu einer Skelettkonstellation zu kommen, wie sie bei den Tetrapoden auftritt (siehe vorangegangenes Kapitel). Selbst wenn also eine aus drei Abschnitten bestehende Extremität auf der Basis einer Lungenfischflosse entstehen würde, so könnte diese im medialen Extremitätenabschnitt nur ein einziges Skelettelement aufweisen, statt wie im Fall der Tetrapoden zwei (Radius u. Ulna bzw. Tibia u. Fibula).

Es ist aber auch fraglich, ob bei den beiden Flossentypen des dipnoiden Konstruktionstyps die struktu-

relle Grundlage für die Entwicklung einer dreigliedrigen Extremität besteht. Bei *Protopterus* sind die paarigen Flossen nur im Schulter- bzw. Beckengelenk abknickbar. Um zu einer tetrapodenhaften Spreizstellung der Extremitäten zu gelangen, müßten die gertenartigen Flossen an zwei Stellen gegensinnig gebogen werden, so daß der proximale sowie der distale Abschnitt bodenparallel und der mediale Abschnitt senkrecht dazu steht. Eine derartige Extremitätenhaltung wurde bei der Lokomotion von *Protopterus* jedoch nie beobachtet. Sie wäre bei einem solchen Flossentyp auch schwer zu stabilisieren. Statt dessen werden die Flossen auf dem kürzesten Weg mit dem Substrat in Kontakt gebracht, so daß der proximale Extremitätenabschnitt zum Boden weist und der distale auf dem Substrat aufliegt, wobei nur eine Biegezone auftritt. Nach dem Paarflossenskelett von *Neoceratodus* zu urteilen, sind die Extremitäten hier außer im Schulter- und Beckengelenk auch direkt nach dem proximalen Skelettelement abknickbar. Dadurch könnten die paarigen Flossen prinzipiell in eine tetrapodenhafte Spreizstellung gebracht werden. In diesem Fall wäre aber der Nutzen dieser doppelt abgewinkelten Extremitätenhaltung in Frage zu stellen, denn das proximale Element ist im Vergleich zum restlichen Flossenskelett so klein, daß dadurch keine Verbesserung der Kraftübertragung gegenüber einer nicht an dieser Stelle abgelenkten Flosse vorliegen würde. Dazu kommt, daß die Extremität durch den vom Schultergürtel gebildeten Gelenkzapfen, der relativ weit nach lateral zeigt, im Schultergelenk so beweglich ist, daß die Flosse auch ohne eine zweite Knickstelle in eine senkrecht zum Boden weisende Position gebracht werden kann. Diese Extremitätenhaltung wäre für eine Unterwasserlokomotion auf festem Substrat ebenso nutzbar und zudem leichter zu stabilisieren.

Es zeigt sich also, daß eine Ableitung der Tetrapodenextremität von einer Lungenfischflosse mit einigen Problemen verbunden ist, die meiner Meinung nach schwer und zum Teil gar nicht zu lösen sind. So setzt auch die Auffingerung des distalen Extremitätenskeletts auf der Basis einer Lungenfischflosse bedeutend mehr Umbauten voraus (die alle begründet werden müßten) als im Fall eines sich nach distal strahlend verzweigenden Flossenskeletts. Das Schultergelenk ist bei denjenigen Formen nicht zu den Tetrapodenverhältnissen transformierbar, deren Schultergürtel, wie bei den rezenten Lungenfischen, statt einer Gelenkpfanne einen Gelenkzapfen trägt, an dem das Flossenskelett inseriert (siehe vorangegangenes Kapitel). Zudem sitzt beim lepidosireniden Formtyp das Schultergelenk ungünstig weit dorsal. Bei den fossilen Lungenfischformen ist der endoskeletale Schultergürtel selten erhalten, wobei aber auch in diesen Fällen die Gelenkverhältnisse unklar sind. Nach dem in Kapitel 4.4.2 dargelegten Sarcopteryger-Evolutionsmodell entstehen beim dipnoiden Konstruktionstyp zunächst paarige Flossen vom *Neoceratodus*-Typ, deren Schultergelenk jedoch primär biplan ist. Die Entwicklung eines Gelenkzapfens am Schultergürtel

tritt dann erst mit der Erhöhung des Aktionsradius der Brustflosse auf. Ausgehend von dieser biplanen Grundsituation könnte sich prinzipiell auch ein Schultergelenk entwickeln, bei dem der Schultergürtel eine Gelenkpfanne trägt. Es kann also zur Zeit nicht ausgeschlossen werden, daß einige fossile Lungenfischformen entsprechende Schultergelenke aufwiesen. Aber auch in diesen Fällen wäre eine Transformation zu einer Tetrapodenextremität aus anderen, schon genannten Gründen nicht möglich.

Ob das Axialskelett der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion von dem des dipnoiden Konstruktionstyps abgeleitet werden kann, ist schwer einzuschätzen, da zum einen die mechanischen Zusammenhänge nicht ganz klar sind, und zum anderen von vielen Formen das Axialskelett nicht oder nur unzureichend überliefert ist. Bei den Formen, von denen Vollwirbel bekannt sind (z.B. *Griphognathus*, *Jarvikia* und *Soederberghia*, Abb. 4.10 d-f), kann eine Transformation zum Axialskelett der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion ausgeschlossen werden (siehe vorangegangenes Kapitel). Bei allen anderen Formen mit überliefertem Axialskelett sitzen der uneingeschnürten Chorda dorsalis wie bei den rezenten Lungenfischen kleine Wirbelemente auf, ohne sie zu umschließen. Ob auf dieser Basis eine Transformation zu den Verhältnissen der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion möglich ist, ist unklar. Der im vorangegangenen Kapitel als günstigste Ausgangssituation für eine potentielle Transformierbarkeit dargestellte Aufbau, bei dem die uneingeschnürte Chorda dorsalis komplett von zusammengesetzten Wirbelkörpern umschlossen wird, ist bislang von keiner Form bekannt. *Uranolophus* kommt dieser Situation noch am nächsten, aber gerade hier ist der Erhaltungszustand des Fossils sehr schlecht.

Insgesamt betrachtet sprechen eine Vielzahl von Faktoren gegen eine Ableitbarkeit der Tetrapoden von einem dipnoiden Konstruktionstyp, insbesondere dann, wenn man die hier einzeln abgehandelten Punkte im kohärenten Zusammenhang der bionomen Konstruktion betrachtet. Unter diesem Aspekt ist es meiner Meinung nach nicht möglich, ein Transformationsmodell zu formulieren, das eine Lungenfisch-Konstruktion kontinuierlich unter Beachtung seiner permanenten Funktionstüchtigkeit in eine Tetrapoden-Konstruktion überführt. Solange ein solches Modell nicht vorgelegt werden kann - mir ist keines bekannt -, wird hier von einer Nichtableitbarkeit ausgegangen. Auch in der jüngsten Arbeit, in der die Lungenfische mit der Evolution der Tetrapoden in Verbindung gebracht werden, der von ROSEN et al. (1981), wird diese Forderung nicht eingelöst. Dort wird lediglich ein gewaltiger Merkmalskatalog aufgestellt und anhand von Ähnlichkeiten ein „Verwandtschaftsverhältnis“ festgelegt. Insofern werden die Tetrapoden eigentlich auch nicht von den Lungenfischen abgeleitet, es wird in der genannten Arbeit auch nicht behauptet, daß die Lungenfische die Vorfahren der Tetrapoden sind, es

wird nur begründet, warum sie von den Autoren für die nächsten Verwandten der Tetrapoden gehalten werden. Die Zielsetzung ist hierbei eindeutig eine phylogenetische bzw. genealogische und keinesfalls eine anagenetische, das heißt, es können auf dieser Basis keine Aussagen über eine Ableitbarkeit bzw. Nichtableitbarkeit der Tetrapoden gemacht werden, denn wie in Kapitel 1.4 ausgeführt, können Merkmale und Ähnlichkeiten keine Lesrichtungskriterien liefern (Zitate siehe Kapitel 1.4). Mit der von ROSEN et al. (1981) verwendeten Methode läßt sich nur nach den dort angegebenen Kriterien sortieren, nicht aber ein Prozeß begründen. Daß eine ordnungstheoretische Zielsetzung mit einer entwicklungstheoretischen aus logischen Gründen unvereinbar ist, wurde ebenfalls in Kapitel 1.4 unter Angabe der entsprechenden Zitate erläutert. Die von ROSEN et al. (1981) auf der Basis von Ähnlichkeiten erstellten Verwandtschaftsbeziehungen sind daher von keiner Relevanz für die hier rekonstruierten evolutionären (anagenetischen) Zusammenhänge und vice versa⁸⁴

Im Gegensatz zum gut dokumentierten dipnoiden Konstruktionstyp liegen beim porolepididen Konstruktionstyp vergleichsweise wenige Daten vor. Dazu kommt, daß es keine rezenten Formen gibt. Die bekannten Faktoren reichen jedoch aus, um sie als Vorkonstruktion für Tetrapoden-Konstruktionen auszuschließen. Auch hier sind die paarigen Flossen nicht in Tetrapodenextremitäten überführbar (kontra BORKHARDT 1994). Da die Brustflossen in ihrem Aufbau und ihrer Mechanik denen des *Neoceratodus*-Typs (dipnoider Konstruktionstyp) entsprechen, braucht hier die Begründung ihrer Nichttransformierbarkeit zu den Tetrapodenverhältnissen nicht noch einmal wiederholt werden. Es soll in diesem Zusammenhang nur noch erwähnt werden, daß sich das Schultergelenk ungünstig weit dorsal befindet, so daß ein Kontakt der Flossen mit dem Boden erschwert wird. Die Struktur der Bauchflossen ist nur unzureichend bekannt. Ihre von den Brustflossen verschiedene äußere Form läßt jedoch darauf schließen, daß auch intern ein anderer Aufbau vorlag. Vermutlich war die Beckenartikulation der Bauchflossen sogar multibasal (siehe Kapitel 4.2.3), was eine direkte Transformation zu einer Tetrapodenextremität unmöglich macht. Gegen eine Ableitbarkeit der Tetrapoden vom porolepididen Konstruk-

⁸⁴ Es sei an dieser Stelle noch einmal darauf hingewiesen, daß bei einer phylogenetischen Fragestellung das Problem besteht, einen Maßstab für Ähnlichkeit festzulegen und vor allem zu bestimmen, was denn eigentlich die Verwandtschaftseinheiten sind. Im Fall des Verwandtschaftsverhältnisses von Lungenfischen und Tetrapoden können das wohl kaum Individuen sein. Die Frage stellt sich also: Können Kategorien miteinander verwandt sein wie Individuen? Im Fall einer Bejahung dieser Frage würde das bedeuten, daß der Verwandtschaftsbegriff synonym mit dem Ähnlichkeitsbegriff verwendet wird, was wiederum zum Problem des Ähnlichkeitsmaßstabes führt. Dieser muß freilich über ein Verfahren festgelegt werden. Aus naturalistischer Sicht wird dies jedoch als nicht notwendig betrachtet, da man nach dieser Auffassung Ähnlichkeiten direkt erkennen kann (siehe Kapitel 1.1).

tionstyp sprechen auch einige Faktoren, die den Schädel betreffen. Zu nennen sind hierbei die parasymphysialen Zahnplatten und die nach caudal gebogenen Zähne. Dies und die relativ kurze Mundspalte lassen auf die Nutzung eines Saugmechanismus zum Beutefang schließen (siehe Kapitel 4.4.2). Ausgehend von dieser Bedingung, ist nach den im vorangegangenen Kapitel erarbeiteten Kriterien eine Transformation zu den Tetrapodenverhältnissen ausgeschlossen. Dazu kommt, daß kein offenes Pinealforamen vorliegt. Auf die hier aufgeführten Faktoren, die eine Transformation zu einer Tetrapoden-Konstruktion verhindern, wird von den Autoren, die die Porolepiformen in einen Zusammenhang mit der Tetrapodenevolution bringen, nicht eingegangen. Es liegt auch hier, wie im Fall der Ableitung von Lungenfischen, kein Transformationsmodell vor.

Gegen eine Ableitbarkeit der Tetrapoden vom actinistiiden Konstruktionstyp spricht geradezu alles. Mir ist auch nicht bekannt, daß diese Gruppe vor der Entdeckung von *Latimeria* im Dezember 1939 jemals in einen Zusammenhang mit der Tetrapodenevolution gebracht wurde. Aber auch von denjenigen, die *Latimeria* eine besondere Bedeutung im Rahmen der Tetrapodenevolution zumessen, wurden die Coelacanthiformen nie als direkte Vorfahren der Tetrapoden betrachtet. Da also in dieser Hinsicht Einigkeit besteht, können die Argumente gegen eine Ableitbarkeit kurz gefaßt werden. Auf der Grundlage des Sarcopterygier-Evolutionsmodells (Kapitel 4.4.2) muß der Kiefermechanismus des actinistiiden Konstruktionstyps als abgeleitet betrachtet werden. Er steht wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Entwicklung eines Saugmechanismus, der zum Beutefang eingesetzt wird. Dafür sprechen auch die nach caudal gebogenen Zähne und die kurze Mundspalte. All dies und das Fehlen eines Pinealforamens machen eine Transformation zu einem Tetrapodenschädel unmöglich (siehe vorangegangenes Kapitel). Beim Schultergelenk wird der Gelenkzapfen vom Schultergürtel gebildet. Dieser sitzt ungünstig weit dorsal, so daß das Brustflossenskelett kaum mit dem Boden in Kontakt kommen kann. Die Bauchflossen liegen nicht am Ende der Bauchcoelomkammer, was ebenfalls eine Transformation zu den Tetrapodenverhältnissen verhindert. Die Anolis ist so groß, daß sie dem Substratkontakt der Bauchflossen massiv im Wege steht. Dazu kommt, daß vermutlich alle Formen einen neutralen Auftrieb aufwiesen, und damit eine Unterwasserlokomotion auf festem Substrat ohne Verankerungsstrukturen nicht möglich war. Bei *Latimeria* werden die paarigen Flossen auch tatsächlich nicht zur Fortbewegung auf festem Substrat genutzt (siehe Kapitel 3.3.4). Die Fähigkeit zur terrestrischen Lokomotion kann auf der Basis der schon genannten Faktoren völlig ausgeschlossen werden. Aufgrund ihrer Struktur lassen sich die paarigen Flossen auch nicht zu Tetrapodenextremitäten transformieren. Wie bei den Lungenfischen folgt auf das proximale Skelettelement der Brustflossen zunächst nur ein einziges weiteres Element, so daß die Verdrillung der Extre-

mität nicht, wie im vorangegangenen Kapitel gefordert, über die Vermittlung zweier auf das proximale Element folgender, paralleler Skelettelemente erfolgen kann. Außerdem stehen die Flossenstrahlen getrennt, was ebenso eine Transformation zu den Tetrapodenverhältnissen verhindert. Das Axialskelett besteht bei allen Formen aus kleinen Neural- bzw. Hämalbögen, die der uneingeschnürten, mächtigen Chorda dorsalis dorsal und ventral aufsitzen. Von dieser Situation ausgehend, ist eine Transformation zu einem Tetrapodenaxialskelett schwer vorstellbar. In keinem Fall liegen zusammengesetzte Wirbelelemente vor, die die Chorda dorsalis umschließen, was im vorangegangenen Kapitel als günstige Ausgangsbedingung für eine Ableitung ausgewiesen wurde. Insgesamt spricht auch die meist gedrungene Körperform, also die im Verhältnis zum Querschnitt geringe Körperlänge gegen eine Ableitung der Tetrapoden von dem actinistiiden Konstruktionstyp. Als letztes Argument gegen einen Transformierbarkeit sei hier noch auf das unpaare Auftriebsorgan hingewiesen, von dem eine Transformation, unabhängig davon, ob es mit Luft gefüllt war oder aus Fett bestand, zu paarigen Lungen ausgeschlossen ist.

Der rhipidistiide Konstruktionstyp eignet sich allgemein gut als Ausgangspunkt für die Evolution von Tetrapoden-Konstruktionen. So weist der Schädel, anders als bei den bisher genannten Konstruktionstypen, keinerlei Strukturen auf, die eine solche Transformation verhindern würden. Ausnahmslos alle Formen besitzen ein Schnappgebiß mit ungekrümmten spitzen Zähnen, und es liegt generell ein offenes Pinealforamen vor. Der Bau des Schultergürtels entspricht sogar völlig den im vorangegangenen Kapitel gestellten Forderungen. Er wird in seinen Hauptbestandteilen aus zwei paarigen Dermalelementen (Cleithra u. Claviculae) gebildet, die über ein unpaares ventrales Element (Interclavicula) miteinander verbunden sind. Dazu kommt, daß der endoskeletale Schultergürtel generell die Gelenkpfanne trägt, in dem das proximale Element des Brustflossenskeletts inseriert. Letztlich findet die Verdrillung der Flossenlängsachse über die Vermittlung zweier zueinander paralleler Skelettelemente statt, die sich direkt an das proximale Element anschließen, und die Extremität läßt sich außer im Schulter- und Beckengelenk auch direkt nach dem proximalen Skelettelement abknicken. Trotz dieser günstigen Ausgangsbedingungen sind bei keiner der in Kapitel 4 analysierten Formen des rhipidistiiden Konstruktionstyps alle geforderten Voraussetzungen erfüllt. Das heißt, kein Formtyp eignet sich in seiner Gesamtheit als Vorkonstruktion. Dies sei im folgenden begründet.

Nach dem in Kapitel 4.4.2 dargestellten Sarcopterygier-Evolutionsmodell lassen sich alle Formtypen des rhipidistiiden Konstruktionstyps von einer gemeinsamen Vorkonstruktion ableiten, die als rhipidistiide Ausgangskonstruktion bezeichnet wurde. Ausgehend von dieser hypothetischen Konstruktion lassen sich die Formtypen

drei evolutionären Hauptwegen zuordnen. Der erste wird von dem osteolepididen, gyroptychiden und eusthenopteriden Formtyp begangen, während der zweite, möglicherweise auf diesen aufbauend, zum panderichthyiden Formtyp führt. Der dritte Weg endet beim rhizodontiden Formtyp. Aus den drei genannten Wegen geht jeweils ein bestimmter Extremitätentyp hervor. Die Begründung, daß sich diese Formen nicht als Ausgangskonstruktionen eignen, wird danach in drei Gruppen erfolgen.

Aus der vom osteolepididen, gyroptychiden und eusthenopteriden Formtyp gebildeten Gruppe fallen schon die Formen als Vorläufer der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion heraus, bei denen Ringwirbel vorliegen (z.B. *Thursius*, *Megalichthys*, *Ectosteorhachis* und *Rhizodopsis*), denn nach dem Gnathostomen- und Sarcopterygier-Evolutionsmodell kann die Entwicklung des Axialskeletts nur von zusammengesetzten Wirbelelementen zu Ringwirbeln erfolgen und nicht umgekehrt. Das Axialskelett der restlichen Formen besteht generell aus zusammengesetzten Wirbelelementen (z.B. bei *Osteolepis*, *Eusthenopteron*, *Lohsania* und *Gyroptychius*), die die uneingeschnürte Chorda dorsalis vollständig umschließen. Dies stellt, wie erwähnt, eine günstige Voraussetzung für die Entwicklung einer Tetrapoden-Tragkonstruktion dar. Aber auch wenn in diesen Fällen eine Transformation des Axialskeletts zu den Tetrapodenverhältnissen prinzipiell möglich ist, so verhindern doch andere Strukturen eine Ableitung der Tetrapoden von diesen Formen. Zu nennen sind hier vor allem die Extremitäten. Sie erfüllen bei keiner Form dieser Gruppe die Voraussetzungen für eine Transformation zu einer Tetrapodenextremität. In Kapitel 4.4.2 wurde gezeigt, daß sich die paarigen Flossen der genannten Formtypen nicht zur terrestrischen Lokomotion eignen, da sie unter anderem im Verhältnis zum Körper viel zu kurz sind, eine zu schwache Flossenmuskulatur besitzen und weil die Schultergelenkpfanne nach caudal weist. Die Fähigkeit zu einer Unterwasserlokomotion auf festem Substrat muß aufgrund der fehlenden Verankerungsstrukturen ebenfalls als zumindest ineffektiv betrachtet werden. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, daß sich unter den im vorangegangenen Kapitel genannten Voraussetzungen, etwa bei geringem Auftrieb des Körpers oder unter Flachwasserbedingungen, die Fähigkeit zu einer Fortbewegung auf festem Substrat evolutionär entwickeln kann. Aber auch wenn die Option der Entstehung einer zur terrestrischen Lokomotion geeigneten Extremität bestünde, so würde doch aus noch zu nennenden Gründen keine typische Tetrapodenextremität (im Sinne der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion) entstehen können, obwohl zahlreiche im vorangegangenen Kapitel geforderte Bedingungen an die Flossenstruktur erfüllt sind.

Nach dem Gnathostomen- und Sarcopterygier-Evolutionsmodell muß das Skelett der paarigen Flossen der in dieser Gruppe behandelten Formtypen gegenüber der

Ausgangskonstruktion als reduziert betrachtet werden (Abb. 3.22 u. 4.28 B). Die Brustflosse weist neun und die Bauchflosse sogar nur sieben Skelettelemente auf. Das heißt, daß das Skelett des distalen Extremitätenabschnitts (distal der beiden parallelen Skelettelemente, die auf das proximale Element folgen) aus nicht mehr als sechs bzw. vier Elementen besteht (Abb. 4.15 e, g u. 4.16.e). Um auf dieser strukturellen Grundlage zu einer Tetrapodenextremität zu gelangen, müßte die komplette Neuentstehung des gefingerten und zahlreiche Skelettelemente aufweisenden Extremitätenteils (Autopodium) gefordert werden. Es wird hier jedoch bezweifelt, daß für eine solche Entwicklung die strukturellen Voraussetzungen vorhanden sind (siehe vorangegangenes Kapitel). Eine spontane Entstehung des gefingerten Extremitätenteils in Form eines einzigen makroevolutiven Schrittes wird hier als evolutionäre Möglichkeit ausgeschlossen⁸⁵. Statt dessen wäre zu fordern, daß die Entwicklung kontinuierlich und wohlkoordiniert erfolgt, und daß die sukzessive entstehenden Skelettelemente in jeder evolutionären Phase bis zum Erreichen der Tetrapodensituation in den funktionellen Zusammenhang passen, also als Kraftübertragungs- und Verankerungsstrukturen nutzbar sind. Genau dies scheint aber unter den genannten strukturellen Voraussetzungen nicht möglich zu sein. Da die hier vertretene Ansicht einer Nichtableitbarkeit der Tetrapodenextremität von dem Flossentyp der behandelten Formtypen der allgemein akzeptierten Lehrbuchmeinung widerspricht, und die Mehrzahl der sich mit dem Thema der evolutionären Entstehung der Tetrapoden befassenden Autoren und Autorinnen eine Ableitbarkeit für möglich hält, soll dieser strittige Punkt im folgenden etwas genauer begründet werden.

Morphogenetisch stellt zwar die Neubildung von zusätzlichen Skelettelementen während der Extremitätenontogenese kein Problem dar, doch erscheint es schwierig, ausgehend von wenigen, nicht strahligen angeordneten Skelettelementen, evolutionär zu einer strahligen Anordnung mit vielen Skelettelementen zu gelangen. Das Problem liegt hierbei auf zwei Ebenen. Zunächst stellt sich die Frage, welche Limitationen (Restriktionen) durch den bei der Ausgangskonstruktion vorliegenden Morphogenesemechanismus vorgegeben

⁸⁵ Eine ad hoc Entstehung von komplexen Strukturen ist nicht nur morphogenetisch, sondern auch evolutionär unwahrscheinlich, da also eine sinnvolle Einbindung dieser Strukturen in den konstruktiven und bionomen Zusammenhang des Gesamtorganismus erforderlich ist. Dieser Zusammenhang ist freilich wesentlich komplexer als die neu entstandene Struktur. Es wäre also ein Wunder grenzender Zufall, wenn dieser Zusammenhang völlig unvermittelt auftreten würde. Es zeigt sich auch, daß durch künstliche Induktion gebildete, zusätzliche Extremitäten generell dysfunktional sind (siehe z.B. BALISKY 1933, 1937). Trotzdem werden von einigen Autoren solche makromutativen Schritte im evolutionären Verlauf für möglich gehalten (AHLBERG 1992, TABIN & LAUFER 1993).

sind, was also wo und in welcher Anordnung morphogenetisch überhaupt erstellt werden kann. Danach ergibt sich die Frage, ob die morphogenetisch erstellbaren Strukturen von der Konstruktion genutzt werden können, und ob diese in den funktionellen Zusammenhang passen. Die sich hierbei auf den Ebenen des Erstellungszusammenhangs und des Nutzungszusammenhangs ergebenden Fragen können nicht getrennt voneinander betrachtet werden, da die morphogenetischen Vorgaben die strukturellen Möglichkeiten der Konstruktion bestimmen, und die funktionelle Nutzbarkeit im Rahmen der kohärenten Bionomie wiederum durch den evolutionären Erfolg oder Mißerfolg über die Weitergabe einer morphogenetischen Abänderung entscheidet. Es kann nichts evolutionär entstehen, was nicht morphogenetisch erstellbar ist, es kann sich aber auch kein Morphogenesemechanismus sukzessive entwickeln, dessen Produkte sich nicht in jeder Phase als funktionstüchtig und nutzbringend erweisen. So ist nicht alles, was potentiell morphogenetisch produziert werden kann, auch evolutionär entwickelbar. Dabei muß erwähnt werden, daß auch der Morphogenesemechanismus selbst ein Produkt der autoreproduktiven Konstruktion darstellt und sich daher ebenfalls in seiner evolutionären Abänderung in jeder Phase als funktionstüchtig und nutzbringend erweisen muß. Da auch der Morphogenese-prozess zur Erstellung einer bestimmten Struktur einen Aufwand darstellt, der sich in der Gesamtbilanz der bionomen Konstruktion niederschlägt, ist eine Ökonomisierung dieses Erstellungsmechanismus evolutionär sinnvoll. Dieser Punkt kann nicht genug betont werden, wenn, ausgehend von der Kenntnis der Morphogenesemechanismen rezenter Organismen, auf die Erstellungsweise von Strukturen ausgestorbener Formen zurückgeschlossen werden soll.

Im konkreten Fall stellt sich die Frage, ob sich auf der Basis eines nicht strahlig aufgebauten Flossenskeletts vom *Eusthenopteron*-Typ ein Morphogenesemechanismus evolutionär entwickeln kann, der am distalen Ende strahlig angeordnete Skelettelemente produziert. Wenn nicht eine geradezu mystische latente Potenz zur Herstellung strahlig angeordneter Skelettelemente angenommen werden soll, die, tief im Genom schlummernd, nur auf ihre Verwirklichung wartet, müßte begründet werden, wie die Skelettelemente evolutionär zu ihrer Anordnung kommen, wie zunächst wenige und dann immer mehr Elemente gebildet werden, die in jeder Entwicklungsphase funktionstüchtig und nutzbar sind. Dies ist jedoch schwer zu begründen, wenn nicht schon eine strahlige Skelettstruktur vorliegt⁸⁶. So stellt sich die

Frage, an welcher Stelle auf der Basis einer Flosse vom *Eusthenopteron*-Typ das erste neue Element entstehen kann, um einen Nutzen für die Verankerung im Substrat zu bringen. Bei nach ventral abgewinkelter Extremität kann nur die äußerste Flossenspitze mit dem Substrat in Kontakt gebracht werden, da das erste und in etwas geringerer Maße auch das zweite praeaxiale Skelettelement die Interaxialgelenke so stark blockiert, daß nur im distalen Drittel eine entsprechend starke Biegung auftreten kann. Die Flosse ist daher nicht großflächig mit dem Substrat in Kontakt zu bringen. Eine Neuentstehung von Skelettelementen im Bereich der Flossenspitze kann somit nur im Anschluß oder parallel zu den beiden am weitesten distal liegenden Skelettelementen erfolgen (siehe Abb. 4.15 g u. 4.16 e).

Auf dieser Grundlage müßte dann eine sukzessive Neuentstehung strahlig angeordneter Elemente im Zusammenhang mit einer Verbesserung des Substratkontaktes begründet werden. Außerdem müßte erklärt werden, wie das erste praeaxiale Skelettelement, das distal nicht mit dem restlichen Extremitätenskelett in Verbindung steht und daher keine Kraft auf die distalen Skelettelemente übertragen kann, schließlich evolutionär mit diesen in Kontakt gerät, so daß allmählich eine funktionelle Einbindung in die Skelettmechanik erfolgt, wie sie im Fall der Tetrapodenextremität beim Radius bzw. bei der Tibia vorliegt. Ein entsprechendes Transformationsmodell, bei dem alle evolutionären Zwischenstadien funktionstüchtig und nutzbringend sind, und bei dem die Positionierung der neuen Skelettelemente rational begründet wird, liegt jedoch von keinem der vielen sich seit dem vergangenen Jahrhundert mit der Entstehung der Tetrapodenextremität befassenden Autoren vor⁸⁷. Das Problem der Transformierbarkeit wird im allgemeinen gar nicht gesehen, da bei der großen Mehrheit der Autoren und Autorinnen eine phylogenetische bzw. genealogische Zielsetzung vorliegt und nicht etwa wie in der vorliegenden Arbeit eine anagenetische. So wird versucht, auf der Grundlage von Merkmalen und durch das Erkennen von homologen Strukturen „Verwandtschaftsverhältnisse“ zu bestimmen, die dann in Form von Stammbäumen ausgedrückt werden. Auf die damit verbundenen methodischen Probleme wurde schon im Zusammenhang mit der Ableitung der Tetrapoden von Lungenfischen (siehe oben) und in Kapitel 1.4 hingewiesen. Kernproblem ist auch hier die Unvereinbarkeit

extremität eignet. Trotzdem wird der dargestellte Flossentyp unkorrekter Weise als *Eusthenopteron*-Flosse bezeichnet.

⁸⁷ Auch die in JARVIK (1964, Fig. 27, 1980 b, Fig. 84) dargestellte Transformationsreihe weist diese Mängel auf. Die dort geforderten Zwischenstadien sind allesamt dysfunktional. Außerdem zeigt die dort abgebildete *Eusthenopteron*-Flosse den ersten praeaxialen Radius in unrealistischer Weise ohne die typische distale Abplattung, an der die Flossenstrahlen ansetzen. Auf diese Weise wird das Problem, daß der erste praeaxiale Radius bei der *Eusthenopteron*-Flosse distal nicht im Kontakt mit dem restlichen Extremitätenskelett steht, kaschiert.

⁸⁶ Es ist sehr aufschlußreich, daß in COX et al. (1989, S. 49) eine schematische Zeichnung von *Eusthenopteron* als potentieller Tetrapodenvorläufer abgebildet ist, dessen Flossenskelett weder in der Zahl noch in der Anordnung der Skelettelemente dem von *Eusthenopteron* entspricht, sondern eher der hier in Kapitel 5.4.1 geforderten Ausgangsflosse gleicht. Die Autoren haben offenbar intuitiv erfaßt, daß sich die wirkliche *Eusthenopteron*-Flosse nicht als Vorläufer für die Tetrapodenex-

einer ordnungstheoretischen Zielsetzung mit einer entwicklungstheoretischen.

Auch wenn von Autoren, die sich mit der Extremitätenmorphogenese befassen, der Eindruck erweckt wird, daß bei der Rekonstruktion der evolutionären Entstehung der Tetrapodenextremität durch die Einbeziehung ontogenetischer Prozesse eine entwicklungstheoretische Zielsetzung vorliegt, so zeigt sich doch schon in der Darstellung von Stammbäumen bzw. Cladogrammen, daß auch dort letztlich eine phylogenetische und damit eine ordnungstheoretische Zielsetzung vorliegt (COATES 1991, 1994, 1995, SCHUBIN 1995, SCHUBIN et al. 1997). Der Morphogeneseprozeß wird also nur zur Bestimmung von „Verwandtschaftsverhältnissen“ benutzt. Dies erfolgt auch dort über das vermeintliche Erkennen von Homologien, in diesem Fall jedoch auf der Basis von Morphogeneseprozessen rezenter Organismen. Daß es sich bei der Extremitätenmorphogenese um einen Prozeß handelt, kann jedoch nicht darüber hinwegtäuschen, daß der evolutionäre Ablauf in Form eines kontinuierlichen Transformationsprozesses, bei dem die Zwischenstadien sowohl auf der Ebene des Erstellungszusammenhangs als auch auf der des Nutzungszusammenhangs in jeder Phase funktionstüchtig und nutzbringend sein müssen, gar nicht rekonstruiert wird. Obwohl gerade in neuerer Zeit immer wieder behauptet wird, daß, ausgehend von einer Flosse vom *Eusthenopteron*- bzw. *Panderichthys*-Typ, eine evolutionäre Entstehung des distalen Abschnitts der Tetrapodenextremität aufgrund der Spezifik der Extremitätenmorphogenese rezenter Organismen möglich sei (HINCHLIFFE & JOHNSON 1980, HINCHLIFFE 1989, VOROBYEVA & HINCHLIFFE 1991, 1996, HINCHLIFFE & VOROBYEVA 1994, VOROBYEVA 1991, 1992, 1994, EDWARDS 1989, COATES & CLACK 1990, COATES 1995, AHLBERG & MILNER 1994, LONG 1995, SHUBIN et al. 1997 u.a.), wird auch hier kein begründetes Ablaufmodell vorgelegt, das den Nutzungszusammenhang berücksichtigt, ohne den sich ein Morphogeneseprozeß erst gar nicht evolutionär etablieren könnte. So wird auch hier nicht erklärt, wie es sukzessive zu einer Integration des ersten praeaxialen Skelettelements in die Skelettmechanik kommt, so daß diese Kraft auf den distalen Extremitätenabschnitt übertragen kann, und die Verdrillung der Flosse über die Vermittlung zweier zueinander paralleler Skelettelemente erfolgt.

Die oben genannten Autoren, die sich zur Begründung einer Ableitbarkeit der Tetrapodenextremität von einer Flosse des *Eusthenopteron*- bzw. *Panderichthys*-Typs auf Morphogenesemechanismen rezenter Organismen berufen, beziehen sich im Grunde alle auf die Arbeiten von SHUBIN & ALBERCH (1986) und OSTER et al. (1988). Danach liegen der Ontogenese des Extremitätenskeletts von Fischen und Tetrapoden die gleichen basalen Mechanismen zugrunde: die Mesenchymkondensation, die Segmentation und die Verzweigung (siehe vorangegangenes Kapitel, Abb. 5.30). Auf der Grundla-

ge dieser Mechanismen ergeben sich schon auf dieser Ebene Einschränkungen (Restriktionen) für das prinzipiell morphogenetisch erstellbare. Die Zahl der Skelettelemente, deren Anordnung und das Skelettbildungsmuster wird durch die Form und die Größe der Extremitätenknospe sowie den Zeitpunkt der Chondrogenese beeinflusst. Während der Ablauf der Skelettentwicklung bei breitbasigen Fischflossen einen relativ großen Spielraum aufweist, scheint dieser Prozeß bei Tetrapodenextremitäten stark auf ein bestimmtes Schema eingengt zu sein. So erfolgt die Extremitätenmorphogenese bei allen bisher untersuchten Tetrapoden nach einem ähnlichen Muster (Abb. 5.31). Zunächst entsteht ein einzelnes proximales Element (Humerus bzw. Femur) als de novo Kondensation. Von diesem zweigen sich dann distal zwei weitere, zueinander parallele Elemente ab (Radius u. Ulna bzw. Tibia u. Fibula). Auf das anteriore Element folgen nur noch einzelne Elemente (ein geringer Teil der Carpalia bzw. Tarsalia, etwa 1-3), die in Form von einfachen Abspaltungen gebildet werden, während sich an das posteriore Element noch zahlreiche Elemente anschließen, die sich voneinander abspalten und auch verzweigen, zum Teil aber auch de novo entstehen (die Mehrzahl der Carpalia bzw. Tarsalia und sämtliche Metacarpalia bzw. Metatarsalia sowie die Digi). So wird im Rahmen der Morphogenese des Extremitätenskeletts von einem Ungleichgewicht bzw. einer Asymmetrie zwischen der radialen bzw. tibialen Seite einerseits und der ulnaren bzw. fibularen Seite andererseits gesprochen. Dabei erfolgt die Reihenfolge der Skelettelementbildung auf der ulnaren bzw. fibularen Seite bis zur Entstehung der proximalen Carpalia bzw. Tarsalia

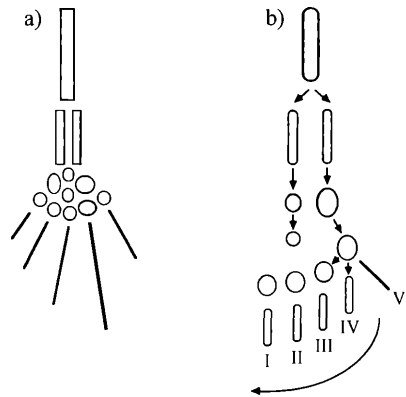


Abb. 5.31 Generalisierter Morphogenesemechanismus einer Tetrapodenextremität (jeweils linke Extremität von dorsal, primäre Extremitätenachse dunkelgrau unterlegt): a) schematisierte Extremität, b) Morphogenese der Skelettelemente. Der gebogene Pfeil deutet den „Digitalbogen“ (digital arch) an (Grafik aus RIEPPEL 1993, umgezeichnet und korrigiert auf der Grundlage der Originalarbeiten von SHUBIN & ALBERCH 1986 sowie OSTER et al. 1988). Erläuterungen siehe Text.

zunächst von proximal nach distal und dann in einem charakteristischen Bogen (Digitalbogen, digital arch) von posterior nach anterior. Vom Digitalbogen ausgehend, bilden sich die Digiti wiederum von proximal nach distal.

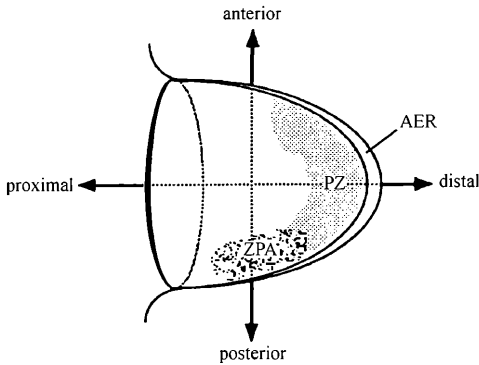


Abb. 5.32 Organisation und Determinierung der Extremitätenknospe durch morphogenetisch wirksame Zellgruppen (von dorsal, rechte Körperseite): apikaler ektodermaler Grat (AER), Zone polarisierender Aktivität (ZPA), Wachstumszone (PZ). (Umgezeichnet nach DUBOULE 1992). Erläuterungen siehe Text.

Neben diesen Mechanismen werden noch zwei weitere Faktoren als grundlegend für die Extremitätenmorphogenese angenommen. Es handelt sich dabei um zwei morphogenetisch wirksame Zellgruppen, die die Organisation und Determinierung der Extremitätenknospe beeinflussen (Abb. 5.32). Die eine entspricht einer Verdickung des Ektoderms am distalen Ende der Extremitätenknospe (AER = apical ectodermal ridge, SAUNDERS 1948, SUMMERBELL et al. 1973, SUMMERBELL 1974). Sie spielt offenbar bei der Induktion des mesodermalen Auswachsens der Extremitätenknospe eine Rolle. Die andere Zellgruppe (ZPA = zone of polarizing activity, SAUNDERS & GASSELING 1968, WOLPERT 1969, BALCUNS et al. 1970, SAUNDERS 1972), in diesem Fall Mesenchymzellen, befindet sich am Hinterrand der Extremitätenknospe und erzeugt anscheinend einen von posterior nach anterior verlaufenden morphogenetischen Gradienten, der die Intensität der Mesenchymkondensation und die Symmetrie des Verzweigungsmusters beeinflusst (MACCABE et al. 1973). Danach liegt in der Extremitätenknospe durch die Aktivität der beiden genannten Zellgruppen eine morphogenetische Polarität in Form zweier senkrecht aufeinander stehender Achsen vor. Zu erwähnen ist noch, daß der apikale ektodermale Grat (AER) bei Teleosteen ab einem bestimmten Entwicklungsstadium an seiner Innenseite eine anteroposterior verlaufende Rinne bildet, die sich sukzessive vertieft, während der ektodermale Grat nach distal auswächst und schließlich einen der Extremitätenknospe

aufsitzenden Kamm bildet, der als Flossenfalte bezeichnet wird (THOROGOOD 1991). Durch die sich in den Kamm vertiefende Rinne schließt dieser einen flächigen extrazellulären Raum ein, in dem später die Flossenstrahlen gebildet werden. Das Verhältnis der Ausdehnung des Flossenendoskeletts zu den Flossenstrahlen wird damit wahrscheinlich von dem Zeitpunkt der Entstehung der Flossenfalte bestimmt, also von der jeweiligen Dauer der AER-Phase und der AEF-Phase (Die AER-Phase beginnt mit der Induktion des mesenchymalen Auswachsens der Extremitätenknospe und endet mit der Entstehung der Flossenfalte = apical ectodermal fold = AEF. Ab diesem Zeitpunkt beginnt die AEF-Phase, die mit der Bildung der Flossenstrahlen endet). Es ist zu vermuten, daß der dargestellte Mechanismus der Flossenstrahlenbildung nicht nur für Teleostee trifft, sondern allgemein für gnathostome Fische gilt.

In zunehmendem Maße wird auch die Beteiligung von Homöobox-Genen (Homeobox-containing genes = *Hox* genes) an der Organisation und Determinierung der Extremität (Zusammenfassung findet sich bei DUBOULE 1992) und ihre mögliche Bedeutung für die evolutionäre Transformation von einer Fischflosse zu einer Tetrapodenextremität diskutiert (COOKE 1990, TABIN 1992, MORGAN & TABIN 1994, HINCHLIFFE 1994, VOROBYEVA & HINCHLIFFE 1996, COATES 1993 a, b, 1995, SHUBIN 1995, SHUBIN et al. 1997, SORDINO et al. 1995, SORDINO & DUBOULE 1996 u.a.). Es konnte experimentell festgestellt werden, daß die Expressionsorte bestimmter Homöobox-Gene im Verlauf der Extremitätenmorphogenese eine komplexe Dynamik aufweisen. So liegt der Expressionsort der *Hox-D* Gene bei Mäusen (*Mus musculus*) zu Beginn der Entwicklung in einem kleinen Bereich des Mesenchyms am Hinterrand der Extremitätenknospe (Abb.5.33 b). Im weiteren Verlauf, etwa mit der Bildung des Autopodiums, weitet er sich nach distal und anterior aus, bis er schließlich über das gesamte Autopodium ausgedehnt ist (DOLLÉ et al. 1989, 1993, MORGAN & TABIN 1993). Beim Zebrabärling

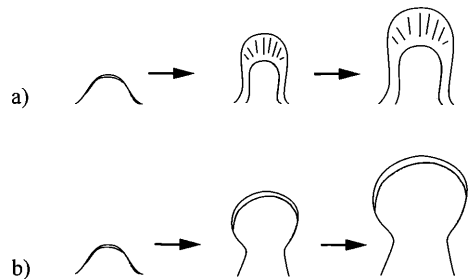


Abb. 5.33 Expressionsorte der *Hox-D* Gene in einer Extremitätenknospe (von dorsal, rechte Körperseite): a) *Mus musculus*, b) *Brachidanio rerio* (leicht verändert nach SORDINO & DUBOULE 1996). Erläuterungen siehe Text.

(*Brachydanio rerio*⁸⁸, Teleostei) bleibt der Expressionsort während der gesamten Entwicklung an den Hinterrand der Extremitätenknospe gebunden und verschwindet schließlich kontinuierlich (Abb. 5.33 b, SORDINO et al. 1995). Eine ähnlicher Vergleich liegt auch für die Expressionsorte der *Hox-A* Gene vor (Abb. 5.34). Hier verbleibt der Expressionsort im Fall der Flossenmorphogenese des Zebraärbllings im Verlauf des Auswachsens der Extremitätenknospe an deren distalem Ende, während er bei der Maus auf der Höhe der Bildungsorte der Carpalia bzw. Tarsalia zurückbleibt und die Extremitätenknospe quasi über ihn hinauswächst (YOKOUCHI et al. 1991, SORDINO et al. 1995, SORDINO & DUBOULE 1996). Nach TABIN (1992) ist die Extremitätenknospe von Mäuse- und Hühnerembryonen in fünf anteroposterior verlaufende Expressionsorte der *Hox*-Gene gegliedert. Danach sollen nicht mehr als fünf verschiedene *Digiti* morphogenetisch erstellt werden können. Bei polydactylen Mutanten seien die zusätzlichen *Digiti* lediglich identische Duplikationen der bereits bestehenden *Digiti*. Soweit die experimentellen Ergebnisse.

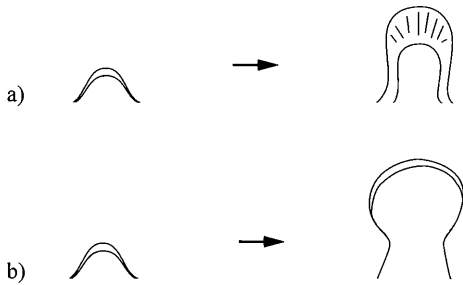


Abb. 5.34 Expressionsorte der *Hox-A* Gene in einer Extremitätenknospe (von dorsal, rechte Körperseite): a) *Mus musculus*, b) *Brachydanio rerio*. (Leicht verändert nach SORDINO & DUBOULE 1996). Erläuterungen siehe Text.

Die kurz referierten morphogenetischen Grundlagen können im Zusammenhang mit der Rekonstruktion evolutionärer Abläufe zur Bestimmung des prinzipiell Erstellbaren und damit der morphologischen Variationsbreite genutzt werden. Hierbei ist jedoch größte Vorsicht und methodische Genauigkeit geboten. Es muß klar sein, daß die vorgestellten experimentellen Ergebnisse ihrerseits schon Interpretationen darstellen, also keine theorieunabhängige Fakten sind, und daß die Nutzung dieser Ergebnisse für die Rekonstruktion evolutionärer Abläufe ebenfalls von der jeweiligen Deutung abhängig ist. Die Angabe der Modellgrundlage und des Vergleichsmaßstabes sind daher von größter Bedeutung für die wissenschaftliche Reproduzierbarkeit. Unglück-

licherweise wird diese Forderung jedoch nur selten eingelöst. So sind häufig Vermischungen methodischer Ebenen und Verständigungsprobleme im wissenschaftlichen Diskurs zu verzeichnen. Ein Problem, was bezogen auf die evolutionäre Entstehung der Tetrapodenextremität in den meisten Fällen nicht reflektiert wird, ist die Frage, inwieweit die Morphogenesemechanismen rezenter Organismen auf nicht mehr existierende Formen extrapolierbar sind. Dieses Problem erweist sich als äußerst vielschichtig. Zunächst muß man sich darüber im klaren sein, daß die experimentellen Ergebnisse bezüglich der Extremitätenmorphogenese meist nur von wenigen Formen vorliegen. So beruhen die Kenntnisse von den Expressionsorten der *Hox*-Gene in der Extremitätenknospe im wesentlichen auf zwei Arten, der Hausmaus (*Mus musculus*) und dem Haushuhn (*Gallus gallus*). Nur wenige Informationen liegen von anderen Tiergruppen vor, wie etwa von Fischen, bei denen meines Wissens in dieser Hinsicht nur der Zebraärbbling (*Brachydanio rerio*) untersucht ist. Dieses Manko wird häufig vergessen, wodurch es nicht selten zu unzulässigen Verallgemeinerungen kommt (zur Kritik an diesen Verallgemeinerungen siehe auch RICHARDSON et al. 1997).

Obwohl die Datenbasis bezogen auf die Zahl der untersuchten Tiergruppen im Zusammenhang mit den von SHUBIN & ALBERCH (1986) aufgedeckten Skelettbildungsmustern relativ groß ist, so werden doch auch hier Verallgemeinerungen vorgenommen, die nicht unbedingt nachvollzogen werden müssen. So ist der Aussage, daß die Extremitätenmorphogenese bei allen Tetrapoden nach einem einheitlichen Muster verläuft, nur bedingt zuzustimmen. Einheitlich sind vermutlich die drei grundsätzlichen Chondrogenesemechanismen, die einfache Abspaltung bzw. Untergliederung von einem bereits bestehenden Chondrifikationszentrum, die dichotome Verzweigung und die Mesenchymkondensation de novo. Und auch das Skelettbildungsmuster scheint im proximalen bis medialen Extremitätenbereich ausnahmslos in gleicher Weise zu erfolgen. In diesen Fällen mag es durchaus angebracht sein, von einer „conservation of developmental processes“ zu sprechen, auch wenn hier der Begriff „developmental constraint“ zutreffender wäre. Im distalen Extremitätenbereich dagegen ist bei den verschiedenen Tiergruppen, wie SHUBIN & ALBERCH (1986) an zahlreichen Beispielen selbst zeigen, ein recht hohes Maß an Variation möglich (Abb. 5.35). So erfolgt die Skelettbildung der *Digiti* bei allen untersuchten urodelen Amphibien in umgekehrter Reihenfolge als bei den anderen untersuchten Tetrapoden. Es ist daher nicht nachvollziehbar, warum bei der Bildung der *Digiti* unbedingt eine von posterior nach anterior verlaufende Polarität als grundlegend für die Tetrapoden angenommen werden muß. Vermutlich wird hier einfach nur der häufigste Morphogenesemechanismus als ursprünglich ausgezeichnet. Eine Begründung für dessen Ursprünglichkeit, die auf der Basis eines Lesrichtungskriteriums steht, findet sich jedoch in der Literatur nicht. Im Grun-

⁸⁸ Bei SORDINO et al. (1995) und SORDINO & DUBOULE (1996) findet sich anstelle der Bezeichnung *Brachydanio rerio* das Synonym *Danio rerio*.

de wird hier nur der morphologische Archaotyp-Begriff des 19. Jahrhunderts durch einen morphogenetischen Archaotyp-Begriff, den des „developmental Bauplan“, ersetzt (SHUBIN 1991, 1994, 1995).

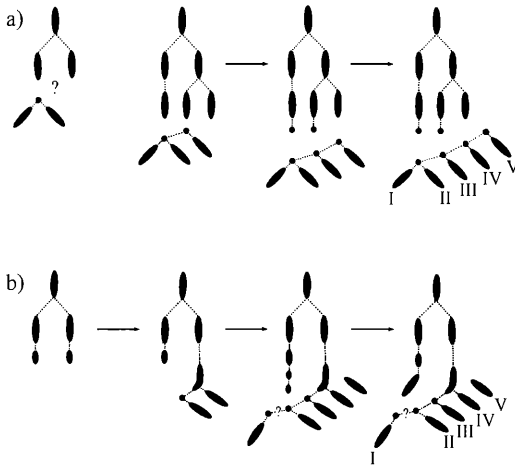


Abb. 5.35 Morphogenese des Extremitätenskeletts (linke Extremität von dorsal): a) *Ambystoma*, b) *Xenopus*. (Leicht verändert nach SHUBIN & ALBERCH 1986). Erläuterungen siehe Text.

Es ist auch fraglich, ob nur deshalb, weil die Extremitätenmorphogenese rezenter Tetrapoden immer in Form eines Digitalbogens (digital arch) verläuft, dieser Mechanismus ursprünglich sein muß. Es wurde schon erwähnt, daß der Erstellungsprozeß von Strukturen einen Aufwand darstellt und dadurch Ökonomisierungen der Morphogenesemechanismen im evolutionären Verlauf zu erwarten sind. Das gilt auch für die von vielen Autoren als basal angenommenen morphogenetisch wirksamen Zellgruppen (AER u. ZPA) der Extremitätenknospe sowie für die Expressionsorte der *Hox*-Gene. Auch hierbei muß der rezent vorgefundene Zustand nicht unbedingt und nicht in jeder Hinsicht zu allen Zeiten in dieser Form vorgelegen haben. Wenn man also nicht von einer totalen Konstanz der morphogenetischen Zusammenhänge ausgehen will⁸⁹, stellt sich die Frage,

⁸⁹ Es ist anzunehmen, daß bestimmte Parameter des Morphogeneseprozesses im Laufe der evolutionären Entwicklung konstant geblieben sind. Diese Invarianzen müßten dann jedoch bei einer prozessualen Sichtweise in einem evolutionären Ablaufmodell begründbar sein. Erst wenn geklärt ist, wie es evolutionär zu diesen Invarianzen gekommen ist, läßt sich feststellen, worauf die Konstanz bestimmter Morphogenesemechanismen unter den verschiedenen rezenten Formen beruht. Es muß klar sein, daß die Invarianz selbst kein Lesrickungskriterium darstellt. Eine Unterstellung von archaotypischen Morphogeneseprozessen ist weder methodisch korrekt noch notwendig. Außerdem konnte RICHARDSON et al. (1997),

ob und wie auf ursprüngliche Morphogenesemechanismen zurückgeschlossen werden kann. Da bei Wirbeltieren Ontogenesestadien äußerst selten fossil überliefert sind, und diese auch nur eine sehr grobe Momentaufnahme des Entwicklungsprozesses fossilisierbarer Strukturen zeigen, so daß die zeitliche und morphologische Auflösung äußerst gering ist, stehen allein die Kenntnisse über die Morphogenesemechanismen rezenter Organismen als Anhaltspunkte für einen Rückschluß auf die Ausgangssituation zur Verfügung. Dies allein ist freilich zu wenig, um Morphogenesemechanismen nicht mehr existierender Formen rekonstruieren zu können. Ohne eine Vorstellung von dem zu haben, was überhaupt morphogenetisch erstellt werden soll, also der Adultorganismen und deren Bionomie, gibt es keine Möglichkeit zu einem Rückschluß auf die bei diesen Organismen vorliegenden morphogenetischen Zusammenhänge.

Aber auch die Kenntnisse von den nicht mehr existierenden Adultorganismen sind beschränkt. Rückschlüsse auf deren Organisation und Lebensweise lassen sich auch nur indirekt über die von rezenten Adultorganismen bekannten Zusammenhänge und anhand von fossilen Überlieferungen ziehen. Es darf dabei nicht vergessen werden, daß es sich bei diesen Überlieferungen meist nur um einen kleinen Teil des ehemaligen Gesamtorganismus, nämlich im wesentlichen versteinerte Hartteile handelt, und daß diese ebenfalls abhängig von Interpretationen sind, die auf Kenntnissen von rezenten Formen beruhen. Außerdem sollte man sich darüber im klaren sein, daß die fossil überlieferten Formen nur einen geringen Teil der ehemaligen Organismenvielfalt darstellen, denen man zudem nicht ansieht, ob es sich bei diesen um direkte Vorfahren der betreffenden Organismengruppe handelt oder um Seitenzweige. Ob eine fossile Struktur als ursprünglich oder abgeleitet betrachtet werden muß, läßt sich erst entscheiden, wenn die evolutionäre Entstehung dieser Struktur bereits rekonstruiert wurde, nicht umgekehrt. Das gleiche gilt für die Beurteilung der Ursprünglichkeit von Morphogenesemechanismen des Extremitätenskeletts. In diesem Fall muß zunächst ein Ablaufmodell rekonstruiert werden, das den evolutionären Wandel der zur Erstellung des Extremitätenskeletts notwendigen Morphogenesemechanismen von der evolutionären Entstehung der ersten paarigen Fischflossen bis zu den rezenten Extremitäten der Fische und Tetrapoden nachzeichnet. Dies setzt wiederum voraus, daß zuvor der evolutionäre Wandel der zu erstellenden Struktur, hier des Extremitätenskeletts, auf der Ebene der Nutzungszusammenhänge des jeweiligen adulten Zwischenstadiums rekonstruiert wurde. Nur so läßt sich eine kausale Verbindung zwischen der herzustellenden Struktur und dem Herstellungsprozeß und deren Abwandlung im evolutionären Verlauf methodisch

aufgrund ihrer empirischen Untersuchungen an zahlreichen Tiergruppen, zeigen, daß Ontogenesestadien, die nach allgemeiner Auffassung angeblich bei allen Wirbeltieren gleich sein sollen, bei den untersuchten Formen durchaus variieren.

bestimmen⁹⁰ Erst wenn die genannten Punkte geklärt sind, wenn also die Lesrichtung bestimmt wurde, kann einer fossilen Struktur, etwa einem Flossenskelett, ein bereits rekonstruierter Morphogenesemechanismus zugeordnet werden.

Es muß hierbei deutlich gemacht werden, daß eine etwaige Ursprünglichkeit von Strukturen oder Prozessen nicht ohne Modellstandard, nur über die Feststellung von Ähnlichkeiten bzw. dem Erkennen von Homologien etwa nach dem Kriterium der Lage oder durch Formenvergleich erfolgen kann, da diese, wie schon mehrfach im Text erwähnt, keine Lesrichtungskriterien liefern (PETERS & W.F. GUTMANN 1971, 1973, PETERS 1972, 1973 a, c, PETERS et al. 1974, BONIK et al. 1977). Genau dies wird aber im Zusammenhang mit der Evolution der Tetrapodenextremität immer wieder versucht. Statt der Angabe von Lesrichtungskriterien und des jeweiligen Modellstandards werden Strukturen einfach als ursprünglich gesetzt. Dieses Problem ist auch dann nicht aus der Welt geschafft, wenn von den auf der Grundlage der Extremitätenmorphogenese rezenter Organismen argumentierenden Autoren (siehe oben) statt der Ursprünglichkeit einer Struktur, die Ursprünglichkeit eines Morphogeneseprozesses unterstellt wird. Bei all diesen Autoren wird, auf die GEGENBAURSCHE Nomenklatur des Flossenskeletts zurückgreifend (GEGENBAUR 1865), das „Metapterygium“ als Ausgangsstruktur für die Evolution der Sarcopterygierflosse und schließlich der Tetrapodenextremität angenommen. Eine rationale Begründung für diese Annahme findet sich dort jedoch freilich nicht. Aus der Perspektive des in Kapitel 3.3.5 vorgelegten Flossenevolutionsmodells hat es wohl kaum eine Terminologie gegeben, die das Verständnis der Flossen- und Extremitätenevolution so stark behindert hat wie die GEGENBAURSCHEN Begriffe des Pro-, Meso- und Metapterygiums⁹¹ Es gibt keinen einzigen funktionellen Zusammenhang, der ein Kriterium liefern könnte, diese Einteilung des Flossenskeletts als für alle Fischflossen grundsätzlich zu betrachten. Zudem existiert kein Kriterium, woran man ein „Metapterygium“ als solches erkennen könnte.

Das Zustandekommen der Einschätzung, dem „Metapterygium“ sei eine besondere Rolle in der Extremitätenevolution zuzuschreiben, kann eigentlich nur historisch erklärt werden. GEGENBAUR war auf der Suche nach einem Urtyp, dem alle bekannten Flossen zugrunde liegen sollten. Dabei dienten ihm die Flossenskelette der Haie, die auch heute noch ungerechtfertigter Weise als urtümliche Gruppe angesehen werden, als Grundlage. Seine auf reinem Formenvergleich basierenden Untersuchungen führten ihn zu folgender Schlußfolgerung (GEGENBAUR 1865, S. 160): „Die Flossenskelette der Fische zeigen in allen ihren vielfältigen Modificationen deutliche verwandtschaftliche Beziehungen untereinander. Als Grundform kann die bei den Selachiern vorhandene gelten, denn von ihr aus lassen sich alle übrigen erklären.“ Daß dieser Äußerung, außer der vermeintlichen Ursprünglichkeit der Selachier, keine rationale Begründung zugrunde liegt, wird häufig nicht beachtet. Aufgrund der bei den rezenten Selachiern typischen tribasalen Brustflossenartikulation mit dem Schultergürtel kam es dann zu der klassischen Einteilung in die drei genannten Abschnitte. Die besondere Bedeutung des „Metapterygiums“ wird von GEGENBAUR mit der stärkeren Konstanz dieses Abschnitts innerhalb der untersuchten Flossentypen begründet (GEGENBAUR 1870, S. 399): „Wenn das Metapterygium, welches in der Selachierflosse aus einer an das Basale sich anschließenden Reihe von Knorpelstücken (der Stammreihe) und lateral darangefügten Radien besteht, der constanteste Abschnitt ist, so mußte ihm eine grössere Bedeutung zukommen als den beiden anderen Abschnitten“ Es ist verwunderlich, daß trotz dieser schwachen Argumentation heute noch versucht wird, das fiktive GEGENBAURSCHE „Metapterygium“ in der Tetrapodenextremität als Homologon wiederzufinden. An der Aussichtslosigkeit dieser Suche nach einem Phantom ändert auch die Einbeziehung morphogenetischer Mechanismen unter Verwendung modernster Methoden nichts. Es ist fraglich, ob sich die oben genannten Autoren (HINCHLIFFE 1989, VOROBYEVA & HINCHLIFFE 1991, 1996, SHUBIN 1995 usw.) darüber im klaren sind, auf welchem unsicheren Boden sie sich befinden, wenn sie von den GEGENBAURSCHEN Kategorien ausgehen.

Wie unkritisch die GEGENBAURSCHEN Kategorien übernommen werden, zeigt sich beispielsweise bei SHUBIN (1995), der wie zahlreiche andere Autoren bei den Gnathostomen von einem Flossentyp ausgeht, dessen Skelett aus einer Achse (Stammreihe) und aus praeaxialen Radien besteht, die dann z.B. mit der Achse und den Radien des Flossenskeletts von *Neoceratodus* homologisiert werden. Die Bezeichnungen entsprechen nicht nur in ihrer topographischen, sondern auch in ihrer definitorischen Bedeutung denen des GEGENBAURSCHEN „einzeiligen Archipterygiums“ (GEGENBAUR 1870, S. 415): „Durch die aus meiner Vergleichung entstandene Auffassung der am Vorderrande des Flossenskeletes gelegenen Radien als aus dem ursprünglichen Verbinde getretener und auch sonst differenzierter Gebilde, gelangen wir nicht schwer zur Construction einer Grundform dieses Skeletes. Wir finden diese Grundform durch eine

⁹⁰ Es muß an dieser Stelle darauf hingewiesen werden, daß es sich hierbei um die wechselseitige Projektion zweier von einander abhängiger Prozesse (Ontogenese prozeß u. Evolutionsprozeß) handelt. Es wird häufig nicht bedacht, daß es durch diese Gegebenheit schwierig ist, Kriterien zu finden, die es ermöglichen, in einem morphogenetischen Prozeß evolutionäre Veränderungen von Entwicklungsstadien zu verorten und miteinander zu vergleichen. Ein Lösungsansatz für dieses Problem liegt meines Wissens bislang allein von VOSS (1995) in seinem Aufsatz über die „Evolution ontogenetischer Entwicklungsschritte“ vor.

⁹¹ Der ursprüngliche Begriff des Propterygiums (GEGENBAUR 1865, S. 140) wird in der späteren Literatur durch den des Protopterygiums ersetzt.

Anzahl an einander gefügter Knorpelstücke gebildet, den Stamm des Flossenskelets, an welchem lateral eine größere Zahl von schwächeren Knorpelstücken als Strahlen aufgereiht ist.“ GEGENBAUR revidierte damit aufgrund seiner an den Bauchflossen von Selachiern vorgenommenen vergleichenden Untersuchungen seinen zuvor vertretenen Standpunkt, daß deren tribasale Brustflosse den ursprünglichsten Zustand repräsentiere, behielt aber unglücklicherweise die Kategorien des Pro-, Meso- und Metapterygium bei. Die größere Ursprünglichkeit der Bauchflossen wurde von GEGENBAUR (1870, S. 417-418) damit begründet, daß hier „ein niederer, weil minder differenzierter Zustand“ bestünde. Eine über diese Äußerung hinausgehende Begründung findet sich auch bei den modernen Autoren nicht. Von diesen wird häufig, die GEGENBAURschen Kategorien akzeptierend, auf die damit inkompatible und in Konkurrenz stehende, etwa zeitgleich aufgetretene „Seitenfaltentheorie“ (BALFOUR 1876, THACHER 1877, MIVART 1879 u.a.) zurückgegriffen, ohne die daraus entstehenden begrifflichen und inhaltlichen Widersprüche zu reflektieren. Deutlich werden diese Widersprüche zur Seitenfaltentheorie vor allem in späteren Arbeiten GEGENBAURS (1872, 1876), in denen in Analogie zum Flossenskelett des 1870 neu entdeckten *Neoceratodus forsteri* die Urform der Extremität nicht mehr als einzelliges, sondern als zweizeiliges Archipterygium (später biseriales Archipterygium) rekonstruiert wurde und daraufhin die viel diskutierte und häufig kritisierte „Kiemebogentheorie“ entstand.

Daß die logisch nicht haltbare Argumentationsweise GEGENBAURS, nämlich von einem reinen Formenvergleich der Flossenstrukturen zu evolutionären Schlüssen gelangen zu können, auch nach 130 Jahren noch unverändert Verwendung findet, zeigt sich in folgenden Zitaten aus der bereits zitierten Arbeit von SHUBIN (1995, S. 80), die hier beispielhaft für die Mehrzahl der Autoren steht, die zur Klärung der evolutionären Entstehung der Tetrapodenextremität auf morphogenetische Zusammenhänge zurückgreifen: „The metapterygium is a very general gnathostome feature whereas the protopterygium and mesopterygium are not. “Preaxial” and “postaxial” describe homologies between regions and structures of gnathostome appendages. [...] Fin skeletons of cladistically basal chondrichthyans and actinopterygians are composed of a girdle, an axis, and preaxial radials. This pattern is modified in several ways: the addition of preaxial basals (in dibasal and tribasal fins), the addition of postaxial radials (in dipnoans and derived sharks), and the reduction in the number of preaxial radials and loss of all preaxial radials that articulate with the girdle (in sarcopterygians). In the sarcopterygian fins the axis alone articulates with the girdle. Analysis of basal taxa suggest that „short“ axes and uniserial appendages are general gnathostome conditions. The elongate axes and biserial fins of porolepiforms and dipnoans are apomorphic. [...] The digital arch is homologous to the gna-

thostome fin axis. [...] The digital arch is continuous with the axis of the limb. This homology enables carpal and tarsal elements to be homologized with segments of the sarcopterygian fin axis.“

Bei genauerer Analyse der zitierten Aussagen erweisen sich die festgestellten Homologien als bloße Behauptungen. Daran ändert auch die Einbeziehung morphogenetischer Zusammenhänge nichts. So werden rezenten und fossilen Flossenstrukturen Identitäten, etwa in Form des Metapterygium-Begriffes, zugewiesen, ohne jemals zu erklären, welche funktionelle Bedeutung ein „Metapterygium“ überhaupt hat, und nach welchem Kriterium ein solches erkannt werden kann. Daß das „Metapterygium“, was immer das nun sein mag, eine allgemeine und damit ursprüngliche Eigenschaft der Gnathostomen sei, wird nach wie vor von rezenten und fossilen Flossenstrukturen, allein durch Vergleich und zunächst ohne die Einbeziehung von Morphogenesemechanismen, abgeleitet. Ein Bezug zu einem Modellstandard, etwa zu einem funktionell begründeten Flossenevolutionsmodell, findet sich nicht. Die als ursprünglich angesehene Flossenstruktur der Gnathostomen wird statt dessen unkritisch aus der „Seitenfaltentheorie“ bzw. der „Archipterygiumtheorie“ entlehnt, die beide als nicht funktionell begründet angesehen werden müssen (siehe HERKNER 1993). Ein Grund für die Wahl dieses Ausgangspunktes wird freilich nicht angegeben.

An der Bezeichnung „praeaxiale Radien“ für die sich lateral und nicht anterior der „Metapterygiumachse“ (der „Stammreihe“) befindlichen Radien der „Urflosse“ läßt sich erkennen, daß die Benennungen der Strukturen nicht topographisch, sondern als Identitäten verstanden werden. In eine vor und nicht neben der Achse befindliche Lage geraten die Radien erst, wenn die Achse lateral vom Körper abgespreizt wird. Dies ist aber bei der breitbasigen „Urflosse“ nicht möglich, da die „Metapterygiumachse“ parallel zur Körperlängsachse am Rumpf befestigt ist. Für die Benennung liegt vermutlich die Homologisierung mit der Flosse vom *Eusthenopteron*-Typ, die im GEGENBAURschen Sinn als uniserialer Flosse betrachtet wird, zugrunde, bei der die Radien in abgespreizter Flossenhaltung als „leading edge“ tatsächlich vor der Achse (den Mesomeren) liegen. Diese Homologisierung ist jedoch nur haltbar, wenn eine Loslösung und Abspreizung der „Metapterygiumachse“ vom Rumpf mechanisch und funktionell möglich ist und evolutionär begründet werden kann. Genau dies ist jedoch nicht der Fall. Aus dem in Kapitel 3.3.5 vorgestellten Flossenevolutionsmodell und dem Sarcopterygier-Evolutionsmodell (Kapitel 4.4.2) ergibt sich keine Homologie zwischen den im Interseptalkanal des Rumpfes liegenden Skelettelementen der Ausgangsflosse mit den Axialelementen der Sarcopterygierflosse. Hier leitet sich das Extremitätenskelett aller Wirbeltiere von ursprünglich quer zur Körperlängsachse stehenden interseptalen Hartteilen, also von Radien ab.

Im Gegensatz dazu werden bei SHUBIN (1995) die auf der dort verwendeten Ausgangsflosse aufbauenden Modifikationen des Flossenskeletts, ohne jeden funktionellen Zusammenhang auf der Nutzungsebene, einfach durch Verschieben, Entfernen oder Hinzufügen von Skelettelementen vorgenommen. Es wird nicht gefragt, ob diese Änderungen funktionstüchtig und nutzbringend sind. So wird auch nicht erklärt, welche Folgen die geforderte Addition von praeaxialen Basalia, postaxialen Radialia oder die zahlenmäßige Reduktion der Radialia, und der Verlust des Schultergürtelkontaktes der praeaxialen Radien für den Organismus hätte. Daß kurze Flossenachsen und uniserialer Extremitäten allgemeine Eigenschaften der Gnathostomen seien, wird mit der Analyse basaler Taxa begründet. Die Feststellung, was ein basales Taxon sei, erfolgt wiederum durch den reinen Formvergleich oder wird einfach unterstellt. Die darauf aufbauende Aussage, daß die verlängerte Achse und die biserialer Flosse ein apomorphes Merkmal der Dipnoer und Porolepiformen sei, wird damit ebenfalls zur bloßen Behauptung. Die Homologisierung der „Metapterygiumachse“ mit dem in der Extremitätenmorphogenese auftretenden Digitalbogen (digital arch) beruht somit letztlich auf der nicht begründeten Zuweisung von Identitäten und der Unterstellung eines ursprünglichen Zustandes der Gnathostomenflosse. Es kann also nicht die Rede davon sein, daß durch die Kenntnis rezenter Morphogenesemechanismen die Homologiefrage in der Tetrapodenextremität geklärt sei. Das ist auch nicht verwunderlich, da der Morphogenese-prozeß, wenn man nicht auf die Annahme einer „HAECKELschen Rekapitulation“ des evolutionären Ablaufs in der Individualontogenese (Biogenetisches Grundgesetz) zurückgreifen will, kein Lesrichtungskriterium liefert⁹² Homologie läßt sich eben nur über die Rekonstruktion des evolutionären Prozesses feststellen, nicht umgekehrt⁹³ Trotzdem

⁹² Daß den morphogenetisch argumentierenden Autoren dieses Dilemma offenbar bekannt ist, zeigt sich an folgendem Zitat von VOROBYEVA & HINCHLIFFE (1996, S. 285): „Certainly the biogenetic law of Haeckel cannot be accepted as a whole. However, its emphasis on comparing similar developmental stages introduced an important method into evolutionary morphology. Identification of developmental differences and similarities is essential in establishing the phylogeny of related groups. Only by accepting this methodology is it possible to integrate paleontological data with the embryological data provided by closely related extant forms in the analysis of fin-limb transition.“ Es ist klar, daß weder die angesprochene Methode noch die Behauptung, daß nur diese einen Zusammenhang zwischen embryologischen und paläontologischen Daten herstellen könne, aus den oben ausführlich erläuterten Gründen akzeptiert werden kann. Zur jüngsten, auf empirischen Daten beruhenden Kritik am HAECKELschen Rekapitulationskonzept und der heute vielfach propagierten Auffassung einer evolutionären Konservierung ontogenetischer Prozesse siehe RICHARDSON (1997).

⁹³ Es ist unverständlich, daß dieser bereits vor etwa 25 Jahren geäußerte und immer wieder aufs neue vorgebrachte Punkt (PETERS & W.F. GUTMANN 1971, 1973, PETERS 1972, 1973 c, PETERS et al. 1974, BONIK et al. 1977, BONIK 1985, WEINGARTEN 1985) auch in der im Zusammenhang mit der

sind die morphogenetischen Kenntnisse hervorragend nutzbar, wenn sie in ein evolutionäres Ablaufmodell integriert werden. Wie dies methodisch zu erfolgen hat, wurde oben bereits erläutert.

Insgesamt zeigt sich bei der Analyse der von morphogenetischer Seite vorgebrachten Argumente, daß die Nutzung von Kenntnissen ontogenetischer Entwicklungsprozesse zur Rekonstruktion der evolutionären Entstehung der Tetrapodenextremität von zahlreichen Grundannahmen und Interpretationen abhängig ist. Obwohl von diesen Autoren immer wieder betont wird, daß sich aufgrund der bekannten Morphogenesemechanismen keine Homologisierung einzelner Skelettelemente vornehmen läßt, beruhen doch die Grundannahmen, wie gezeigt wurde, zumindest indirekt auf gerade solchen Homologisierungen. Methodisch kann es auch kaum als Fortschritt betrachtet werden, wenn statt Strukturen Prozesse auf der Basis des reinen Vergleiches homologisiert werden. Die Zielsetzung wird dadurch nicht prozessual (entwicklungstheoretisch), sondern bleibt ordnungstheoretisch, da die Kriterien, nach denen die Prozesse verglichen werden, statisch bleiben. Schon allein durch die unkritische Akzeptanz der nach phylogenetischen Gesichtspunkten geordneten systematischen Kategorien, die als Grundlage für die Rekonstruktion Verwendung finden, werden unbewußt evolutionäre Interpretationen vorgenommen, die nachhaltige Konsequenzen für die Deutung von Strukturen bzw. Prozessen haben. So liegt der Grund, warum die meisten Autoren von einer Ableitbarkeit der Tetrapodenextremität von einer Flosse des *Eusthenopteron*- bzw. *Panderichthys*-Typs ausgehen und andere Flossentypen als Vorformen erst gar nicht in Erwägung ziehen, vermutlich in der allgemein verbreiteten Zuordnung der osteolepididen bzw. pandericthyiden Crossopterygier in ein nahes verwandtschaftliches Verhältnis (Schwestergruppenverhältnis) zu den Tetrapoden. Die Zirkularität der Argumentation wird hier leicht erkennbar.

Um auf der strukturellen Grundlage der genannten Flossentypen zu einer Tetrapodenextremität zu gelangen, muß daher, wie erwähnt, eine evolutionäre Zunahme der Zahl der Skelettelemente, insbesondere die komplette Neuentstehung des gefingerten Extremitätenteils (Autopodium) gefordert werden. Daß der Morphogenese-prozeß rezenter Tetrapoden und Fische keinen Beweis für die Richtigkeit dieser These liefert, konnte durch die obigen Ausführungen gezeigt werden. Wie sehr die Interpretation von morphogenetischen Prozessen von Vorkategorien abhängig ist, wird auch in der von SORDINO

morphogenetischen Forschung neu entfachten Diskussion um den Homologiebegriff (siehe etwa HALL 1994) nach wie vor konsequent ignoriert wird. Besonders unverständlich empfinde ich, daß auch deutschsprachige Autoren wie etwa RIEPPEL (1993, 1994), denen die überwiegend in deutscher Sprache verfaßten Aufsätze nicht unbekannt sein können, die von den genannten Autoren geäußerte Kritik nicht einmal ansatzweise erwähnen.

& DUBOULE (1996) angeführten Begründung für die angeblich neomorphe evolutionäre Entstehung des distalen Extremitätenbereichs (Autopodiums) deutlich (Abb. 5.34). Weil der Expressionsort der *Hox-A 11* Gene beim Zebraabälbling (*Brachydanio rerio*) im distalen Bereich der Extremitätenknospe und bei Tetrapoden auf der Höhe des Carpus bzw. Tarsus liegt (siehe oben), wird davon ausgegangen, daß der distal von diesem Bereich befindliche Extremitätenteil bei Fischen nicht existiere und daher bei Tetrapoden evolutionär neu hinzugekommen sein müsse (siehe auch COATES 1995). Diese Schlußfolgerung ist freilich nur dann richtig, wenn, wie von SHUBIN (1995), für die Ausgangsflosse der Gnathostomen ein kurzes Flossenskelett angenommen wird, wie es bei den Teleosteen vorliegt. Der beschriebene morphogenetische Sachverhalt läßt sich aber auch anders interpretieren. So kann das Fehlen des über den Expressionsort der *Hox-A 11* Gene hinauswachsenden Bereichs auch bedeuten, daß das Extremitätenskelett des Zebraabälblings in seiner distalen Ausdehnung gegenüber der gemeinsamen Ausgangsflosse aller Gnathostomen reduziert wurde, und der bei Tetrapoden noch vorkommende Bereich hier verlorengegangen ist. Es zeigt sich also deutlich, daß der Morphogenese-prozeß kein Lesrichtungskriterium liefert, und daß dessen Interpretation von evolutionären Vorannahmen abhängig ist. So ist auch die Schlußfolgerung THOROGOODS (1991), daß der Zeitpunkt der Bildung der apikalen Ektodermfalte (apical ectodermal fold = AEF) darüber entscheidet, ob sich die Extremitätenknospe zu einer Actinopterygierflosse oder zu einer Sarcopterygierflosse entwickelt, nur dann evolutionär deutbar, wenn schon ein Ablaufmodell der Flossenevolution vorliegt.

Die vorangegangene kritische Auseinandersetzung mit der Evolution der Tetrapodenextremität zeigt, daß deren Ableitbarkeit von einer Flosse vom *Eusthenopteron*- bzw. *Panderichthys*-Typ bezweifelt werden muß, und daß eine neomorphe Entstehung des gefingerten Teils (des Autopodiums) nicht mit dem Morphogenese-prozeß rezenter Extremitäten begründet werden kann. Im Gegensatz dazu bereitet die im vorangegangenen Kapitel vorgeschlagene Ableitung der Tetrapodenextremität von einer Flosse mit distal strahligem Aufbau keinerlei Probleme. Nach dem in Kapitel 3.3 vorgelegten Flossenevolutionsmodell ergibt sich die strahlige Anordnung aus dem ursprünglich seriellen Aufbau des Flossenskeletts, der sich wiederum aus der von der Verspannungsstruktur vorgegebenen segmentalen Körpergliederung ableitet. Die Interpretation der Flossenstrukturen erfolgt also generell auf der Grundlage eines Ablaufmodells, bei dem die evolutionären Zwischenstadien sowohl funktionstüchtig als auch nutzbringend sind. Die oben diskutierten Morphogenese-prozesse rezenter Organismen stehen nicht im Widerspruch zum Modell und lassen sich leicht integrieren (siehe Kapitel 5.5, Abb. 5.39). Auch die auf dem Flossenevolutionsmodell basierende Annahme, daß sich das Extremitätenskelett aller Wirbeltiere von ursprünglich quer zur Körperlängsachse

stehenden interseptalen Hartteilen (Radien) ableitet, läßt sich sehr gut mit weiteren morphogenetischen Zusammenhängen verbinden. So wird der Tetrapodenhumerus bei den von STEPHENS & McNULTY (1981) an Hühnerembryonen durchgeführten Experimenten während seiner ontogenetischen Entwicklung von mehreren (beim Hühnchen vier) Körpersegmenten induziert und mit Material proliferiert (siehe auch STEPHENS 1983). Vom Flossenevolutionsmodell geschlossen, stellt danach der Humerus der Tetrapoden eine „Kondensation“ mehrerer paralleler Skelettelemente (Radien) dar.

Nach den vorangegangenen Ausführungen wird deutlich, daß sich die aus dem osteolepididen, gyroptychiiden und eusthenopteriden Formtyp bestehende Gruppe nicht als Vorkonstruktion für die Evolution von Tetrapoden-Konstruktionen eignet. Ähnlich verhält es sich mit dem panderichthyiden Formtyp, der im folgenden behandelt wird. Auch hier sprechen einige Faktoren gegen eine Ableitbarkeit, obwohl bestimmte Anhaltspunkte an die Verhältnisse bei Tetrapoden erinnern. So wirkt der Körper rein äußerlich durch seine dorsoventral abgeflachte Form, das vermutliche Fehlen unpaarer Flossen und den gerade ausgezogenen Schwanzabschnitt, den ein niedriger Flossensaum umfließt, tetrapodenhaft. Insbesondere der Schädel weist große Ähnlichkeit mit zahlreichen frühen Tetrapoden auf. Betrachtete man nur den Schädel, würde nichts gegen eine Ableitbarkeit sprechen, denn er erfüllt alle im vorangegangenen Kapitel geforderten Voraussetzungen. Es sind aber andere Konstruktionselemente, die eine Transformation dieses Formtyps in eine Tetrapoden-Konstruktion verhindern. Zu nennen sind hierbei vor allem die paarigen Flossen und das Axialskelett. Zu diesem Schluß kam zunächst offenbar auch VOROBYEVA (1980), die heute zu den größten Verfechtern einer Ableitbarkeit der Tetrapoden von einem panderichthysähnlichen Vorfahren gehört (VOROBYEVA 1991, 1992, 1994, 1995, VOROBYEVA & SCHULTZE 1991, VOROBYEVA & HINCHLIFFE 1991, 1996, HINCHLIFFE & VOROBYEVA 1994, VOROBYEVA & KUZNETSOV 1992). Dies wird durch folgendes Zitat über die Brustflosse und das Axialskelett von *Panderichthys* belegt (VOROBYEVA 1980, S. 194): „Such a fin differs fundamentally from the multiradiate fins in other osteolepidids, and, as do the unusual vertebrae, obviously excludes *Panderichthys* from the possible ancestry of tetrapods.“

Warum die genannte Autorin nicht bei ihrer, meiner Meinung nach, richtigen Einschätzung geblieben ist, wird aus der Literatur nicht ersichtlich⁹⁴, genauso wenig wie es nachvollziehbar ist, wie es zu ihren anderen Meinungswechseln und Uminterpretationen im Verlauf ihrer Studien an *Panderichthys* kam. Die in Kapitel 4.2.2 und

⁹⁴ Wahrscheinlich hängt der Sinneswandel mit der erstmals von SCHULTZE & ARSENAULT (1985) aufgrund von Schädelmerkmalen vertretenen Ansicht zusammen, daß die Panderichthyidae die am nächsten mit den frühen Tetrapoden verwandte Tiergruppe seien.

4.4.2 aufgeführten Passagen zu *Panderichthys* geben Aufschluß über die dadurch geradezu obligatorisch auftretenden widersprüchlichen Angaben und Ungereimtheiten. Es sei an die Widersprüche im Zusammenhang mit den Angaben zum Axialskelett, zum Schultergürtel, zum Vorhandensein oder Nichtvorhandensein der unpaaren Flossen, zur Lokomotionsweise und zur Körperform erinnert. Gerade bei letzterem scheint eine große Willkür zu herrschen. Offenbar wird der Körper je nachdem, ob damit die laterale Beweglichkeit des Rumpfes, die Ähnlichkeit mit einer *Neoceratodus*-Larve oder die Flachwasserlebensweise belegt werden soll, mal schmäler, mal höher und mal kürzer rekonstruiert (siehe dazu Abbildungen in VOROBYEVA & SCHULTZE 1991, Fig. 19, VOROBYEVA 1992, FIG. 2, VOROBYEVA & KUZNETSOV 1992, 1 B, VOROBYEVA & HINCHLIFFE 1996, Fig. 1, 10).

In Kapitel 4.4.2 konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß die Fähigkeit zu einer terrestrischen Lokomotion für den panderichthyiden Formtyp ausgeschlossen werden kann. Dafür spricht allein schon die im Verhältnis zu den beachtlichen Körperausmaßen (90-150 cm) geringe Größe der Flossen. Außerdem sind die Brustflossen aufgrund der Struktur der Schultergelenke und des Flossenskeletts mechanisch so eng geführt, daß wahrscheinlich nur Auf- und Abbewegungen möglich waren, und daher der für eine terrestrische Lokomotion notwendige Aktionsradius der Extremitäten nicht vorgelegen hat. Eine Landfortbewegung mit Hilfe von lateralen Körperbiegungen wurde wegen der Struktur des Axialskeletts und des breiten Körpers ebenfalls ausgeschlossen. Aufgrund der genannten Faktoren ist auch die Fähigkeit zu einer Unterwasserlokomotion auf festem Substrat wahrscheinlich gering gewesen, zumal die Flossen keine Verankerungsstrukturen aufweisen. Durch die limitierte Beweglichkeit der Brustflossen ist es auch unwahrscheinlich, daß es evolutionär sukzessive zu einer Nutzung der Extremitäten zur Lokomotion auf festem Substrat kommen kann. Und selbst dann würde keine Tetrapodenextremität entstehen, sondern ein anderer Extremitätentyp, denn die oben im Zusammenhang mit der Nichtableitbarkeit der Tetrapodenextremität von einer Flosse des *Eusthenopteron*-Typs genannten Gründe treffen in noch weitaus größerem Maße für die Flossen des panderichthyiden Formtyps zu. So besitzt die Brustflosse von *Panderichthys* nur fünf Skelettelemente, und für die nach VOROBYEVA (1980) deutlich kleineren Bauchflossen ist sogar noch eine geringere Zahl von Elementen zu vermuten. Die oben genannten Gründe für die Unmöglichkeit einer Transformation zu eine Tetrapodenextremität müssen hier nicht noch einmal wiederholt werden.

Außer den Flossen spricht noch das Axialskelett gegen eine Ableitbarkeit der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion vom panderichthyiden Formtyp, da die Wirbelelemente zu Ringwirbeln verschmolzen sind, auf deren Basis, wie im vorangegangenen Kapitel erläutert,

keine Rückentwicklung zu zusammengesetzten Wirbelelementen erfolgen kann. Die Einschätzung, daß der Schultergürtel von *Panderichthys* eine intermediäre Stellung zwischen Fischen und Tetrapoden einnehme (VOROBYEVA 1995), beruht auf der großen Ausbreitung der endoskelettalen Schultergürtel-elemente (Scapulo-coracoid). Ein begründetes Transformationsmodell zur Untermauerung dieser These findet sich jedoch nicht. Solange die biomechanischen Zusammenhänge zwischen der Ausbreitung des endoskelettalen Schultergürtelteils und der Fortbewegungsweise nicht geklärt sind, kann die Option einer Transformierbarkeit nicht beurteilt werden. Da der endoskelettale Schultergürtel auch bei „Unterwasserfliegern“ gegenüber dem dermalen Teil vergrößert ist, muß die weite Ausdehnung des endoskelettalen Teils nicht unbedingt für eine Nutzung der Flossen zur Lokomotion auf festem Substrat sprechen. Vermutlich zeigt der große Anteil des endoskelettalen Schultergürtels nur eine kräftige Flossenmuskulatur an. Die Form und Skelettstruktur der Brustflossen deuten, wie in Kapitel 4.4.2 erwähnt, auf eine Nutzung zum Unterwasserflug hin. Es muß jedoch eingeräumt werden, daß es auf der Basis des bekannten Fossilmaterials und der widersprüchlichen Angaben in der Literatur schwer ist, sich ein Bild von der Lokomotionsmechanik des panderichthyiden Formtyps zu machen.

Obwohl das Postcranialskelett des panderichthyiden Formtyps nicht in eine Tetrapoden-Konstruktion transformierbar ist, wird *Panderichthys* heute von den allermeisten Autoren und Autorinnen, die sich mit der Evolution der Tetrapoden beschäftigen, als Vorfahre bzw. nächster Verwandter der Landwirbeltiere betrachtet (Zitate siehe Einleitung Kapitel 5). Dies ist eigentlich nur damit zu erklären, daß bei diesen, aufgrund ihrer phylogenetischen und damit ordnungstheoretischen Zielsetzung, eine Transformierbarkeit der gesamten Konstruktion kein Kriterium für eine Ableitbarkeit darstellt. Dies wird durch folgendes Zitat von SCHULTZE (1981, S. 83) deutlich, der zusammen mit ARSENAULT (SCHULTZE & ARSENAULT 1985) als erster die Panderichthyidae in einen engen Zusammenhang mit der Evolution der Tetrapoden gebracht hat: „Homologien lassen auf einen gemeinsamen Vorfahren schließen; dies ist ein Rückwärtseinschneiden ganz entsprechend dem Vorgehen des HENNIGSchen Prinzips. Frühes stratigraphisches Auftreten eines »Vorfahren« (stratophenische Methode) oder eine postulierte Entwicklungsrichtung (PETERS & W.F. GUTMANN 1971) liefern uns umgekehrt keine Kriterien für Homologien (REMANE 1954, 171/172: »Nicht die Phylogenie entscheidet über die Homologie, sondern die Homologie über die Phylogenie.«). Das gilt ebenso für »cladistische Kriterien.«“ Eine plausible Begründung für diese plakative, jedoch logisch unhaltbare These findet sich weder bei SCHULTZE noch bei dem zitierten REMANE. Das vermeintliche Erkennen von Homologien durch Formvergleich wird auch hier wieder methodisch an den Anfang gestellt. Selbst wenn es möglich wäre, auf der Basis eines Formvergleichs ho-

mologe Strukturen zu erkennen, so bliebe immer noch die Frage nach dem Lesrichtungskriterium offen, ohne das die Rekonstruktion eines evolutionären Ablaufs nicht erfolgen könnte (siehe Kapitel 1.4 und die dort zitierte Literatur). Daß bei der von PETERS & W.F. GUTMANN (1971) vertretenen Rekonstruktionsmethode Entwicklungsrichtungen einfach postuliert würden, ist im übrigen völlig falsch wiedergegeben, da gerade von diesen Autoren ein rationales und reproduzierbares Lesrichtungskriterium in Form des Ökonomieprinzips und der Forderung nach einer Transformierbarkeit der Strukturen vorgelegt wird. Welches Kriterium, wenn nicht die Transformierbarkeit der betrachteten Struktur im Zusammenhang mit dem Ökonomieprinzip, könnte denn bei einer evolutionären Sichtweise darüber entscheiden, ob eine Entwicklungsreihe möglich ist bzw. ein Abstammungsverhältnis prinzipiell vorliegen könnte? Aber gerade die Transformierbarkeit stellt für SCHULTZE und die meisten sich mit der Evolution der Tetrapoden befassenden Autoren offenbar kein Kriterium für die Rekonstruktion des evolutionären Prozesses dar. Mit den als vermeintliche Homologien aufgefaßten Ähnlichkeiten (ohne Angabe des Ähnlichkeitsstandards) als Sortierkriterien lassen sich jedoch keine evolutionären Prozesse rekonstruieren, sondern ausschließlich Ordnungsschemata erstellen.

Als letzte Gruppe soll nun noch der rhizodontide Formtyp auf seine Transformierbarkeit in eine Tetrapoden-Konstruktion überprüft werden. Obwohl dieser Formtyp unzureichend überliefert ist und keine Kenntnisse über seine genaue Körperform bestehen, zeigen jedoch schon die wenigen erhaltenen Strukturen, daß er sich nicht als Vorläufer eignet. So weisen die überlieferten Wirbelfragmente auf das Vorhandensein von Ringwirbeln bzw. Vollwirbeln hin, von denen ausgehend eine Transformation zu der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion nicht möglich ist. Der dermale Schultergürtel entspricht zwar den im vorangegangenen Kapitel geforderten Bedingungen, doch sitzt das Schultergelenk ungünstig hoch, um mit den Brustflossen einen Substratkontakt herzustellen. Über die Fähigkeit, sich auf festem Substrat fortzubewegen, kann aufgrund der geringen Datenbasis nur spekuliert werden. Form, Größe und Lage sowie die Struktur der Bauchflossen ist völlig unbekannt. Die Fähigkeit zur terrestrischen Lokomotion kann zumindest für die großen Formen, aufgrund des gewaltigen Körpergewichts, ausgeschlossen werden. Die Möglichkeit einer Unterwasserfortbewegung auf festem Substrat war vermutlich nicht gegeben, da die Brustflossen keine Verankerungsstrukturen aufweisen und wahrscheinlich von einem nahezu neutralen Auftrieb ausgegangen werden kann. Im Flachwasser könnte jedoch die nötige Bodenhaftung durch die Wirkung der Gewichtskraft erzeugt werden. Es wäre dann zu überprüfen, ob die Brustflossen unter diesem Aspekt zu Tetrapodenextremitäten transformierbar wären. Allein von der Struktur des Brustflossenskeletts geschlossen, spricht nichts gegen eine Ableitbarkeit, da dieses den im vorangegan-

genen Kapitel geforderten Bedingungen voll entspricht. Es sind aber hier die massiven ungliederten Flossenstrahlen, die aufgrund ihrer bewegungslimitierenden Wirkung im distalen Extremitätenbereich den Substratkontakt in starkem Maße behindern und damit wahrscheinlich eine Transformation zu den Tetrapodenverhältnissen unmöglich machen.

Nachdem nun alle in Kapitel 4 analysierten Konstruktionstypen abgehandelt wurden, wird deutlich, daß keiner der untersuchten Sarcopterygier alle geforderten Voraussetzungen für eine Transformation in eine Tetrapoden-Konstruktion erfüllt. Am nächsten kommt diesen Bedingungen der rhipidistiide Konstruktionstyp. Betrachtet man nun die in Kapitel 4.4.2 rekonstruierte Vorläuferkonstruktion aller Formtypen des rhipidistiiden Konstruktionstyps, so zeigt sich, daß diese als rhipidistiide Ausgangskonstruktion bezeichnete Form alle geforderten Bedingungen erfüllt. Auf der Grundlage der im vorangegangenen Kapitel erarbeiteten Kriterien kann nun die gesuchte Vorkonstruktion der Tetrapoden auf der Basis der rhipidistiiden Ausgangskonstruktion formuliert werden, die dann in Form eines evolutionären Ablaufmodells in die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion evolutionär transformiert werden soll.

5.4.3 Beschreibung der hypothetischen Ausgangskonstruktion

Die zu beschreibende Vorkonstruktion der Tetrapoden entspricht in ihrem Aufbau der in Kapitel 4.4.2 abgeleiteten rhipidistiiden Ausgangskonstruktion. Deren Vorläufer, von dem sich prinzipiell alle Sarcopterygier-Konstruktionstypen ableiten lassen, wurde in Kapitel 4.4.1 ausführlich dargestellt. Da die rhipidistiide Ausgangskonstruktion nur in bestimmten Punkten von ihrem Vorläufer abweicht, werden die gemeinsamen konstruktiven Eigenschaften in der folgenden Beschreibung, um Wiederholungen zu vermeiden, nur noch einmal kurz zusammengefaßt, wogegen auf die Änderungen gegenüber dieser Vorkonstruktion intensiver eingegangen werden soll.

Die äußere Gestalt der hypothetischen Ausgangskonstruktion ist fusiform gestreckt (Abb. 5.36). Die Gesamtlänge wird in einer Größenordnung von etwa 20-50 cm angenommen. Der Körperquerschnitt ist im Rumpfbereich nahezu rund bis leicht choval. Die engbasigen paarigen Flossen setzen, zueinander auf maximaler Distanz stehend, jeweils am Vorder- bzw. Hinterende des Rumpfes in ventrolateraler Lage an. Sie sind im Vergleich zum Körper nicht sonderlich groß. Die kleine 1. Dorsale liegt auf der Höhe der Rumpfmittle, während sich die größere 2. Dorsale etwa zwischen den Bauchflossen und der Analis befindet. Letztere setzt direkt vor der leicht epizerken Schwanzflosse an und ist genauso groß wie die 2. Dorsale.

Die hypothetische Ausgangskonstruktion entspricht einer vielfach gekammerten Hülle-Füllungs-Konstruktion. Die Kammerung des Körpers und die Verspannungsstruktur gleicht der in Kapitel 4.4.1 beschriebenen Ausgangskonstruktion der Sarcopterygier (Abb. 4.25). Da die Versteifungselemente und die Organe in beiden Fällen in gleicher Weise in die Konstruktion eingebunden sind, soll dieser Zusammenhang hier nicht noch einmal wiederholt, sondern nur die integrierten Strukturen selbst angesprochen werden. Das Axialskelett besteht aus zusammengesetzten Wirbelelementen, die die Chorda dorsalis umhüllen, ohne sie einzuschnüren. Dieser sitzen im Schwanzabschnitt intersegmental angeordnete Bogenelemente (Neural- u. Hämalbögen) dorsal und ventral auf. Im Rumpf dagegen besteht jeder intersegmentale Abschnitt aus einem Neuralbogen und einem zweiseitigen, hufeisenförmigen Element (Interzentrum),

das die Chorda dorsalis von ventral spangenartig umfaßt und dorsal in Kontakt mit den proximalen Enden des Neuralbogens steht. Zwischen den Basen der Neuralbögen befinden sich in segmentaler Lage paarige Elemente, die der Chorda dorsalis dorsal aufsitzen. Die Einengung des Bewegungsspielraums der Körperachse erfolgt durch das Zusammenwirken der hydraulischen Muskelkammern, der septalen Verspannung und den darin integrierten Skelettelementen. Bei der Erzeugung lateraler Körperbiegungen wirkt die Axialmuskulatur eher indirekt über die septalen Verspannungsstrukturen und die hydraulischen Polster auf die Wirbelelemente. Sie nehmen also weder Zug- noch Druckkräfte direkt auf. Die in der Körperlängsachse auftretenden Druckkräfte werden im wesentlichen von der uneingeschnürten, in die Verspannungskonstruktion integrierten und hydraulisch stabilisierten Chorda dorsalis aufgenommen.

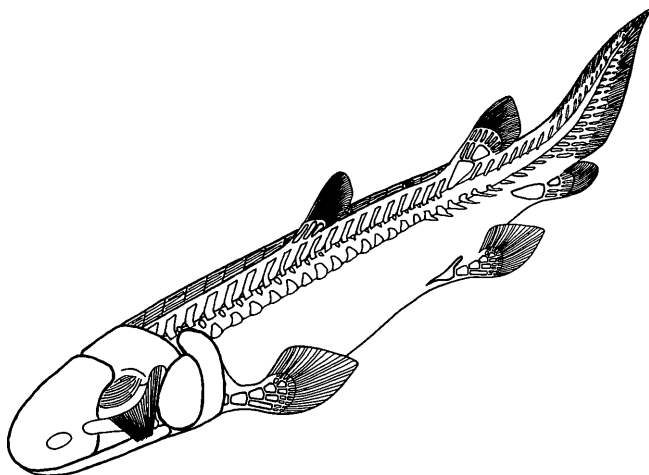


Abb. 5.36 Hypothetische Ausgangskonstruktion.

Der dermale Schultergürtel bildet mit dem Schädel eine mechanische Einheit. Auf die Funktionsweise dieser Einheit, die in Kapitel 4.4 aus einer anderen Perspektive beschrieben wurde, soll hier etwas genauer eingegangen werden⁹⁵ Dazu werden zunächst noch einmal deren Bestandteile kurz resümiert. Der dermale Schultergürtel besteht im wesentlichen aus einer U-förmigen Einheit, die sich aus einem Paar ventrolateraler (Cleithra) und einem Paar ventraler Elemente (Claviculae) zusammensetzt. Die beiden Schultergürtelhälften sind über ein unpaares ventrales Dermalelement (Interclavicula) miteinander verbunden. Am dorsalen Ende

der U-förmigen Einheit schließen sich zahlreiche kleine, in gewisser Weise gegeneinander verschiebliche Dermalelemente an, die den Schultergürtel zu einem Ring schließen. Diese stehen im Kontakt mit den posterioren Dermalelementen des Schädels. Das Schädeldach ist in zwei gegeneinander abwinkelbare Einheiten untergliedert. Die anteriore Einheit steht auf beiden Seiten in gelenkiger Verbindung mit dem jeweiligen Wangenkomplex, der wiederum in beweglichem Kontakt mit dem Opercularkomplex und den Dermalelementen des Unterkiefers steht. Das Endoskelett des Schädels und des Kiemenapparates ist in den aus dem Dermatocranium, den Opercularplatten und dem dermalen Schultergürtel bestehenden Hohlkörper integriert. Wie diese Einbindung im Zusammenhang mit der Verspannungsstruktur

⁹⁵ Hierzu dient das von THOMSON (1967 a, 1969) ausgearbeitete Modell zur Schädelkinetik der Rhipidistier als Grundlage.

der hydraulischen Gesamtkonstruktion evolutionär entsteht, wurde in Kapitel 4.4 erläutert.

Das endoskelettale Teil des Oberschädels (Neurocranium) besteht aus zwei gegeneinander abknickbaren Teilen, die mit den beiden korrespondierenden Abschnitten des Schädeldaches in fester Verbindung stehen. Am Hinterende des posterioren Teils schließen sich die die Chorda dorsalis umgebenden Wirbelelemente an. Die Chorda dorsalis reicht weit in den posterioren Teil des endoskelettalen Oberschädels (Neurocranium) hinein. Der Kiemenspangenapparat und der aus Kiemenspangen hervorgegangene endoskelettale Ober- und Unterkiefer (Palatoquadratum u. Ceratomandibulare bzw. Hymandibulare, Stylohyale, Ceratohyale u. Hypohyale) bilden zusammen mit dem endoskelettalen Teil des Oberschädels (Neurocranium) eine mechanische Einheit. Der endoskelettale Oberkiefer (Palatoquadratum) steht rostral in beweglichem Kontakt mit dem anterioren Teil des endoskelettalen Oberschädels. Mit seinem caudalen Ende bildet er ein Gelenk (primäres Kiefergelenk) mit dem endoskelettalen Unterkiefer (Ceratomandibulare), der fest mit den dermalen Unterkieferelementen verbunden ist und mit diesen eine rigide Einheit bildet. Lateral steht der endoskelettale Oberkiefer (Palatoquadratum) an einigen Stellen mit den dermalen Wangenelementen in festem Kontakt. Medial und ventral ist er flächig mit Dermalen des Mundraums verbunden (Endopterygoid, Ektopterygoid). An den Hinterrand der endoskelettalen Kieferspange schmiegt sich innig eine weitere ehemalige Kiemenspange an. Sie besteht aus einem dorsalen Element (Hymandibulare), das dem Oberkiefer anliegt, und mehreren ventralen Elementen, die sich an den Unterkiefer anschließen (Stylohyale, Ceratohyale u. Hypohyale). Anders als der endoskelettale Oberkiefer (Palatoquadratum) steht das dorsale Spangenelement (Hymandibulare) nicht mit dem anterioren, sondern mit dem posterioren Teil des endoskelettalen Oberschädels (Neurocranium) in gelenkiger Verbindung. Das gleiche gilt für die dorsalen Elemente der vom Kiefer abgesetzten Kiemenspangen. Deren ventrale Elemente konvergieren von beiden Seiten V-förmig auf die Sagittalebene, wo sie auf eine Kette von in der Körperlängsachse verlaufenden unpaaren Elementen treffen.

An dem Unterkiefer und dem sich in diesen einkeilenden ventralen Kiemenspangenapparat setzen zahlreiche in der Körperlängsachse verlaufende Muskelgruppen an, die von dort zum Schultergürtel ziehen. Weitere in Längsrichtung verlaufende Muskelgruppen, entspringen an den Elementen des dorsalen Kiemenspangenapparates und greifen am posterioren Teil des endoskelettalen Teils des Oberschädels (Neurocranium) an. Die Kontraktion dieses längs verlaufenden Muskelkomplexes führt zum Öffnen des Mauls und zu einer Erweiterung der Mundhöhle sowie des Kiemenraums. Gelenknah am Unterkiefer ansetzend, ziehen Muskeln nach dorsal auf die laterale Oberkieferfläche (*M. adductor*

mandibulae). Ihre Kontraktion führt zum Kieferschluß. Ebenfalls in der dorsoventralen Ebene verlaufende Muskelgruppen verbinden die dorsalen und ventralen Elemente der Kiemenspangen miteinander. Andere umhüllen peripher den gesamten Kiemenbereich. Die Kontraktion dieses Muskelkomplexes führt zur Verengung des Mund-Kiemen-Raums. In ventrolateraler Lage verbindet ein Muskelpaar (*Mm. subcranialis*) den anterioren mit dem posterioren Teil des endoskelettalen Oberschädels (Neurocranium). Deren Kontraktion bringt den anterioren Teil aus einer nach dorsal abgewinkelten Position wieder zurück in die ursprüngliche Lage. Die epaxiale Muskulatur des Rumpfes setzt am Hinterende des posterioren Teils des Neurocraniums an. Ausläufer dieser Muskulatur setzen dorsal am anterioren Teil, möglicherweise über die Vermittlung von Sehnen an. Die Kontraktion von epaxialen Muskelgruppen und ihren Ausläufern führt zu einer dorsalen Abwinkelung des Oberschädels gegenüber dem Schultergürtel über die Vermittlung der dorsalen Schultergürtel-elemente und zu einer ebenfalls dorsalen Abwinkelung des anterioren Teils des endoskelettalen Oberschädels (Neurocranium) gegenüber dem posterioren Teil (siehe Ausgangskonstruktion der Sarcopterygier, Abb. 4.26). Das mit dem endoskelettalen Teil des Oberschädels verbundene Schädeldach folgt dieser Bewegung. Da der anteriore Teil des Schädeldachs mit dem Wangenkomplex verbunden ist, wird dieser ebenfalls aus seiner Lage gebracht. Er bewegt sich in einem Bogen um die Drehachse des Intracranialgelenks in rostroventraler Richtung. Da das an den endoskelettalen Oberkiefer anschließende dorsale Spangenelement (Hymandibulare) gelenkig mit dem posterioren Teil des endoskelettalen Teils des Oberschädels (Neurocranium) verbunden ist und mit seinem anderen Ende im Kontakt mit dem Wangenkomplex steht, führt diese Verlagerung zu einem lateralen Ausweichen des posterioren Wangenendes zusammen mit dem sich daran anschließenden Opercularkomplex.

Die von der Kontraktion epaxialer Muskelgruppen eingeleitete Bewegung ist von einer gleichzeitigen Kontraktion des an den Kiemenspangen und dem Unterkiefer ansetzenden und in der Körperlängsachse verlaufenden Muskelkomplexes begleitet. Insgesamt führt der beschriebene Zusammenhang zur Öffnung des Mauls und einer Erweiterung des Mund-Kiemen-Raums, wobei sich die Ober- und Unterkiefer in entgegengesetzte Richtungen bewegen und der Schultergürtel quasi aufgebogen wird. Letzterer wird durch die Kontraktion der Bauchmuskulatur, die als Antagonist zur epaxialen Muskulatur arbeitet, in seiner Position gehalten. Es sei noch bemerkt, daß diese Fixierung des Schultergürtels über den Kraftschluß der Rumpfvorspannung erfolgt, indem der Schultergürtel durch den Zug der Muskulatur gegen die prallen hydraulischen Kammern des Rumpfes gepreßt und damit abgestützt wird. Die gegenläufige Bewegung beim Kieferverschluß und bei der Verengung des Mund-Kiemen-Raums erfolgt durch die Kontraktion der Kieferadduktoren und des restlichen dorsoventral verlauf-

fenden Muskelkomplexes sowie der subcranialen Muskelstränge.

Der beschriebene Mechanismus wird, wie in Kapitel 4.4.2 ausführlich behandelt, beim Nahrungserwerb genutzt. Beim schnellen Zuschwimmen auf die Beute entsteht durch die gekoppelte Kiefer-Kiemen-Mechanik kein Stau vor dem geöffneten Maul, da das Wasser durch die zwangsläufig ebenfalls geöffneten Kiemenausgänge ungehindert abfließen kann. Beim Zuschnappen der Kiefer werden die ungekrümmten Zähne mit hoher Geschwindigkeit projektilartig in die Beute geschlagen. Die Zahnreihe besteht aus in zwei Reihen auf den Kiefernändern angeordneten, kleinen, spitzen Zähnen. Im Gaumen und im Mundboden befinden sich außerdem lange Fangzähne. Schädelöffnungen liegen in Form des Pinealforamens, der Augenhöhlen und der in den Gaumen mündenden Nasengänge (Choanen) vor. Über die Entstehung der Choanen kann bislang noch keine Aussage gemacht werden, da die Nutzungszusammenhänge noch nicht verstanden sind. Sie werden hier als Ausgangsbedingung unterstellt. Am Hinterrand des posterioren Teils des Neurocraniums befinden sich in unmittelbarer Nähe zu den Kiefergelenken die beiden otischen Kapseln, die das Gleichgewichtsorgan bergen. Die Körperbeschuppung besteht aus cosminhaltigen Rhomboidschuppen.

Das Flossenskelett, das Becken und der endoskelettale Schultergürtel (Scapulocoracoid) sind in gleicher Weise wie bei der in Kapitel 4.4.1 dargestellten Ausgangskonstruktion der Sarcopterygier in die Körperverspannung integriert. Danach wird das Flossenskelett als interseptale Mineralisierung bzw. Chondrifikation des jeweiligen ventrolateralen Längsseptums und der darauf auftreffenden Quersepten aufgefaßt. Das Becken und der endoskelettale Schultergürtel entsprechen dagegen Verknöcherungen bzw. Verknorpelungen der in der Körperlängsachse verlaufenden Interseptalkanäle, die von den auf die Rumpfkammern treffenden ventrolateralen Längssepten gebildet werden. Der Aufbau des Flossenskeletts, des Beckens und des endoskelettalen Schultergürtels gleicht den in Kapitel 4.4.2 für die rhipidistiide Ausgangskonstruktion beschriebenen Bedingungen. Der endoskelettale Schultergürtel sitzt dem ventrolateralen dermalen Schultergürtелеlement (Cleithrum) von medial kleinflächig auf. Es trägt eine nach caudal weisende konkave Gelenkpfanne. In diese fügt sich der konvexe Gelenkkopf des proximalen Skelettelements des Brustflossenskelettes ein, das als einziges Element den Kontakt zum Schultergürtel herstellt. Das Verzweigungsmuster des Brustflossenskeletts wurde in Kapitel 4.4.2 ausführlich beschrieben (Abb. 4. Ac, Bc, Dc). Es sollen daher nur noch einmal die wesentlichen Punkte zusammengefaßt werden. So sei daran erinnert, daß sich die posterioren Skelettelemente stärker verzweigen als die anterioren und daß die sich jeweils nach anterior abzweigenden Elemente zumindest im proximalen Flossenbereich immer etwas länger sind als die sich nach po-

sterior abzweigenden. Nach distal werden die Skelettelemente, ob anterior oder posterior liegend, kleiner und gleichen sich in ihrer Größe immer mehr aneinander an, so daß die Flosse distal einen gleichmäßig strahligen Aufbau erhält. Durch die genannte Strukturierung nimmt die Flossenflexibilität von proximal nach distal und von anterior nach posterior zu. Außerdem läßt sich die Flosse in ihrer Längsachse verdrillen. Die Verdrillung erfolgt über die Vermittlung der beiden auf das proximale Skelettelement folgenden, zueinander parallelen Skelettelemente. Durch die beschriebenen Eigenschaften erfüllen die paarigen Flossen prinzipiell die Voraussetzungen für eine Nutzung als Unterwasserflügel. Der Anteil des Unterwasserflugs an der Gesamtlokomotionsaktivität ist jedoch im Rahmen des Lebensvollzugs eher gering. Im wesentlichen erfolgt die Fortbewegung durch den Axialantrieb.

Die Brustflosse läßt sich zwischen dem proximalen Skelettelement und den beiden darauf folgenden Elementen nach dorsal und ventral abknicken. Dadurch kann der distale Flossenabschnitt in Kontakt mit dem Boden gebracht werden, wobei dieser, aufgrund der nach distal zunehmenden Flossenflexibilität so gebogen werden kann, daß er dem Substrat flach aufliegt und etwa parallel zum proximalen Skelettelement verläuft, während der mediale Flossenabschnitt senkrecht steht. Da die eng nebeneinander liegenden Flossenstrahlen flexibel sind, stehen sie der Kontaktaufnahme mit dem Substrat nicht im Wege. Sie bilden eine ununterbrochene Fläche und weisen keine Verankerungsstrukturen auf. Die paarigen Flossen erfüllen also alle in Kapitel 5.4.1 für die Transformierbarkeit in eine Tetrapodenextremität geforderten strukturellen Voraussetzungen. Das gleiche gilt für die Bauchflosse, die in ihrem prinzipiellen Aufbau der Brustflosse gleicht. Sie ist jedoch etwas kleiner und weist weniger Skelettelemente als die Brustflosse auf (die Größenordnung liegt etwa bei 15-20 Skelettelementen gegenüber 20-25 Elementen bei der Brustflosse). Genau wie die Brustflosse artikuliert die Bauchflosse mit einem konvexen Gelenkkopf in einer konkaven Gelenkpfanne, die nach caudal zeigt. Das die Gelenkpfannen tragende Becken besteht aus zwei schlanken, in caudocranialer Richtung ausgerichteten Beckenhälften, die jeweils zwei leicht gegeneinander abgewinkelte Schenkel aufweisen.

Der größte Teil der Flossenmuskulatur setzt am Becken bzw. Schultergürtel an. Sie besteht im wesentlichen aus zwei Lagen (Abb. 5.37), einer tieferen, die auf beiden Seiten des Flossenskelettes von Element zu Element verläuft, und einer oberflächlichen, die als ununterbrochener Strang, beiderseits der Flosse an einer Faszie angreifend, auf den Rumpf zieht und dort großflächig inseriert. Während die kräftige oberflächliche Muskellage dazu genutzt wird die Flosse auf- und abzuschlagen sowie abzuspreizen und anzulegen, übernimmt die tiefe Muskulatur die Feinabstimmung der Flossenbewegung. Dazu gehört auch die Erzeugung der Flos-

senverdrillung in der Längsachse. Die paarigen Flossen sind nicht geeignet, um den Körper an Land unter voller Schwerkraftwirkung zu tragen. Dazu ist die Muskelausstattung im Verhältnis zum Körpergewicht zu schwach. Die Fähigkeit zur Landlokomotion mit abgehobenem Körper kann daher für die hypothetische Ausgangskonstruktion ausgeschlossen werden. Dagegen spricht auch der nicht zum Tragen geeignete Aufbau des Rumpfes. Insgesamt sind die paarigen Flossen wenig zur terrestrischen Lokomotion geeignet, selbst bei einer Fortbewegung mit aufliegendem Körper, da sie zum einen im Vergleich zur Körpergröße zu klein sind und zum anderen der caudocraniale Aktionsradius durch die Ausrichtung der Gelenkpfannen zu gering ist, um effektiv Vortrieb zu erzeugen. Die Möglichkeit einer schlangenähnlichen apeden Landfortbewegung durch laterale Körperundulationen kann ebenfalls ausgeschlossen werden, da der Körper im Verhältnis zum Querschnitt nicht lang genug ist, um einer vollen Sinuswelle Platz zu bieten. Die Eignung zur terrestrischen Lokomotion ist bei der hypothetischen Ausgangskonstruktion allgemein sehr gering. Der Lebenszyklus spielt sich allein im Wasser ab. Die Fähigkeit, sich unter Wasser oder im Flachwasser mit Hilfe der Extremitäten fortzubewegen, ist jedoch prinzipiell gegeben. Dieser Fortbewegungsmodus spielt jedoch im Rahmen der Bionomie der Konstruktion eine untergeordnete Rolle.

Das Flossenskelett der 1. Dorsalen besteht aus einem flächigen Basalelement, an das sich nur wenige, zueinander parallele, ungliederte Skelettelemente anschließen, an denen distal die Flossenstrahlen ansetzen. Die deutlich größere 2. Dorsale weist ebenfalls ein flächiges Basalelement auf. An dieses schließt sich jedoch ein verzweigtes Flossenskelett an, bei dem sich die posterioren Elemente stärker verzweigen als die anterioren, so daß eine flexible Flossenhinterkante vorliegt. An die distalen Skelettstäbe setzen die ebenfalls verzweigten Flossenstrahlen an. Die Analis weist die gleichen Charakteristika wie die 2. Dorsale auf und ist auch ebenso groß. Die Muskulatur dieser beiden Flossen besteht wie bei den unpaaren Flossen aus zwei Lagen. Die tiefen

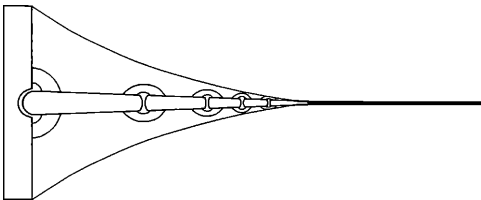


Abb. 5.37 Muskularisierung der paarigen Flossen im Längsschnitt (grob schematisch von anterior). Oberflächliche Muskulatur hellgrau, tiefe Muskulatur dunkelgrau.

Muskeln ziehen hier ebenfalls beiderseits des Flossenskeletts von Element zu Element, während die oberflächliche Lage, vom Basalelement ausgehend, flächig an die beiden Flossenseiten angreift. Bei der 1. Dorsalen zieht nur eine Muskelgruppe vom Basalelement auf die daran anschließenden ungegliederten Skelettstäbe. Die asymmetrisch epizerke Schwanzflosse weist einen niedrigen epichordalen und einen großflächigen, triangulären hypochordalen Abschnitt auf. Die Flossenstrahlen des epichordalen Teils sitzen auf kleinen, zueinander parallelen Skelettstäben, die direkt mit der Chorda dorsalis in Verbindung stehen. Die distal verzweigten Flossenstrahlen des hypochordalen Schwanzflossenbereichs setzen an ebenso angeordneten, jedoch etwas längeren Skelettstäben an, die, abgesehen vom Schwanzende, statt der Chorda dorsalis den Neuralfortsätzen distal aufsitzen. Die mächtige Axialmuskulatur reicht bis auf die Schwanzflosse. Deren Myosepten sind zickzackartig verfalzt.

Die Bauchcoelomkammer beherbergt zahlreiche Organe, wie den Gastrointestinaltrakt, die Leber, die Nieren und den Genitalapparat. Vom ventralen Schlundbereich entspringt ein Luftkanal, der sich schnell dichotom verzweigt und in jeweils einen Luftsack mündet, der sowohl respiratorisch, als auch als Auftriebskörper genutzt werden kann. Cranioventral der Bauchcoelomkammer befindet sich das Herz in einer eigenen Coelomkammer (Pericard). Die von den Luftsäcken zum Herz führende Vene (Lungenvene) mündet, wie in Kapitel 5.4.1 gefordert, direkt in das Atrium, und es liegt eine gewisse funktionelle Trennung des Lungen und des Körperkreislaufs vor. Die Ventilation erfolgt durch eine zweiphasige Bukkalpumpe⁹⁶. Der Auftrieb ist nicht neutral, sondern leicht negativ. Um im freien Wasser nicht abzusinken, muß sich die Konstruktion also fortbewegen. Dabei erfolgt die Auftriebserzeugung durch die Umströmung der Brustflossen und die Aktivität der epizerken Schwanzflosse. Durch die Nutzung der paarigen Luftsäcke als Auftriebskörper ist deren respiratorische Effizienz nicht besonders hoch und vice versa. Der Gasaustausch erfolgt im wesentlichen über die Kiemen. Unter hypoxischen Bedingungen kann der von den paarigen Luftsäcken respirierte Anteil an der Sauerstoffaufnahme zunehmen. Die CO₂-Abgabe erfolgt jedoch weiterhin nahezu ausschließlich über die Kiemen. Die Fähigkeit zu einer respiratorischen Nutzung der Haut muß aufgrund ihrer mechanischen Einbindung in den Lokomotionsapparat und der dicken Rhomboidbeschuppung als vernachlässigbar gering eingestuft werden. Als respiratorisch nutzbare Strukturen stehen daher nur die Kiemen und die paarigen Luftsäcke zur Verfügung. Aufgrund des somit bimodalen Respirationsmechanismus wird von einer vergleichsweise hohen Toleranz gegenüber dem

⁹⁶ Inwieweit bei der hypothetischen Ausgangskonstruktion die Möglichkeit einer aspirativen Ventilation über die Nutzung der Rhomboidbeschuppung besteht, soll erst im Ablaufmodell thematisiert werden.

CO₂-Gehalt im Blut ausgegangen, die durch eine Pufferung des Blut-pH ermöglicht wird. Auf diese Weise kann ein Sauerstoffverlust an den Kiemen unter hypoxischen Bedingungen sowie eine respiratorische Acidose vermieden werden (zu genaueren Details siehe Kapitel 5.4.1). Neben dem Gasaustausch werden die Kiemen auch zur Exkretion und zur Osmoregulation genutzt. Die Exkretion von Stickstoff erfolgt im wesentlichen über die Nieren in Form von Harnstoff. Die Konstruktion kann daher den osmotischen Wasserverlust unter hypertonschen Bedingungen, etwa im Seewasser, gering halten. Die Sinnesleistungen entsprechen denen der meisten rezenten Fische. So erfolgt die Rezeption von Druck- bzw. Schallwellen im wesentlichen durch das Seitenlinienorgan, die Geruchs- bzw. Geschmacksrezeptoren sind über den Körper verteilt, und das Auge ist auf Nahsicht eingestellt, wobei allein die Linse für die Lichtbrechung verantwortlich ist.

Betrachtet man nun die kohärente Bionomie (Bionomiekreislauf) der hypothetischen Ausgangskonstruktion aus der externen Perspektive, so stellen sich ihre Lebensleistungen wie folgt dar: Die Konstruktion kann sich sowohl axial, durch laterale Körperbiegungen, als auch paraxial, in Form eines wenig entwickelten Unterwasserflugs mit Hilfe der paarigen Flossen, fortbewegen. Bei der paraxialen Lokomotionsweise, die im Lebensvollzug der Konstruktion eine untergeordnete Rolle spielt, werden die paarigen Flossen alternierend und zueinander in versetzter Folge auf- und abbewegt. Die Vorteile dieser Extremitätenbewegungsfolge wurden in Kapitel 4.4.2 geschildert. Der paraxiale Antriebsmodus eignet sich nur für geringe Lokomotionsgeschwindigkeiten, während der Axialantrieb zur Dauerlokomotion bei mittleren Geschwindigkeiten und zur schnellen Beschleunigung genutzt wird. Das Aktivitätsniveau und der Aktionsradius sind relativ hoch. Die Konstruktion kann sich ökonomisch dauerhaft fortbewegen und durch den oben beschriebenen Fangmechanismus Beute machen. Aufgrund ihrer Physiologie ist sie in der Lage, sowohl im Süß- als auch im Seewasser zu überleben. Da die Konstruktion atmosphärischen Luftsauerstoff zur Respiration nutzen kann, besteht die Möglichkeit, auch sauerstoffarme und im O₂-Gehalt schwankende Wasserkörper aufzusuchen. Sie geht jedoch nicht an Land. Ihr Lebenszyklus findet allein im Wasser statt. Die erweiterte Reproduktion (Fortpflanzung) wird als ovipar mit einem sich daran anschließenden Larvenstadium angenommen.

5.5 Evolutionäres Ablaufmodell

Nachdem die Zielkonstruktion entworfen wurde und auf die Ausgangskonstruktion zurückgeschlossen werden konnte, wird nun ein evolutionäres Ablaufmodell formuliert, daß, die in den vorangegangenen Kapiteln ge-

wonnenen Kenntnisse nutzend, den transformativen Weg von einer im Wasser lebenden und mit Flossen bestückten Fisch-Konstruktion zu einer mit Beinen versehenen und an Land lebenden Tetrapoden-Konstruktion möglichst lückenlos über funktionstüchtige Zwischenstadien beschreibt und in seinen Entwicklungsschritten begründet. Dabei wird der Schwerpunkt bei der Evolution der Tetrapodenextremität und der Entwicklung der tetrapoden Lokomotionsform sowie beim sukzessiven Übergang von einer aquatischen zu einer terrestrischen Lebensweise liegen. Da die bei dem evolutionären Wandel von einer Fisch-Konstruktion zu einer Tetrapoden-Konstruktion auftretenden strukturellen Veränderungen mit einer drastischen Umstellung der gesamten Bionomie verbunden sind, werden neben den morphologischen auch die physiologischen Zusammenhänge, wenn auch in einer weniger ausführlichen Form, mitreflektiert.

5.5.1 Vom Dauerschwimmer zum litoralen Lauerjäger

Wie im vorangegangenen Kapitel erwähnt, handelt es sich bei der Ausgangskonstruktion um einen sich überwiegend axial fortbewegenden Organismus, dessen Lokomotionsaktivität relativ hoch ist. Der Lokomotionsapparat erlaubt die Nutzung verschiedener Lebensräume. So können benthische sowie pelagische Gewässerbereiche aufgesucht werden, wo die Konstruktion bis in die flachen Uferbereiche vordringen kann. Im Anschluß an THOMSON (1969, 1980, 1994) wird davon ausgegangen, daß die Ausgangskonstruktion physiologisch in der Lage ist, sowohl limnische als auch marine Bedingungen zu tolerieren. Durch die Fähigkeit, die Luftsäcke respiratorisch zu nutzen, besteht auch die Möglichkeit, in sauerstoffarmen Gewässern zumindest zeitweise zu überleben. In Kapitel 4.4.2 wurde gezeigt, daß im Zusammenhang mit einer Ökonomisierung der axialen Dauerlokomotionsleistung, bei einer zunehmenden Nutzung der Luftsäcke als Auftriebskörper, eine Verkleinerung der paarigen Flossen und die Verringerung der Zahl ihrer Skeletteile eintritt. Dieser evolutionäre Weg führt zu Konstruktionen, wie sie vom osteolepididen Formtyp repräsentiert werden. Auf dieser Basis können sich dann bei zunehmend neutral werdendem Auftrieb hechtförmige Beschleunigungsspezialisten mit einer symmetrischen Schwanzflosse und caudalverlagerten unpaaren Flossen entwickeln, die fossil durch den gyroptychiiden und eusthenopteriden Formtyp vertreten sind. Ein anderer evolutionärer Weg, bei dem anstelle des Axialantriebs der paraxiale Lokomotionsmodus optimiert wird, führt von der Ausgangskonstruktion, bei ebenfalls zunehmend neutral werdendem Auftrieb, zu rhizodontiden Konstruktionen, deren Flossenskelett nicht reduziert wird.

In den genannten Fällen führt die Verbesserung der axialen Beschleunigungsleistung zu einer Verschlechte-

rung der axialen Dauerlokomotionsleistung. Der Aufwand, den Körper durch aktives Schwimmen am Absinken zu hindern, ist hier jedoch aufgrund des nur wenig negativen bis neutralen Auftriebs gering. Dies ist bei der Ausgangskonstruktion anders. Durch den stärker negativen Auftrieb muß sie, um nicht abzusinken, permanent lokomotorisch aktiv sein. Erfolgt auf dieser Basis, also bei weiterhin negativem Auftrieb, eine Verbesserung der Beschleunigungsleistung durch eine Vergrößerung der lateralen Antriebsfläche, erhöht sich der Aufwand die Höhe zu halten. Dies hat Konsequenzen für das Aktivitätsniveau. Da andauerndes Schwimmen zu aufwendig ist, sinkt die Konstruktion in den Lokomotionspausen zu Boden. Aufgrund der morphologischen Veränderungen erfolgt also ein Wandel von einer aktiven, im freien Wasser umherschwimmenden Konstruktion zu einem am Gewässergrund liegenden Lauerjäger. Durch die geringere Lokomotionsaktivität ist auch dessen Nahrungsbedarf geringer, so daß der genannte Entwicklungsweg durchaus eine Ökonomisierung gegenüber der Vorläuferkonstruktion darstellen kann. Dies ist jedoch nur der Fall, wenn die Nahrungsdichte innerhalb des verringerten Aktionsradius im Verhältnis zum Nahrungsbedarf zur Erhaltung der Bionomie ausreichend groß ist, wenn sich der Organismus unter diesen Bedingungen sowohl erweitert (im Sinne von Fortpflanzung) als auch nicht-erweitert (im Sinne von Selbsterhaltung, Homöostase usw.) reproduzieren kann (zum Reproduktionsbegriff siehe Kapitel 1.3.3).

Für die Entstehung der Tetrapoden wurden als günstigste Voraussetzung Flachwasserbedingungen angenommen (Kapitel 5.4.1). In den litoralen Gewässerzonen ist die Dichte von als Nahrung in Frage kommenden Organismen häufig hoch genug, um den Nahrungsbedarf einer Konstruktion mit geringer Lokomotionsaktivität zu decken. Da die Luftsäcke nur eine geringe Rolle bei der Auftriebserzeugung spielen, können sie in stärkerem Maße als bei den oben genannten Konstruktionen, bei denen sie sich zu Auftriebskörpern entwickelt haben, respiratorisch genutzt werden. Die Konstruktion kann damit ihre Fähigkeit in Gewässern mit niedrigem Sauerstoffgehalt zu leben ausbauen. Außerdem ist der Sauerstoffverbrauch durch das geringe Aktivitätsniveau so niedrig, daß es möglich ist, auch mit einer wenig effizienten Lunge einen großen Teil des Sauerstoffbedarfs über die Ventilation von atmosphärischer Luft zu decken. Die Abgabe von CO_2 bleibt aber durch die geringe Effizienz der Lunge an die Kiemen gebunden. Die Möglichkeit zur Hautatmung besteht durch ihre mechanische Einbindung in den Lokomotionsapparat und die massive Rhomboidbeschuppung nicht. Es kann davon ausgegangen werden, daß bei zunehmender Respiration von Luftsauerstoff eine Ökonomisierung des Respirationsaufwandes erfolgt, indem sich eine größere Toleranz gegenüber einem hohen CO_2 -Partialdruck im Blut entwickelt, die physiologisch durch die Verbesserung der bei der Vorkonstruktion schon ansatzweise vorhandenen

Pufferung des Blut-pH erreicht wird (siehe Kapitel 5.4.1). Da für die CO_2 -Exkretion über die Kiemen eine geringere Kiemenoberfläche benötigt wird als für die Sauerstoffaufnahme aus dem Wasser, kann der Kiemenapparat bei einer Zunahme der Respiration von Luftsauerstoff aus der Atmosphäre verkleinert werden.

Eingliederung der Dorsalia und der Analis in die Schwanzflosse

Für einen auf dem Boden ruhenden Lauerjäger mit geringer Lokomotionsaktivität ist es vermutlich ökonomischer, die für eine effektive Beschleunigung notwendige große laterale Antriebsfläche, anders als bei einer hechtförmigen Konstruktion, durch die Eingliederung der Dorsalia und der Analis in die Schwanzflosse unter Bildung eines großflächigen Flossensaums zu erzeugen. Wie in Kapitel 4.4.2 für den neoceratodiden Formtyp diskutiert wurde, wird dadurch vermutlich der ontogenetische Erstellungsaufwand minimiert. Bei einer hechtförmigen Konstruktion mit nur leicht negativem bis neutralem Auftrieb sind die Dorsalia und die Analis wichtige Steuereinrichtungen, die somit nicht reduziert werden können. Bei einer überwiegend am Boden liegenden Konstruktion, die wenig umherschwimmt und ihren Lokomotionsapparat vorrangig zum schnellen Beschleunigen einsetzt, sind diese Steuereinrichtungen dagegen von geringerer Bedeutung für den Lebenszyklus. Zudem erlaubt eine mit einem Flossensaum versehene, lang ausgezogene Schwanzflosse in flachere Uferbereiche vorzudringen, als eine mit gleich großer Antriebsfläche ausgestattete Konstruktion, bei der statt dessen die 2. Dorsale und die Analis vergrößert sind. Die 2. Dorsale würde unter extremen Flachwasserbedingungen über die Oberfläche hinausragen und damit keinen Antriebsbeitrag mehr leisten können, und die Analis würde in störender Weise mit dem Substrat in Kontakt geraten. Letzteres tritt unabhängig von der Wassertiefe allein schon beim Liegen auf dem Boden auf. Es wird hier also vermutet, daß eine Vergrößerung der lateralen Antriebsfläche bei einem Organismus, dessen Lokomotionsaktivität gering ist und der in den Lokomotionspausen auf dem Gewässergrund liegt, sinnvoller durch eine Erweiterung des Schwanzabschnittes in caudaler Richtung erreicht werden kann als durch die Ausdehnung der unpaaren Flossen in vertikaler Richtung.

Die Eingliederung der Dorsalia und der Analis in die Schwanzflosse und die Umwandlung in einen Flossensaum kann kontinuierlich erfolgen. Aufgrund der nicht mehr praktizierten axialen Dauerlokomotion kann zunächst die Epizerkie aufgegeben werden, indem die dorsale Abknickung der Chorda dorsalis sukzessive flacher verläuft und der epichordale Schwanzflossenteil an Größe zunimmt. Durch die geringer werdende Bedeutung für die Steuerung können sich die unpaaren Flossen in ihrem Aufbau und in ihrer morphogenetischen Erstellungsweise vereinfachen. Die 2. Dorsale verbreitert

sich an der Basis in caudocranialer Richtung durch eine Addition zusätzlicher, zueinander parallel stehender Skelettstäbe. Dies führt schließlich cranial zu einer Eingliederung der 1. Dorsalen und caudal zu einem sukzessiven Übergang in den epichordalen Teil der Schwanzflosse. Die Anolis wird zunehmend von dem hypochordalen Teil der Schwanzflosse verdrängt. Insgesamt erfolgt die Entstehung des symmetrischen, flossensaumtragenden Schwanzabschnitts in ähnlicher Weise wie bei dem neoceratodiden Formtyp des dipnoiden Konstruktionsstyps (Kapitel 4.4.2). Auch hier ist die genannte Entwicklung mit einer Verringerung des Aktivitätsniveaus verbunden.

Dorsoventrale Abflachung des Körpers und des Schädels und ihre Folgen

Die genannten morphologischen Veränderungen am Lokomotionsapparat (Abb. 5.46 c) machen es der Konstruktion möglich, in flachere Uferbereiche vorzudringen, wo zuvor nicht erreichbare Nahrungsquellen, wie etwa Jungfische, die sich dort dem Zugriff größerer Tiere entziehen, verfügbar werden. In diesem Zusammenhang ist eine dorsoventrale Abflachung und Verbreiterung des Schädels und des Vorderkörpers von Vorteil. Dies führt wiederum zu einem Verlust der Schädelkinetik (siehe Kapitel 4.4.2 u. 5.4.1) und zu einer Verringerung der Mundöffnungsweite, die durch eine Verlängerung der Schnauzenregion jedoch wieder ausgeglichen werden kann. Letzteres führt in Verbindung mit der Verbreiterung des Schädels zu einer allgemeinen Vergrößerung des Beutefangapparates. Durch den Verlust der Kopplung zwischen Mundöffnungs- und Kiemenöffnungsmechanismus würde beim Zustoßen auf die Beute unter Wasser ein Stau vor dem Maul entstehen (Kapitel 4.4.2 u. 5.4.1). Dies kann durch einen seitlichen Beutehieb, der aufgrund der dorsoventralen Abflachung des Schädels nun möglich ist, verhindert werden. Die Abwandlung des Beutefangmechanismus führt vermutlich zu einer Reduktion der im Munddach und Mundboden sitzenden Fangzähne, so daß nur noch die beiden Reihen der auf dem Kieferrand sitzenden Zähne übrigbleiben. Durch die Vereinfachung der Kiefermechanik auf zwei scharnierartige Gelenke sind die mechanischen Freiheitsgrade im Vergleich zur Vorkonstruktion sehr gering, die Stabilität ist dagegen höher. Trotz der genannten Veränderungen bleibt das Gebiß ein Schnappgebiß, dessen Kiefermuskulatur gelenknah ansetzt und bei dem hohe Kieferverschlußgeschwindigkeiten erreicht werden können. Da es durch die Abflachung des Schädels beim Öffnen des Mauls nicht mehr zu einem Abspreizen des Wangenkomplexes kommt, wird das an den endoskeletalen Oberkiefer anschließende dorsale Kiemenspannelement (Hyandibulare) von seiner ursprünglichen Funktion befreit, wodurch sich prinzipiell die Möglichkeit zu einer Nutzung als akustischer Verstärker in einem gasförmigen Übertragungsmedium ergeben kann (SCHMALHAUSEN 1923, 1968, ROMER 1933, 1945,

1966, 1971, BERGEIJK 1966, THOMSON 1966 c, 1994, JARVIK 1980 b, STARCK 1979, HILDEBRAND 1988, FRITZSCH 1990, 1992, WALKER & LIEM 1994 u.a.). Solange sich der Lebenszyklus der Konstruktion allein im Wasser abspielt, bleibt diese konstruktive Entwicklungsoption jedoch ungenutzt. Aber auch an Land muß das betroffene Skelettelement zunächst deutlich an Größe und Gewicht abnehmen, bevor es (in Form des Stapes⁹⁷) als akustischer Verstärker nutzbar werden kann (siehe CARROLL 1980, 1988, 1993). Das genannte Kiemenspannelement (Hyandibulare) kann aber auch als Strebe im Zusammenhang mit der Stabilisierung des Schädels genutzt werden, während andere Bestandteile des Kiefer-Kiemen- und Opercularapparates als schalleitende Strukturen Verwendung finden (etwa bei rezenten Amphibien, siehe VOROBYEVA 1985, SMIRNOV 1986, VOROBYEVA & SMIRNOV 1989). Durch die Vereinfachung der Kiefermechanik können auch die kleinen Dermalelemente (Supracleithrum, Posttemporale), die den U-förmigen Schultergürtel dorsal zu einem Ring schließen und mit den posterioren Dermalelementen des Schädels in Kontakt stehen, abgebaut werden. Neben den genannten Veränderungen wirkt sich die dorsoventrale Abflachung des Schädels nach THOMSON (1994) positiv auf die Leistung der die Lunge belüftenden Bukkalpumpe aus, wodurch sich auch die Respirationleistung verbessert. Insbesondere wird es dadurch möglich, mehr CO₂ über die Lunge auszuscheiden, wodurch die Kiemen weiter entlastet werden und evolutionär an Größe abnehmen können. Außerdem gelangen die Augen durch die Abflachung des Schädels in eine dorsale Position.

Im Rumpf wirkt sich die dorsoventrale Abflachung und Verbreiterung auf den axialen Antrieb aus. Die ventral des transversalen Septums liegende Axialmuskulatur, die sich im Rumpf in einer lateralen Position befindet und im Übergang zum Schwanzbereich nach ventral abbiegt und dort die ventrale Schwanzmuskulatur bildet, gerät im Rumpfbereich durch die Abflachung in eine mehr dorsolaterale Position. Da diese Muskelgruppe im Schwanzabschnitt nicht aus der ventralen Position gelangen kann, muß zwangsläufig eine mechanische Unterbrechung des muskulären Verlaufs zwischen dem Rumpfanteil und dem Schwanzanteil auftreten. Diese Unterbrechung erfolgt auf der Höhe der Analöffnung und hängt, wie noch gezeigt werden wird, unmittelbar mit der Entwicklung des Beckengürtels zusammen, der durch die dorsoventrale Abflachung in die Nähe des Axialskelettes gelangt. Die dorsal des transversalen Septums befindliche Axialmuskulatur verläuft jedoch weiterhin ununterbrochen vom Hinterrand des Kopfes

⁹⁷ Der Begriff „Stapes“ wird hier nur funktionell verstanden. Es sollen damit keine Aussagen zu einer eventuellen Homologie innerhalb der Tetrapoden gemacht werden. Bei der großen Zahl der Skelettelemente des Schädels, die als schalleitende Strukturen genutzt werden können, sind vermutlich zahlreiche Wege denkbar, evolutiv zu einem schalleitenden Apparat zu gelangen (siehe hierzu LOMBARD & BOLT 1979, 1988).

bis in die Schwanzspitze. Insgesamt verringert sich der Antriebsbeitrag des Rumpfes durch die genannten morphologischen Veränderungen, während der Antriebsbeitrag des Schwanzabschnitts zunimmt. Durch die mechanische Abtrennung der Rumpfsseitenwandmuskulatur und die Verlagerung des Antriebs auf den Schwanzabschnitt ergibt sich die Möglichkeit, die Myoseptenverfaltung in dem nicht als Antriebsmuskulatur genutzten Abschnitt aufzulösen und zu vereinfachen. Durch diese „Entfaltung“ der Myosepten ergeben sich neue konstruktive Optionen. Zum einen können in den nun gerade verlaufenden Interseptalkanälen der auf die Bauchcoelomkammer treffenden Myosepten Rippen entstehen, zum andern können die Myotome, da sich die Myosepten bei der Muskelkontraktion nicht mehr aufrichten können, als hydraulische Druckpolster zur Stabilisierung des Rumpfes genutzt werden (zur Nutzung der Myotome als Druckpolster siehe Kapitel 5.3.2). Ein weiterer Effekt, der sich durch die dorsoventrale Abflachung und Verbreiterung des Rumpfes ergibt, ist die Erhöhung der Kippsicherheit.

Verbesserung der Lokomotion auf festem Substrat

Die genannten Umkonstruktionen des Axialantriebs, die zu einer Verbesserung der Lokomotion im Flachwasser führen, gehen mit Veränderungen am Paraxialantrieb einher. Zunächst verlieren die paarigen Flossen durch die geringe Lokomotionsaktivität der Konstruktion und die dorsoventrale Abflachung des Vorderkörpers an Bedeutung für die Steuerung und die Auftriebserzeugung. Sie können daher stärker, bezogen auf ihre Antriebsaufgaben, ökonomisiert werden. Bei dem wenig entwickelten Unterwasserflug der Ausgangskonstruktion werden die Flossen, wie im vorangegangenen Kapitel erwähnt, alternierend in einer symmetrisch diagonalen Folge auf- und abgeschlagen (siehe auch Kapitel 4.4.2). Dieser Antriebsmechanismus zeigt seine maximale Wirkung erst, wenn die Konstruktion etwas Fahrt aufgenommen hat und die Flosse durch die Umströmung des Flossenprofils ihre hydrodynamischen Eigenschaften entfalten kann. Eine schnelle Beschleunigung aus dem Stand ist daher durch die Antriebskraft flügelartiger Bewegungen nicht sehr effizient und nur über eine hohe Schlagfrequenz zu erreichen. Für einen Schnellstart und zur Erzeugung hoher Endgeschwindigkeiten wird daher, statt des genannten paraxialen Antriebs, der für diesen Zweck effektivere Axialantrieb genutzt, wie es auch bei den rezenten Sarcopterygiern *Neoceratodus* und *Latimeria* der Fall ist (Kapitel 4.31 und 4.3.4). Bei sehr geringen Lokomotionsgeschwindigkeiten kann die hypothetische Ausgangskonstruktion aufgrund ihres negativen Auftriebs nicht die Höhe halten und sinkt somit zwangsläufig zu Boden. Da in unmittelbarer Bodennähe flügelartige Flossenbewegungen aus Platzgründen nicht durchführbar sind, kann unter diesen Bedingungen der Antriebsmodus des Unterwasserfluges nicht zum Einsatz

kommen. Dies gilt in besonderem Maße für die Fortbewegung in sehr flachen Uferbereichen. Eine Möglichkeit, den Paraxialantrieb auch unter diesen Bedingungen einzusetzen, besteht, indem sich die paarigen Flossen statt am flüssigen Medium am Boden abstoßen. Durch den relativ geringen Auftrieb und die schwere Rhomboidbeschuppung sorgt die Gewichtskraft schon bei nur wenig aus dem Wasser herausragenden Körperteilen für den nötigen Andruck an das Substrat und damit für die entsprechende Bodenhaftung. Dabei werden die Flossen wie beim Unterwasserflug der Ausgangskonstruktion alternierend in einer symmetrisch diagonalen Folge bewegt, jedoch nicht auf und ab, sondern vor und zurück. Der distale Flossenabschnitt wird mit dem Substrat in Kontakt gebracht, indem der mediale Extremitätenabschnitt gegen den waagrecht stehenden proximalen Abschnitt nach ventral abgelenkt wird (siehe vorangegangenes Kapitel). Durch das Körpergewicht wird der distale Flossenabschnitt flach gegen das Substrat gepreßt, so daß dieser Abschnitt gegen den senkrecht stehenden, medialen Abschnitt abgelenkt wird. Durch das Aufsuchen entsprechender Wassertiefen und das Abstemmen vom Boden mit Hilfe ventraler Muskelgruppen und das Herausheben über die Wasseroberfläche kann der Andruck an das Substrat den Antriebsanforderungen entsprechend dosiert werden.

Sowohl für den Unterwasserflug als auch für die Lokomotion auf festem Substrat ist es günstig, wenn die Flossen einen großen craniocaudalen Aktionsradius aufweisen. Eine Verlagerung der Gelenkpfannen von der ursprünglich nach caudal weisenden Position in eine mehr caudolaterale Ausrichtung ist daher allgemein für die Effizienz des Paraxialantriebs von Vorteil. Beim Becken kann diese Verlagerung auf einfache Weise erfolgen. Im Fall des Schultergürtels sind jedoch einige zusätzliche Veränderungen erforderlich. Da der endoskeletale Schultergürtelteil den dermalen Elementen von innen aufsitzt, ist die Gelenkpfanne nicht so leicht nach außen zu bringen. Zuvor muß es zu einer am caudalen Ende beginnenden und nach cranial fortschreitenden Ausbreitung des endoskeletalen Schultergürtelteils und zu einer sukzessiven Verdrängung der dermalen Elemente gekommen sein. Diese Verschiebung der Schultergürtelanteile steht wahrscheinlich im Zusammenhang mit einer Vergrößerung der am endoskeletalen Schultergürtelteil angreifenden Muskulatur, die durch die stärkere Nutzung für Antriebszwecke eingeleitet wird (siehe unten).

Der Vortrieb wird durch die Retraktion der jeweils mit dem Substrat in Kontakt stehenden Extremitäten erzeugt. Dazu muß die entsprechende Flosse zunächst in eine möglichst nach cranial lateral weisende Position gebracht werden (was auf dem gegenwärtigen Konstruktionsniveau nur unzureichend möglich ist), wo sie dann in der oben beschriebenen Weise auf dem Boden aufgesetzt wird. Aufgrund der neuen Ausrichtung der Gelenkpfannen des Schultergürtels und des Beckens ist der

caudocraniale Aktionsradius der Extremität größer als bei der Ausgangskonstruktion, so daß effektivere Pro- und Retraktionsbewegungen ausgeführt werden können. Dabei wird der proximale Extremitätenabschnitt in der transversalen Ebene um das Schulter- bzw. Beckengelenk rotiert (Circumduction). Relativ zum Substrat rotiert der proximale Extremitätenabschnitt um den Bodenkontaktpunkt in Lokomotionsrichtung. Da der distale Flossenabschnitt, bei der Retraktionsbewegung flach aufliegend, am Substrat fixiert ist, wird der senkrecht stehende Extremitätenabschnitt zwangsläufig in seiner Längsachse verwunden (siehe Kapitel 5.3.3). Das vorliegende Extremitätenskelett läßt prinzipiell eine solche Verdrillung bis zu einem gewissen Grad zu. Dabei bestimmt dessen Aufbau, wie weit und wie leicht sich der betroffene Extremitätenabschnitt verdrillen läßt. Die Rotation erfolgt über die Vermittlung der beiden auf das proximale Skelettelement folgenden Elemente. Dabei rotiert das stabförmige anteriore Element mit den sich distal anschließenden Skeletteilen um das kurze, breite posteriore Element, das aufgrund seiner breiten scharnierartigen Gelenkung mit dem proximalen Skelettelement selbst nahezu keine Rotationsbewegung ausführen kann. Daher erfolgt die Verdrillung im posterioren Teil des Flossenskeletts durch Verschiebung der zahlreichen, auf das posteriore Element folgenden, kleineren Skelettelemente des distalen Extremitätenabschnitts. In diesem Bereich ist der Grad der Verdrillung am höchsten. Die Stabilisierung der beschriebenen Rotationsbewegung erfolgt im wesentlichen durch Muskelgruppen der tiefen Muskelschicht.

Beim Aufsetzen des distalen Extremitätenabschnitts am Ende der Protraktionsphase wird die Flossenspitze wieder so weit wie möglich in eine nach craniolateral weisende Position gebracht. Dabei steht der mediale Extremitätenabschnitt, in die gleiche Richtung weisend, schräg zum Substrat. Da der distale Flossenteil am Boden fixiert ist, muß sich der mediale Extremitätenabschnitt während der Retraktionsbewegung zwangsläufig aufrichten, um nach dem Durchschreiten der mittleren Retraktionsphase zunehmend in eine schräg nach hinten weisende Position zu kippen (siehe Kapitel 5.3.3). Dabei findet neben der erwähnten Verdrillung eine Flexion in Form einer Verbiegung des medialen Extremitätenabschnitts gegenüber dem am Boden aufliegenden distalen Flossenteil statt. Diese Verbiegung erfolgt im wesentlichen im proximalen Teil des distalen Extremitätenabschnitts durch die additive Wirkung der zahlreichen sich gegeneinander verschiebenden Skelettelemente und nur wenig durch eine Abwinkelung gegenüber den beiden Skelettelementen des medialen Abschnitts. Dieser Bereich ist in seiner Beweglichkeit limitiert, da das stabförmige anteriore Element des medialen Abschnitts (Radius bzw. Tibia) die betreffende Gelenkstelle überbrückt und dadurch die Flexion behindert. Gegen Ende der Retraktionsphase wird der distale Flossenabschnitt immer mehr gebogen und verdrillt, wobei die Flossenhinterkante, proximal beginnend, zunehmend vom Sub-

strat abhebt. Die Abrollbewegung verläuft dann schräg über die Flosse zum distalen Vorderrand, so daß die mediale Seite stärker belastet wird als die laterale (siehe hierzu auch ROMER & BYRNE 1931 u. SCHAEFFER 1941). Ein Abrollen über die Flossenspitze ist nicht möglich, da die Extremität nicht so weit verdrillt werden kann, daß sie während der Retraction in Lokomotionsrichtung weist. Außerdem würden in diesem Fall die Flossenstrahlen im Wege stehen.

Neben der Flexion des genannten Flossenbereichs führt die in der Retraktionsphase auftretende Aufrichtung und Kippung des medialen Extremitätenabschnitts aufgrund der scharnierartigen Verbindung mit dem proximalen Extremitätenabschnitt zwangsläufig auch zu einer Rotation des waagrecht gehaltenen proximalen Skelettelements um dessen Längsachse. Während dieser Rollbewegung dreht sich der Gelenkkopf des proximalen Skelettelements in der Gelenkpfanne des Schultergürtels bzw. des Beckens. Als zwingende Voraussetzung für das kreisförmige Drehen in der Gelenkpfanne muß ein entsprechend abgerundeter Gelenkkopf und ein angemessener Bandapparat angenommen werden. Durch die hohen Freiheitsgrade des Gelenks kann die Extremität bei der Lokomotion auf festem Substrat in nahezu jede Richtung ausbrechen. Die Retraction der Extremität muß daher muskulär kontrolliert und ungewollte Bewegungen müssen unterbunden werden. Da das Schulter- und Beckengelenk rundum von der Flossenmuskulatur umschlossen ist, kann dies auch geleistet werden. Der muskuläre Aufwand ist hierzu jedoch entsprechend hoch. Die Antriebskraft geht in diesem evolutionären Stadium nahezu ausschließlich von den posterioren Anteilen der kräftigen oberflächlichen Muskelschicht aus, die vom Schultergürtel bzw. Becken, mehrere Gelenke überbrückend, bis in den distalen Flossenbereich zieht und die Extremität im Schulter- bzw. Beckengelenk retrahiert. Diese Bewegung kann durch laterale Rumpfkümmungen unterstützt werden, indem sich hierdurch der Aktionsradius der Retraktionsbewegung erhöht. Die während der Retraction auftretenden Extensions- und Flexionsbewegungen der restlichen Extremitätenabschnitte liefern in dieser evolutionären Phase keine nennenswerte Antriebskraft. Sie dienen lediglich dazu, die Extremität in die richtige Position zu bringen und die während der Retraktionsphase zwangsläufig auftretenden Positionsänderungen der Extremitätenabschnitte zuzulassen und gleichzeitig zu stabilisieren. Diese Aufgabe wird überwiegend von den tiefen Muskelgruppen geleistet, die in der derzeitigen evolutionären Phase jeweils nur ein Gelenk überbrücken. Die über mehrere Gelenke verlaufende, mächtige oberflächliche Muskulatur sorgt dagegen, wie erwähnt, für die Antriebskraft.

Da der Körper auf dem bis hierhin erreichten Entwicklungsniveau während der Lokomotion auf festem Substrat zum Teil vom Wasser getragen wird und nur langsam kippt, können die vier Extremitäten prinzipiell auch in einer Folge bewegt werden, bei der instabile

Phasen auftreten, etwa wenn das Schwerpunktslot nicht innerhalb der Unterstütsungsfläche liegt oder wenn Einbein- bzw. Zweibeinkontaktphasen oder gar Flugphasen auftreten. Damit können grundsätzlich mehr als die drei für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion in Kapitel 5.3.3 rekonstruierten Gangarten praktiziert werden. Aufgrund der notwendigen Koordination mit den lateralen Körperbiegungen sind die nutzbaren Gangarten jedoch auch hier begrenzt (zu einer ausführlichen Diskussion dieser Problematik siehe PRIDMORE 1995). Sie beschränken sich auf die verschiedenen Trabgangarten (nach der Terminologie von SUKHANOV 1974 und GAMBARYAN 1974: langsames und schnelles trabähnliches Gehen sowie langsamer und schneller Trab). Da die für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion rekonstruierte Gangart des sehr langsamen diagonalen Gehens mit den lateralen Körperbiegungen nicht leicht zu koordinieren ist und deren Einsatz als stabilste Gangart nur unter voller Wirkung der Gewichtskraft Sinn macht, gehört diese vermutlich nicht zu dem Gangartrepertoire der hier diskutierten, noch voll aquatischen Konstruktion.

5.5.2 Entstehung der Tetrapodenextremität und die Differenzierung der Gürtel

Die Antriebsleistung einer einzelnen Extremität kann bei der Flachwasserlokomotion auf festem Substrat auf der Basis des erreichten Konstruktionsniveaus in vielerlei Hinsicht strukturell verbessert werden. Dazu tragen im einfachsten Fall Veränderungen bei, durch die diejenigen Faktoren beseitigt werden, die die Retraktionsbewegung in ihrer Vortriebswirkung limitieren und zu Kraftverlusten führen. Dies kann sowohl muskulär erfolgen als auch auf der Grundlage von strukturellen Veränderungen stattfinden, die die Skelettmechanik betreffen. Da das Schulter- bzw. Beckengelenk aus den oben genannten Gründen nicht weiter mechanisch eingeengt werden darf⁹⁸, können Kraftverluste bei der Bewegungsführung hier nur durch muskuläre Veränderungen gemindert werden. Beim Unterwasserflug wird die Antriebskraft von der dorsalen und ventralen oberflächlichen Flossenmuskulatur durch Auf- und Abschlagen des Flossenblatts erzeugt, wobei sowohl beim Aufschlag als auch beim Abschlag Vortrieb entsteht (kontinuierliche Antriebsform). Dagegen erfolgt der Antrieb bei der Lokomotion auf festem Untergrund allein durch die Caudalbewegung (Retraktion) der Extremität (diskontinuierliche Antriebsform). Dabei muß der Kraftvektor, der sich in eine horizontale und vertikale Kraftkompo-

nente untergliedern läßt, nach caudoventral zeigen. Während die horizontale Kraftkomponente eine ebenso horizontale Bodenreaktionskraft erzeugt, die zu Vortrieb führt, sorgt die vertikale Kraftkomponente für den nötigen Andruck ans Substrat, wodurch ein Abrutschen vom Untergrund verhindert wird. Um eine vertikale Bodenreaktionskraft zu erzeugen, darf sich der waagrecht gehaltene proximale Extremitätenabschnitt während der Retraktion nicht völlig in der horizontalen Ebene bewegen, sondern muß gleichzeitig auch im Schulter- bzw. Beckengelenk leicht adduziert werden, so daß sich dessen distales Ende relativ zum Körper auch etwas nach ventral bewegt.

Primäre Veränderungen an der Extremitätenmuskulatur

Anders als beim Unterwasserflug wird die Kraft für die dargelegte Antriebsbewegung bei der Lokomotion auf festem Substrat im wesentlichen durch die Kontraktion von Muskelanteilen erzeugt, die caudal vom Schulter- bzw. Beckengelenk ansetzen. Während beim Unterwasserflug die durch ein Septum voneinander getrennte dorsale Aufschlag- und die ventrale Abschlagnmuskulatur (dorsale und ventrale Kammern) in antagonistischer Weise zusammenarbeitet, ist es bei der Lokomotion auf festem Substrat die caudale Hälfte der dorsalen und ventralen Extremitätenmuskulatur, die antagonistisch zu der sich ebenfalls aus einem dorsalen und ventralen Anteil zusammensetzenden cranialen Hälfte agiert. Eine Effektivierung der für die Lokomotion auf festem Substrat notwendigen Retraktionsbewegung kann durch eine veränderte Gewichtung der das Schulter- bzw. Beckengelenk umspannenden Muskelgruppen erfolgen, indem sich aus den caudalen Anteilen der dorsalen Aufschlag- und ventralen Abschlagnmuskulatur eine neue funktionelle Einheit, die Retraktormuskulatur differenziert. Das gleiche gilt für die Entwicklung der cranial des Schulter- bzw. Beckengelenks ansetzenden, zu dieser antagonistisch arbeitenden Protraktormuskulatur. Durch die genannte Umgestaltung entsteht aus einem Auf-und-ab-Antagonismus ein Vor-und-zurück-Antagonismus. Es muß hierbei betont werden, daß sich nur die Gewichtung der einzelnen Bereiche der Extremitätenmuskulatur verschiebt, das Schulter- bzw. Beckengelenk muß weiterhin rundum muskulär umspannt bleiben, um funktionstüchtig zu bleiben.

Bei der Protraktion wird die Extremität von den anterioren Muskelanteilen, den Protraktoren, nach cranial gezogen. Dabei muß sie gleichzeitig von dorsalen Muskelgruppen, die einen Teil der ehemaligen Aufschlagmuskulatur darstellen, angehoben werden. Diese sich ebenfalls im Zusammenhang mit der Effektivierung der Fortbewegung auf festem Substrat als weitere funktionelle Einheit differenzierenden Muskelanteile sollen als Elevatoren bezeichnet werden. Die am Schultergürtel bzw. Becken ansetzende oberflächliche Muskulatur be-

⁹⁸ Prinzipiell können Kraftverluste während der Retraktionsbewegung auch durch eine entsprechende Gelenkform eingeschränkt werden. Diese zu rekonstruieren kann hier jedoch aufgrund der außerordentlich komplexen Mechanik solcher Gelenke (siehe MENSCHIK 1987) nicht geleistet werden.

steht nun nicht mehr aus zwei, sondern, grob betrachtet, aus drei funktionellen Hauptgruppen, die zusammen eine etwa trianguläre Angriffsfläche bilden. Dies entspricht gleichzeitig auch der Minimalausstattung, um eine Extremität in alle Raumrichtung bewegen zu können. Die erste Gruppe setzt cranioventral, die zweite caudoventral und die dritte dorsal vom Gelenk an. Wird die Extremität bewegt, sind alle genannten Muskelanteile gleichzeitig aktiv und arbeiten antagonistisch zueinander. Die Bewegungsrichtung der Extremität hängt vom Grad der Aktivität der einzelnen Muskelgruppen ab. So kann die cranioventrale Muskelgruppe sowohl als Protraktor- als auch als Adduktormuskulatur wirken, die caudodorsale Muskelgruppe als Retraktor- sowie als Adduktormuskulatur und die dorsale Muskelgruppe als Elevatormuskulatur sowie als Retraktor- bzw. Protraktormuskulatur. Es sei hier noch einmal vermerkt, daß es

sich bei den genannten Muskelgruppen überwiegend um Differenzierungen der oberflächlichen Muskellage handelt, die in dem erreichten evolutionären Stadium mehrere Gelenke überbrückt.

Während sich die Veränderungen an der Flossenmuskulatur in der Anfangsphase der Entwicklung noch positiv auf beide paraxiale Fortbewegungsmodi auswirkten, führen die zuletzt genannten muskulären Abwandlungen allein zu einer Verbesserung der Lokomotion auf festem Substrat. Die Fähigkeit zum Unterwasserflug wird dagegen hiervon negativ beeinflusst, so daß diese Lokomotionsform mit zunehmender struktureller Effektivierung der Vortrieb erzeugenden Retraktionsbewegung sukzessive an Bedeutung verliert und schließlich ganz verschwindet.

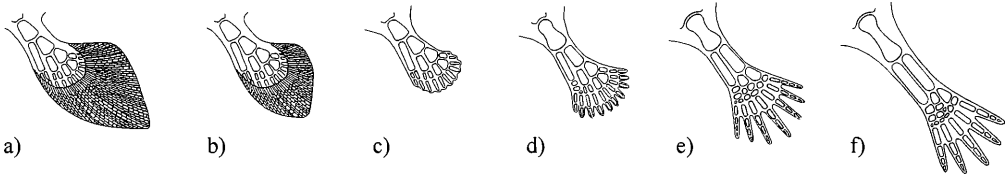


Abb. 5.38 Evolution der Tetrapodenextremität (linke Extremität von dorsal): a) Rhizodontide Ausgangsflosse. b) Verkürzung der Flossenstrahlen. c) Vollständige Reduktion der Flossenstrahlen. d) Angliederung von Skelettelementen an die distalen Endglieder. e) Frühe polydactyle Tetrapodenextremität. f) Pentadactyle Tetrapodenextremität. Erläuterungen siehe Text.

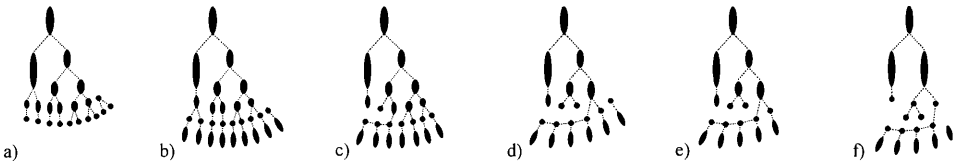


Abb. 5.39 Evolutionäre Abwandlung der Extremitätenskelettmorphogenese (linke Extremität von Dorsal): a-f) Hypothetische Zwischenstadien. Erläuterungen siehe Text.

Verlust der Flossenstrahlen und die Entstehung von fingerförmigen Verankerungsstrukturen

Neben den genannten muskulären Veränderungen im proximalen Extremitätenbereich kann die Wirkung der Retraktionsbewegung durch die Beseitigung von Kraftverlusten im medialen und distalen Extremitätenbereich verbessert werden. Einen entscheidenden Faktor stellt hierbei die Bodenhaftung dar. Da bei der Ausgangskonstruktion der mit dem Bodengrund Kontakt aufnehmen-

de Flossenbereich zusammen mit den eng beieinander stehenden Flossenstrahlen eine ununterbrochene glatte Fläche bildet und keine Verankerungsstrukturen aufweist, kann es beim Abstoßen vom Substrat leicht zum Verlust der Bodenhaftung kommen. Ein besserer Halt am Substrat läßt sich durch strukturelle Veränderungen erzielen, die dafür sorgen, daß der aufliegende Flossenteil Substratunebenheiten nachformen kann. Dies kann in einem ersten Schritt durch eine Flexibilisierung des betroffenen Flossenbereichs erfolgen. Da die distalen Endglieder des Flossenskeletts durch die Flossenstrahlen

stabilisiert und in ihrem Bewegungsspielraum eingeengt werden, wirkt sich deren Reduktion positiv auf die Flexibilität des distalen Flossenendes aus. Dieser Entwicklungsweg steht offen, da die paarigen Flossen durch die oben genannten muskulären Veränderungen ohnehin immer weniger für die schwimmende Fortbewegung genutzt werden können, so daß die Flossenstrahlen zunehmend ihre Aufgabe verlieren. Gleichzeitig stehen sie bei der Fortbewegung auf festem Substrat in vielfältiger Weise im Wege. So entsteht beim Aufsetzen durch die von den Flossenstrahlen gebildete große Fläche ein Wasserstau zwischen Flosse und Substrat, der die Kontaktaufnahme mit dem Boden behindert und die Gefahr des Abrutschens während der Vortrieb erzeugenden Retraktionsbewegung mit sich bringt (siehe auch Kapitel 5.4.1). Ist der Bodenkontakt hergestellt, wird dagegen das Abheben der Extremität nach beendeter Retraktionsphase durch die zwischen Substrat und Flosse auftretende Saugwirkung erschwert. Bei der sich daran anschließenden Protraktionsbewegung verursacht die von den Flossenstrahlen gebildete Fläche unerwünschten Widerstand gegenüber dem flüssigen Medium. Letztlich behindern die Flossenstrahlen während der Retraktionsphase die Abrollbewegung des distalen Extremitätenabschnitts.

Nachdem die Flossenstrahlen sukzessive zurückgebildet wurden und schließlich ganz verschwunden sind, kann der distale Flossenabschnitt besser mit dem Boden in Kontakt gebracht werden. Dabei ermöglicht der gewonnene Bewegungsspielraum der distalen Endglieder des Extremitätenskeletts, Substratunebenheiten besser nachformen zu können und diese als Verankerungsstellen zu nutzen. So kommt den strahlig angeordneten distalen Endgliedern des Extremitätenskeletts eine besondere Bedeutung bei der Fixierung am Substrat zu. Auf der Basis des erreichten Zustandes kann eine weitere Verbesserung der Bodenhaftung durch eine Auffingerung des distalen Extremitätenendes erfolgen. Prinzipiell sind hierzu zwei Möglichkeiten denkbar. Zum einen könnten die distalen Endglieder des Extremitätenskeletts in distaler Richtung strahlig auswachsen, und zum anderen könnte es zu einer Schlitzung zwischen den distalen Endgliedern des Extremitätenskeletts kommen. Gegen letztere Annahme sprechen verschiedene Gründe. Zunächst würde sich bei einer Schlitzung die Bodenkontakfläche nicht vergrößern, so daß sich der Grad der Substratfixierung hierdurch weniger erhöhen würde als im Fall einer Verlängerung der skelettalen Endglieder. Ein wesentlich schwerwiegenderer Punkt, der gegen Fall zwei spricht, ist jedoch, daß durch eine Schlitzung die muskuläre Verbindung zwischen den strahlig angeordneten skelettalen Endgliedern (von der bei der Ausgangskonstruktion ausgegangen werden kann) aufgehoben würde. Denn ein Verlust dieser Verbindung würde sich negativ auf die Fähigkeit des Spreizens und Anlegens der strahlig angeordneten distalen Skelettelemente auswirken. Gerade dieser Antagonismus ist jedoch für ein effektives Festhalten am Substrat unerlässlich. Da

sich die vordersten der strahlig angeordneten distalen Endglieder des Extremitätenskeletts direkt an das anteriore Medialelement (Radius/Tibia) anschließen (Abb. 5.38 a, 4.28 Ac, Bc, Cc), würde eine Schlitzung unweigerlich zu einer mechanischen Abtrennung von denjenigen Skelettelementen führen, die auf das posteriore Medialelement (Ulna/Fibula) folgen. Dies hätte zur Folge, daß auch die beiden Skelettelemente des medialen Extremitätenabschnitts (Radius/Tibia u. Ulna/Fibula) an ihren distalen Enden nicht mehr über eine zusammenhängende Struktur miteinander verbunden wären. Es ist zu vermuten, daß sich diese Veränderungen negativ auf die Antriebseffizienz der Extremität auswirken würde, da eine zusammenhängende Basis des distalen Extremitätenabschnitts als gemeinsame Verankerungsstelle sowohl für die beiden Elemente des medialen Extremitätenabschnitts als auch für die strahlig angeordneten Endglieder von großer Bedeutung bei der Kraftübertragung auf das Substrat ist. Der dargestellte Entwicklungsweg wird daher als unwahrscheinlich angesehen. Aber auch selbst wenn es tatsächlich evolutionär zu einer Schlitzung des distalen Extremitätenbereichs käme, so würde dieser Weg vermutlich nicht zu einer Tetrapodenextremität, sondern zu einer anderen Extremitätenform führen. Es wird hier als wahrscheinlicher angesehen, daß sich die Auffingerung des distalen Extremitätenbereichs durch eine Verlängerung der strahlig angeordneten distalen Endglieder des Extremitätenskeletts ergibt. Diese Verlängerung kann durch Anfügen von neuen Elementen erfolgen, die sich morphogenetisch durch eine einfache distale Abgliederung (Kapitel 5.4.1, Abb. 5.30) von den bestehenden Chondrifikationszentren der distalen Endglieder ergibt (Abb. 5.39 a → b). Aufgrund der bereits strahligen Anordnung führt das distale Auswachsen der Endglieder zu einer divergierenden Ausrichtung der neu angefügten Skelettelementreihen (Digiti), so daß ihr Abstand zueinander nach distal zunimmt. Da bei dem Extremitätenskelett der Ausgangskonstruktion zahlreiche distale Endglieder vorliegen (9-11), sind die daran angefügten Skelettelementreihen (Digiti) ebenfalls in der Vielzahl, so daß zunächst eine polydactyle Extremität entsteht (Abb. 5.38 d, 5.39 b). An der Basis liegen die ursprünglichen Endglieder (Metacarpalia/Metatarsalia) nach wie vor eng beieinander. Sie befinden sich in einer gemeinsamen Hülle und sind muskulär miteinander verbunden, so daß sie eine mechanische Einheit bilden, von der die neu angefügten Elementreihen (Digiti) ihren Ausgang nehmen. Letztere können unabhängig voneinander bewegt werden, wenn sie sich jeweils in einer eigenen Hülle⁹⁹ befinden und sie nur an ihrer Basis muskulär miteinander in Verbindung stehen. Auf dieser Grundlage ist auch ein Abspreizen und Anlegen dieser fingerförmigen Strahlen (Digiti) möglich. Durch deren Untergliederung in einzelne Elemente, die nur in Längsrichtung muskulär miteinander verbunden sind, können die Strahlen auch unabhängig

⁹⁹ Inwieweit sich in dieser Phase schon eine die Strahlen verbindende Schwimmhaut ergibt, ist zur Zeit noch unklar.

voneinander abgebogen bzw. abgeknickt werden. Die genannten Bewegungsoptionen ermöglichen ein effektives Festhalten an Substratunebenheiten. Außerdem kann durch die Fähigkeit, die fingerförmigen Strahlen aneinanderzulegen, der Widerstand gegenüber dem flüssigen Medium bei der Protraktionsbewegung verringert werden.

Differenzierung des Extremitätenskeletts

Gleichzeitig mit den bis hierhin genannten Entwicklungen finden weitere Abwandlungen der Extremität statt, die sich positiv auf die Effizienz der Retraktionsbewegung auswirken. Diese betreffen die Extremitätenhaltung sowie die Bewegungsoptionen innerhalb der Extremität. Um den distalen Flossenbereich mit dem Boden in Kontakt zu bringen, kann die Extremität der Ausgangskonstruktion zwar in sich nach ventral abgewinkelt werden, doch ist diese Bewegungsoption aufgrund der Ausdehnung und der lateralen Ausrichtung (in lateral abgespreizter Haltung) der distalen Gelenkflächen des proximalen Skelettelements entsprechend beschränkt. Der Bewegungsspielraum ist hier gemäß den Erfordernissen für die schwimmende Lokomotion auf leichte Dorsal- und Ventralflexionen ausgelegt (Abb. 5.40 a). Eine Verbesserung der Fähigkeit, die Extremität mit geringem Aufwand nach ventral abzuwinkeln, kann zunächst durch eine Erweiterung der ventralen Ausdehnung der distalen Gelenkflächen des proximalen Skelettelements (Humerus/Femur) erreicht werden. Sobald die Flosse nicht mehr für die schwimmende Lokomotion benötigt wird, kann auf die Fähigkeit, die Extremität an dieser Stelle nach dorsal abzuwinkeln zu können, verzichtet werden, wodurch sich die Möglichkeit ergibt, den Bewegungsspielraum auf den Bereich zwischen einer geraden Streckung und einer rechtwinklig nach ventral abgeknickten Haltung einzuschränken (Abb. 5.40 b). Aufgrund der dargestellten Entwicklung kann der verdrillbare Extremitätenabschnitt in eine senkrechte Position gebracht werden, wodurch der waagrecht gehaltene proximale Extremitätenabschnitt während der Retraktionsbewegung besser um den Unterstützungspunkt rotieren kann. Da hierbei der distale Extremitätenbereich am Substrat fixiert ist, ist die maximale Weite der Retraktionsbewegung (horizontaler Schrittwinkel) und damit auch die maximale Schrittweite vom Grad der Verdrillbarkeit des senkrecht stehenden Extremitätenabschnitts abhängig. Bei der Ausgangskonstruktion ist der Verdrillungsgrad durch das Verzweigungsmuster des Extremitätenskeletts, den Erfordernissen für die schwimmende Lokomotion entsprechend, auf einen vergleichsweise engen Bereich eingeschränkt. Da der mediale Flossenabschnitt während der Lokomotion auf festem Substrat nur unzureichend in eine senkrechte Position gebracht werden kann, findet die Verwindung in einer eher schräg zum Boden verlaufenden Achse statt. Dies hat zur Folge, daß die Retraktionsweite eingeschränkt ist und daß die Abrollbewegung des flach auf dem Boden

aufliegenden distalen Flossenabschnitts nicht über die Flossenspitze stattfinden kann, sondern mehr über die Flossenvorderkante erfolgen muß. Da die Rotationsachse durch die genannten Veränderungen in eine senkrechte Position gebracht werden kann, erhöht sich hierdurch nicht nur die Weite der Retraktionsbewegung, sondern auch die Fähigkeit, den mit dem Substrat in Kontakt stehenden distalen Extremitätenabschnitt stärker über die Flossenspitze abzurollen. Trotzdem kann die Flossenspitze nur beschränkt in eine nach craniolateral weisende Position gebracht werden, da auch unter den veränderten Bedingungen die Verdrillbarkeit der Extremität für diesen Zweck nach wie vor zu gering ist. Die Verdrillung findet in diesem Entwicklungsstadium immer noch überwiegend im proximalen Bereich des distalen Extremitätenabschnitts statt (siehe oben). Dieser stellt gleichzeitig die Biegezone dar, die für die Ermöglichung von Flexions- und Extensionsbewegungen zwischen dem medialen Extremitätenabschnitt und dem mit dem Substrat Kontakt aufnehmenden Extremitätenbereich zwingend erforderlich ist. Eine Erhöhung der Verdrillbarkeit wäre durch eine Flexibilisierung des betreffenden Extremitätenbereichs denkbar, doch würde dies in dieser gleichzeitig stark biegebeanspruchten Zone zu Instabilitäten führen, die den muskulären Aufwand drastisch ansteigen ließen. Die Erhöhung der Verdrillbarkeit kann daher nicht unabhängig von der Effektivierung

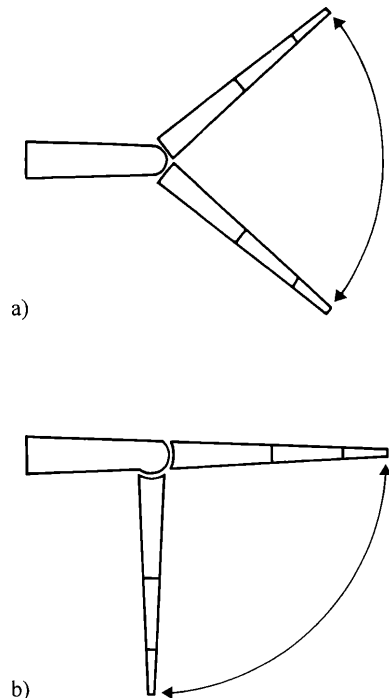


Abb. 5.40 Veränderung des Bewegungsspielraums bei der Abwinkelung der Flosse. Erläuterungen siehe Text.

der Kraftübertragung und der Verbesserung der Abrollbewegung im distalen Extremitätenabschnitt betrachtet werden.

Bei der Ausgangskonstruktion nimmt die Flossenflexibilität und die Verdrillbarkeit von proximal nach distal zu. Dieser Bewegungsspielraum, der kennzeichnend für einen Unterwasserflügel ist, erweist sich für die Fortbewegung auf festem Substrat als suboptimal, da der gesamte distale Extremitätenabschnitt aufgrund seiner hohen Flexibilität eine Schwachstelle bei der Kraftübertragung darstellt, die während der Retraktionsbewegung zu Kraftverlusten führt. Diese können vermieden werden, wenn die Flexibilität bzw. die Verdrillbarkeit durch eine Umstrukturierung der Skelettelemente auf bestimmte Bereiche der Extremität beschränkt wird. Dabei müssen die für die Lokomotion auf festem Substrat notwendigen Bewegungsoptionen der Extremität erhalten bleiben bzw. ausgebaut werden. So ist die Stabilisierung der Biegezone mit der Entstehung einer distinkten Knickzone zwischen den auf dem Substrat aufliegenden distalen Endgliedern und dem abgehobenen proximalen Teil des distalen Extremitätenabschnitts verbunden. Die Rigidisierung des proximalen Teils erfolgt, indem dessen Skelettelemente flächig in einen innigen Kontakt miteinander treten und eine sich gegenseitig verzahnende Anordnung einnehmen, so daß eine stabile mechanische Einheit entsteht (Carpus/Tarsus). Dabei müssen die Skelettelemente so angeordnet sein, daß die Biegebarkeit in der Längsachse zwar strukturell eingeschränkt wird, die Verdrillbarkeit dagegen zumindest gleich bleibt. Im Zusammenhang mit der Erhaltung der Verdrillbarkeit findet auch eine Verschmälerung des besprochenen Extremitätenbereichs statt, die mit einer Verschmälerung des posterioren Elements des medialen Abschnitts einhergeht.

Die genannte Umstrukturierung des proximalen Teils des distalen Extremitätenabschnitts erfolgt gleichzeitig mit dem schon dargestellten distalen Auswachsen der strahlig angeordneten Endglieder, nach zuvoriger Reduktion der Flossenstrahlen. Dabei findet mit zunehmender Verschmälerung des proximalen Teils des distalen Extremitätenabschnitts eine sukzessive Verringerung der Zahl der fingerförmigen Strahlen (Digiti) von ursprünglich etwa zehn auf schließlich fünf bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion statt. Durch die besagten Entwicklungen untergliedert sich der distale Extremitätenabschnitt nun zunehmend in einen flächigen strahligen Bereich aus stabförmigen Skelettelementen (Metacarpalia/Metatarsalia + Digiti) und einen kleineren nicht strahligen Bereich aus eng zusammengefügt kuboïden Elementen (Carpalia/Tarsalia). Die basalen Glieder der strahlig angeordneten Skelettelemente (Metacarpalia/Metatarsalia) bilden, wie oben bereits erwähnt, eine stabile mechanische Einheit. Diese kann während der Abrollbewegung gegenüber den sich distal anschließenden Skelettelementreihen (Digiti) entlang einer quer zur Extremitätenlängsachse verlaufenden Linie nach

dorsal abgewinkelt werden. Der distale Extremitätenabschnitt besteht also in dem erreichten Entwicklungsstadium aus drei mechanischen Einheiten, die über zwei parallel zueinander verlaufende scharnierähnliche Knickstellen miteinander verbunden sind, die im wesentlichen nur Flexions- und Extensionsbewegungen erlauben. Durch den somit gegenüber der Ausgangskonstruktion stärker enggeführten Bewegungsspielraum kann der muskuläre Stabilisierungsaufwand während der Abrollbewegung gering gehalten, und Kraftverluste können vermieden werden. Da die dargestellte Ökonomisierung der Abrollbewegung davon abhängig ist, daß die Extremitätenspitze während der gesamten Retraktionsphase in eine craniale bis cranio-laterale Richtung weist, muß gleichzeitig mit dieser Entwicklung eine sukzessive Erhöhung der Verdrillbarkeit des senkrecht stehenden Extremitätenbereichs stattfinden, die eine stärkere Pronation des distalen Extremitätenabschnitts ermöglicht, ohne zu unerwünschten Instabilitäten zu führen. Durch die bereits beschriebene Umgestaltung des proximalen Teils des distalen Extremitätenabschnitts (Carpus/Tarsus) zu einer mechanischen Einheit sind die beiden Skelettelemente des medialen Extremitätenabschnitts (Radius u. Ulna bzw. Tibia u. Fibula) distal über eine zusammenhängende Struktur miteinander verbunden. Dadurch wird unter Belastung der Extremität das distale Auseinanderweichen der beiden Medialelemente verhindert. Da das anteriore Element des medialen Extremitätenabschnitts (Radius/Tibia) länger ist als das posteriore (Ulna/Fibula), kann der proximale Teil des distalen Extremitätenabschnitts (Carpus/Tarsus) nur geringfügig gegenüber dem medialen Abschnitt abgewinkelt werden. Die beiden genannten Extremitätenbereiche sind damit mechanisch miteinander gekoppelt und bilden, in eine senkrechte Stellung gebracht, eine stabile Stütze während des Stands bzw. der Antriebsbewegung. Dabei erfolgt die Kraftübertragung auf das Substrat stärker über die aufgrund des langen anterioren Medialelements (Radius/Tibia) stabilere Vorderkante. Die Skelettelemente der beiden miteinander gekoppelten Einheiten sind so angeordnet, daß sie im wesentlichen nur eine Verdrillung zulassen. Eine Erhöhung der Verdrillbarkeit, durch die der mit dem Boden in Kontakt stehende Extremitätenbereich stärker proniert werden kann und eine weitere Retraktionsbewegung möglich wird, ist, wie die rezenten Tetrapoden zeigen (siehe Kapitel 5.3.3), prinzipiell auf verschiedene Weisen strukturell möglich. Hier soll jedoch vorwiegend der Weg verfolgt werden, der zu den bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion vorliegenden Verhältnissen führt. Aber selbst unter dieser Einschränkung müssen immer noch zwei Wege rekonstruiert werden, da sich die strukturelle Verbesserung der Verwindungsfähigkeit bei den beiden Extremitätenpaaren durch die gegensätzliche Ausrichtung des Ellbogen- und Kniegelenks unterschiedlich darstellt. Entscheidend ist hierbei, daß die Vorderextremität bei einer Tetrapoden-Konstruktion mit lateraler Beinstellung während der schlängelnd schreitenden Fortbewegung stärker verwunden werden muß

als die Hinterextremität. Bevor also der Frage nachgegangen werden kann, wie die Verdrillbarkeit, ausgehend von dem im Ablaufmodell erreichten Konstruktionsniveau, in den beiden Fällen strukturell erhöht wird, muß zunächst geklärt werden, wie es evolutionär zu der unterschiedlichen Ausrichtung des Knie- und Ellbogengelenks kommen kann.

Eine mögliche Begründung für die gegensätzliche Ausrichtung des Knie- und Ellbogengelenks, die schon in Kapitel 5.3.3 genannt wurde, besteht in der unterschiedlichen Lage der beiden Extremitätenpaare zum Körperschwerpunkt und der dadurch resultierenden Aufgabenteilung während der Fortbewegung (genauerer siehe Kapitel 5.3.3). Da dieser Aspekt erst bei Geschwindigkeiten ins Gewicht fällt, die von der Ausgangskonstruktion gar nicht erreicht werden können, ist es fraglich, ob damit die Entstehung der unterschiedlichen Ausrichtung des Knie- und Ellbogengelenks erklärt werden kann. Eine andere mögliche Begründung steht im Zusammenhang mit der Stabilität. Eine Tetrapoden-Konstruktion, die mit vom Boden abgehobenem Körper auf ihren seitlich abgespreizten und nach unten abgewinkelten Extremitäten steht, muß verhindern, daß sie in der horizontalen Ebene über die Knie- und Ellbogengelenke absichert. Hierbei erweist sich eine gegensätzliche Ausrichtung der Knie- und Ellbogengelenke als günstig, da die Extensions- bzw. Flexionsbewegungen der vier Gelenke in dieser Konstellation in antagonistischer Weise gegeneinander arbeiten können und so ein Kräftegleichgewicht herstellbar ist (Abb. 5.41 b). Bei einer gleichen Ausrichtung der Gelenke wäre dies nicht der Fall (Abb. 5.41 c). Grundsätzlich kann die gegensätzliche Ausrichtung des Knie- und Ellbogengelenks auf zwei verschiedene Weisen erreicht werden, zum einen indem das Kniegelenk nach cranial und das Ellbogengelenk nach caudal zeigt (Abb. 5.41 d), wie es bei allen Tetrapoden der Fall ist, und zum anderen indem statt dessen das Kniegelenk nach caudal und das Ellbogengelenk nach cranial weist (Abb. 5.41 e). Mechanisch entspricht letzteres der Anordnung, die sich bei Arthropoden beim vordersten und hintersten Beinpaar findet. Offenbar lassen sich beide Möglichkeiten evolutionär realisieren. Es stellt sich jedoch die Frage, warum bei den Tetrapoden der erste Fall zur Verwirklichung kam und nicht der zweite, der technisch betrachtet als der naheliegendere erscheint, denn bei letzterem weisen die proximalen Abschnitte der Vorder- und Hinterextremität vom Körperschwerpunkt weg, so daß sich kurze Lastarme um die Gelenke ergeben (Abb. 5.41 e). Bei der Tetrapodenbeinstellung liegen dagegen durch die aufeinander zuweisenden proximalen Abschnitte der Vorder- und Hinterextremität längere Lastarme um die Gelenke vor (Abb. 5.41 d). Betrachtet man jedes Beinpaar für sich aus einer anterioren Position, weisen die proximalen Abschnitte der rechten und linken Extremität auch im Fall der Tetrapodenbeinstellung in der erwarteten Weise vom Schwerpunkt weg (Abb. 5.41 a). Es ist daher zu vermuten, daß bei den Tetrapoden der Weg zu

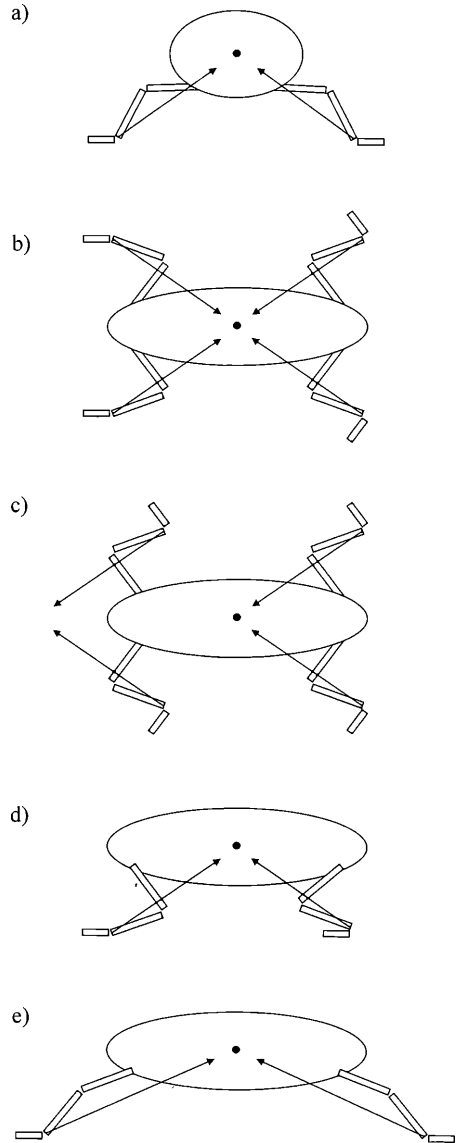


Abb. 5.41 Unterschiedliche Möglichkeiten der Ausrichtung der Knie- und Ellbogengelenke einer idealisierten Tetrapoden-Konstruktion: von anterior (a), von dorsal (b, c) und von lateral (d, e) (b-e: craniale Seite weist jeweils nach links). Erläuterungen siehe Text.

einer anderen Knie- und Ellbogenausrichtung evolutionär gar nicht offenstand. Betrachtet man die Ausgangskonstruktion, so weisen deren Schulter- und Beckengelenke nach caudal. Ausgehend von dieser Situation, kann eine gegensätzliche Ausrichtung der beiden Extremitätenpaare erreicht werden, indem entweder die Gelenkpfannen des Beckens oder die des Schultergürtels ihre Ausrichtung verändern. Letzteres ist jedoch nicht so

leicht realisierbar, da der die Gelenkpfanne tragende endoskeletale Schultergürtelteil (Scapulocoracoid) bei der Ausgangskonstruktion dem dermalen Schultergürtel von innen aufsitzt¹⁰⁰ und, wie schon erwähnt, nur nach zuvoriger Umkonstruktion des Schultergürtels aus seiner Position gebracht werden kann. Um die Vorderextremität in eine der Hinterextremität entgegengesetzte Position zu bringen, müßte die Schultergelenkpfanne zumindest nach lateral, besser sogar noch nach craniolateral zeigen. Hierzu wären noch größere Umbauten am Schultergürtel notwendig, wie sie für die zu Anfang dargestellte Ausrichtungsänderung in eine nach caudolateral weisende Position erforderlich sind. Im Gegensatz hierzu steht einer Ausrichtungsänderung der Beckengelenkpfanne strukturell nichts entgegen. Da also die Vorderextremität nicht unmittelbar in eine der Hinterextremität entgegengesetzte Richtung gebracht werden kann, bleibt zur Verwirklichung einer entgegengesetzten Ausrichtung der beiden Beinpaare nur die andere Möglichkeit, nämlich die Ausrichtung der Hinterextremität zu verändern. Dadurch kommt es zwangsläufig zu einer aufeinander zuweisenden Stellung der beiden Beinpaare, wie sie bei Tetrapoden auftritt.

Die evolutionäre Entwicklung der für Tetrapoden typischen Ausrichtung des Knie- und Ellbogengelenks stellt sich danach wie folgt dar: Bei der Ausgangskonstruktion werden die ursprünglich nach caudal weisenden Schulter- und Beckengelenkpfannen zunächst im Rahmen der Verbesserung der Retraktionsweite sukzessive in eine nach caudolateral weisende Position gebracht. Während im Fall der Schultergelenkpfanne eine weitere Verlagerung strukturell eingeschränkt ist, kann die Beckengelenkpfanne ungehindert ihre Ausrichtungsänderung fortsetzen und die Hinterextremität zunehmend in eine der Vorderextremität entgegengesetzte Richtung gebracht werden. Im Stand und in der Ruhestellung weist dann der proximale Extremitätenabschnitt der Vorderextremität nach caudolateral und der der Hinterextremität nach craniolateral. Dadurch unterscheidet sich der Aktionsbereich des proximalen Extremitätenabschnitts der Vorderextremität von dem der Hinterextremität. Während dieser sukzessiven Verlagerung der Extremitätenausrichtung finden die bereits dargestellten Umkonstruktionen am Extremitätenskelett statt.

Da die Vorderextremität durch die caudolaterale Ausrichtung ihres proximalen Abschnitts, wie erwähnt, bei der Lokomotion stärker verwunden werden muß als die Hinterextremität, sind hier zur Verbesserung der Verwindungsfähigkeit auch größere strukturelle Umwandlungen gegenüber der Ausgangskonstruktion notwendig. Da sich die Verdrillbarkeit im Fall der Hinterextremität nur wenig erhöhen muß, reicht es hier aus, wenn sich die Anordnung der Skelettelemente des pro-

ximalen Teils des distalen Extremitätenabschnitts in der bereits dargestellten Weise verändert. Bei der Vorderextremität sind dagegen noch weitere Umbauten des Extremitätenskeletts notwendig, damit der proximale Extremitätenabschnitt in der Ruhestellung nach caudolateral und der mit dem Boden in Kontakt stehende Extremitätenbereich nach craniolateral weisen kann. In dieser Extremitätenhaltung stehen die Gelenkachsen des distalen Extremitätenabschnitts (digitometacarpale u. carpo-metacarpale Gelenkachse) gegenüber der zwischen dem proximalen und distalen Extremitätenabschnitt befindlichen Gelenkachse (Gelenkachse des Ellbogengelenks) in einem Winkel von 90° zueinander. Bei der Ausgangskonstruktion dagegen liegen die entsprechenden Gelenkachsen der Extremität in der Ruhestellung alle in der gleichen Ebene und sind etwa gleich ausgerichtet. Eine Verwindung in der Längsachse muß daher aktiv unter Muskelaufwand durch die Bewegung und Verschiebung von Skelettelementen erzwingen werden, und sogar die Aufrechterhaltung der Verdrillung ist aufgrund der Rückstellkraft des verdrillten Extremitätenbereichs nur mit muskulärem Aufwand möglich. Damit die Extremität ohne Zwang in der oben beschriebenen Pronationshaltung verbleibt, so daß diese Position in der Ruhestellung eingenommen wird, müssen entsprechende Abwandlungen des Extremitätenskeletts erfolgen. Diese betreffen vor allem die beiden Skelettelemente des medialen Extremitätenabschnitts (Radius u. Ulna). In diesem Zusammenhang steht die sukzessive Verlagerung der posterioren Gelenkfläche des distalen Endes des proximalen Skelettelements (Capitulum humeri) auf die Ventralseite, wodurch die beiden Elemente des medialen Extremitätenabschnitts bezogen auf deren proximale Gelenkachse nicht mehr nebeneinander, sondern eher hintereinander stehen (Abb. 5.42). Diese Situation findet sich in deutlicher Ausprägung schon bei den ältesten Tetrapoden etwa bei *Ichthyostega* (Abb. 5.9 a) und vielen permokarbonischen Formen wie *Eryops* (Abb. 5.43) und *Trematops*. Bei der Ausgangskonstruktion steht das posteriore Element des medialen Extremitätenabschnitts (Ulna) an seinem proximalen Ende in breiter scharnierartiger Verbindung mit dem proximalen Skelettelement (Humerus), so daß eine Rotationsbewegung um die Längsachse nahezu ausgeschlossen ist (Abb. 5.42 a). Damit die Gelenkachse des distalen Endes gegenüber der des proximalen Endes in der Ruheposition eine um 90° versetzte Ausrichtung einnimmt, muß das posteriore Skelettelement (Ulna) eine Formveränderung vollziehen, die einer Torsion der Längsachse gleichkommt (Abb. 5.42 b). Die genannten strukturellen Umwandlungen erlauben es, daß der senkrecht stehende Teil der Vorderextremität in der Ruhestellung nicht unter Spannung steht.

Durch die Verlagerung des anterioren Skelettelements (Radius) und die somit unterschiedlich ausgerichteten proximalen Gelenkflächen kommt es zu einer stärkeren Aufgabenteilung zwischen den beiden Elementen des medialen Extremitätenabschnitts. So liegt

¹⁰⁰ Diese Ausrichtung läßt sich aus dem in Kapitel 3.3.5 dargestellten Flossenevolutionsmodell ableiten.

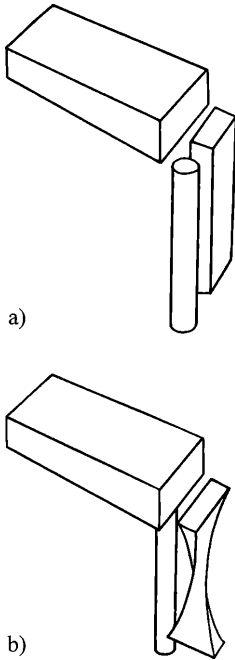


Abb. 5.42 Evolutionäre Verlagerung des Radius und Torsion der Ulna bei der Tetrapodenextremität (linke Vorderextremität von anterolateral). Erläuterungen siehe Text.

das distale Ende des proximalen Skelettelements (Humerus) im flektierten Zustand auf dem als Stütze fungierenden, senkrecht stehenden anterioren Element (Radius) wie ein Balken auf einer Säule (Abb. 5.42 b). Während also das anteriore Element (Radius) noch stärker als zuvor die Last des Körpers trägt, erfolgt die Führung der Extensions- und Flexionsbewegung allein über das proximale Gelenk des posterioren Elements (Articulatio humeroulnaris). Die Freiheitsgrade des Gelenks sind dementsprechend gegenüber der Ausgangskonstruktion weiter eingeeengt, indem die Gelenkflächen des proximalen Elements (Trochlea humeri) und des posterioren Elements (Fovea articularis trochlealis ulnae) nun halbmondförmig ineinandergreifen. Außerdem kann dieses Gelenk (Articulatio humeroulnaris) durch die Verlagerung des anterioren Skelettelements (Radius) in die Mitte des distalen Endes des proximalen Skelettelements (Humerus) wandern, was im Zusammenhang mit der Differenzierung der Extremitätenmuskulatur noch von Bedeutung sein wird (siehe unten). Da das posteriore Element des medialen Extremitätenabschnitts auch weiterhin nicht um seine Längsachse rotieren kann, muß die Erhöhung der Rotationsfähigkeit in anderen Teilen der Extremität erfolgen. Hierzu sind auf der Basis des erreichten Entwicklungsstadiums verschiedene Möglichkeiten denkbar. Diejenige, die mit den geringsten

Abwandlungen verbunden ist und die zu den bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion vorliegenden Verhältnissen führt, besteht in der Verbesserung der Rotationsfähigkeit des anterioren Elements (Radius), durch die Umgestaltung von dessen proximalem Gelenk (Articulatio humeroradialis) zu einem kreisförmigen Rotationsgelenk. Dadurch kann das distale Ende des anterioren Skelettelements (Radius) leichter um das posteriore Element (Ulna) herumgeführt werden, ohne dabei Stabilität einzubüßen. Da die distalen Enden der beiden Skelettelemente des medialen Extremitätenabschnitts (Radius u. Ulna) scharnierähnlich mit den sich distal anschließenden Elementen (Carpalia) verbunden sind und dadurch an diesen Stellen keine Rotation stattfinden kann, muß die Rotationsbewegung in diesem Bereich weiterhin durch die Verwindung des proximalen Teils des distalen Extremitätenabschnitts (Carpus) erfolgen. Dieser Zustand entspricht den bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion vorliegenden Verhältnissen.

Eine weitere Möglichkeit, die Rotationsfähigkeit zu verbessern, kann sich aus der eben dargestellten ergeben, indem sich das distale Gelenk des posterioren Skelettelements ebenfalls zu einem Rotationsgelenk umwandelt. Hierzu muß sich das distale Ende des posterioren Skelettelements (Ulna) stark verschmälern. Diese Verschmälerung steht im Zusammenhang mit der Verbreiterung des distalen Endes des anterioren Skelettelements (Radius), die sich im Rahmen der Verbesserung der Kraftübertragung auf den distalen Extremitätenabschnitt ergibt. Bevor jedoch eine Rotationsbewegung zwischen dem distalen Ende des posterioren Skelettelements (Ulna) und bestimmten proximalen Skelettelementen des distalen Extremitätenabschnitts erfolgen kann, muß sich das posteriore Skelettelement (Ulna) so weit verlängern, daß sein distales Ende mit dem des an-

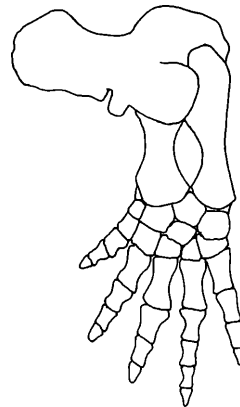


Abb. 5.43 Linke Vorderextremität von *Eryops*. (Umgezeichnet nach JARVIK 1996).

terieren Elements (Radius) auf eine Höhe gerät. Ausgehend von dieser Situation kann sich das distale Gelenk des posterioren Skelettelements zu einem Rotationsgelenk umwandeln. Eine andere Möglichkeit, die Rotationsfähigkeit ohne Stabilitätsverlust zu erhöhen, besteht in der Umwandlung beider distaler Gelenke des medialen Extremitätenabschnitts, bei gleichzeitiger Einengung der Freiheitsgrade des proximalen Gelenks des anterioren Skelettelements (Radius), auf Extensions- und Flexionsbewegungen. Dieser Fall entspricht etwa den Verhältnissen, die nach den Ergebnissen von LANDSMEEER (1981, 1983) für Warane zutreffen. Prinzipiell bestünde auch die Möglichkeit, daß die Rotation allein durch die Verdrillung des proximalen Teils des distalen Extremitätenabschnitts, ohne die Beteiligung der beiden Skelettelemente des medialen Abschnitts erfolgt. Unter diesen Umständen könnte die Rotationsfähigkeit des anterioren Elements (Radius) aufgegeben und die beiden Elemente des medialen Extremitätenabschnitts mechanisch auf Extensions- und Flexionsbewegungen gleichgeschaltet werden. Der genannte Fall scheint jedoch bei keinem der mir bekannten Tetrapoden mit lateral abgespreizter Beinsetzung vorzuliegen. Es kann allerdings nicht ausgeschlossen werden, daß bei der Vorderextremität von *Ichthyostega* ein solcher Fall realisiert war. Bei diesem sind die beiden Skelettelemente des medialen Extremitätenabschnitts (Radius u. Ulna) nicht rotationsfähig (siehe Kapitel 5.2.1). Da der distale Extremitätenabschnitt bei den bislang bekannten Exemplaren nicht überliefert ist, kann jedoch nicht entschieden werden, inwieweit dieser verdrillbar war.

Die genannten Veränderungen an der Vorderextremität treten bei der Hinterextremität nicht auf. Da der proximale Extremitätenabschnitt in der Ruhestellung nach cranio-lateral weist, ist der senkrecht stehende Extremitätenbereich in dieser Position nicht in sich verwunden. Daher würde hier weder eine Verlagerung der beiden Skelettelemente des medialen Extremitätenbereichs (Tibia u. Fibula) noch eine Umorientierung der Gelenkachsen durch Torsion des posterioren Skelettelements (Fibula) mechanisch einen Sinn machen. Außerdem kann die Verwindung während der Retraktionsphase weiterhin überwiegend im proximalen Teil des distalen Extremitätenabschnitts stattfinden. So führen die proximalen Gelenke beider Skelettelemente des medialen Extremitätenabschnitts (Articulatio femorotibialis u. Articulatio femorofibularis) im wesentlichen Flexions- und Extensionsbewegungen und nur in geringem Maße Rotationsbewegungen aus. Eine Aufgabenteilung zwischen den beiden Skelettelementen des medialen Extremitätenabschnitts (Tibia u. Fibula), wie sie bei der Entwicklung der Vorderextremität der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion entsteht (das anteriore Element stützt und rotiert, und das posteriore Element führt die Extensions- und Flexionsbewegung), kann sich somit bei der Hinterextremität in dieser Weise nicht entwickeln. Trotzdem wird auch hier das anteriore Element stärker belastet als das posteriore (siehe oben). Entspre-

chend der Belastung muß das bei der Ausgangskonstruktion schmale anteriore Skelettelement massiver werden, während sich das zu Anfang breite posteriore Element verschmälern kann. In diesem Zusammenhang nimmt auch die Größe des proximalen und distalen Gelenks des anterioren Elements zu, während die entsprechenden Gelenke des posterioren Elements kleiner werden. Auf diese Weise kommt es zunächst zu einer Angleichung der Größe der beiden Skelettelemente des medialen Extremitätenabschnitts. Durch die sukzessive Verbreiterung der Gelenkflächen des anterioren Skelettelements verringert sich dessen Rotationsfähigkeit kontinuierlich, während die des posterioren Elements durch die Verschmälerung entsprechend zunimmt. So bleibt die Gesamtrrotationsfähigkeit des medialen Extremitätenabschnitts während der beschriebenen Entwicklung etwa gleich. Somit liegt der Zustand der Extremität der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion vor. Es zeigt sich also, daß die Entstehung der Hinterbeine mit geringeren Abwandlungen gegenüber der Ausgangskonstruktion verbunden ist als die der Vorderbeine. Dies wird auch noch bei der Differenzierung der Extremitätenmuskulatur deutlich werden (siehe unten).

Auf der Grundlage des mit der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion erreichten Entwicklungsstadiums kann eine Ökonomisierung der Rotationsbewegung des senkrecht stehenden Extremitätenbereichs auf verschiedene Weisen stattfinden. Eine Möglichkeit besteht in der Verbesserung der Rotationsfähigkeit des posterioren Skelettelements des medialen Extremitätenabschnitts (Fibula), indem sich dessen proximales Gelenk (Articulatio femorofibularis) durch die zunehmende Ausbreitung des entsprechenden Gelenks des anterioren Elements (Articulatio femorotibialis) sukzessive verschmälert. Dabei steht die Ausbreitung von letzterem im Zusammenhang mit einer Effektivierung der Kraftübertragung. Durch die dargestellte Entwicklung kann das distale Ende des posterioren Skelettelements (Fibula) leichter um das anteriore Element (Tibia) herumgeführt werden. Schließlich besteht auch die Möglichkeit, daß, diesen Trend weiter verfolgend, das proximale Ende des posterioren Skelettelements so weit von dem des anterioren Elements verdrängt wird, daß es nicht mehr mit dem proximalen Skelettelement (Femur) in Verbindung steht und einzig das anteriore Element (Tibia) den Kontakt zum proximalen Element (Femur) herstellt. Am distalen Ende bleibt die Verbindung des posterioren Skelettelements zu den darauffolgenden Elementen wegen der Führung und Stabilisierung der Rotationsbewegung jedoch bestehen. Eine andere Möglichkeit die Rotation im senkrecht stehenden Extremitätenbereich, ausgehend von den Bedingungen der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion, zu ökonomisieren, besteht in einer mechanischen Gleichschaltung der beiden Elemente des medialen Extremitätenabschnitts und der gleichzeitigen Entwicklung eines schraubigen Gelenks innerhalb des proximalen Teils des distalen Extremitätenabschnitts, das sowohl Extensions- und Flexionsbewegungen als

auch Pro- und Supinationsbewegungen des distalen Extremitätenabschnitts zuläßt. Diese Situation liegt etwa bei lacertilen Reptilien vor (siehe Kapitel 5.3.3). Es sind auch noch weitere Möglichkeiten denkbar, doch sollen diese hier nicht weiter ausgeführt werden, da dies über das Ziel der Arbeit hinausreichen würde. Welcher der verschiedenen Wege evolutionär eingeschlagen wird, hängt schließlich von den restlichen Bedingungen der jeweiligen Konstruktion und deren Bionomie ab. Sie bestimmen, bezogen auf welche Lokomotionsleistung eine Ökonomisierung der Rotationsfähigkeit sinnvoll ist.

Zusammenfassend stellt sich die unterschiedliche Entwicklung der beiden Extremitätenpaare bis zum Zustand der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion wie folgt dar: In beiden Fällen wird das anteriore Skelettelement des medialen Extremitätenabschnitts stärker belastet als das posteriore, so daß ersteres an Massivität zunehmen muß. Im Gegensatz zur Hinterextremität kommt es bei der Vorderextremität aus den bereits genannten Gründen zu einer Verlagerung der beiden Elemente des medialen Extremitätenabschnitts, wodurch sich eine Aufgabenteilung ergibt, bei der das anteriore Element (Radius) überwiegend die Last trägt und die Rotationsbewegung um die Längsachse unterstützt, während das proximale Gelenk des posterioren Elements (Articulatio humeroulnaris) die Extensions- und Flexionsbewegung führt. Da bei der Hinterextremität keine Notwendigkeit zu einer solchen Verlagerung des anterioren Elements besteht und dessen Rotationsfähigkeit für die Lokomotion nicht von Bedeutung ist, kann sich dieses entsprechend seiner Belastung verbreitern und zunehmend zum Hauptgelenk werden, so daß es nicht nur in stärkerem Maße als das posteriore Element die Last des Körpers trägt, sondern auch überwiegend für die Führung des Flexions- und Extensionsbewegungen während der Lokomotion verantwortlich ist. So ergibt sich durch den dargestellten Entwicklungsverlauf, daß bei der Hinterextremität das proximale Gelenk des anterioren Elements (Articulatio femorotibialis) zu einem scharnierähnlichen Gelenk wird, während bei der Vorderextremität das proximale Gelenk des posterioren Elements (Ulna) diese Aufgabe erfüllt.

Die bis hierhin beschriebene Umstrukturierung des Extremitätenskeletts, die sich ausgehend von der Flosse der Ausgangskonstruktion bis zur Entstehung der Extremität der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion vollzieht, ist nur möglich, wenn die notwendigen Zwischenstadien auch jeweils morphogenetisch erstellbar sind. Dabei stellt die von Generation zu Generation erfolgende sukzessive Abwandlung des Extremitätenmorphogeneseprozesses die Voraussetzung für die evolutionäre Umstrukturierung des Extremitätenskeletts der Adultstadien dar. Den Verlauf der evolutionären Abwandlung dieser Morphogeneseprozesse ihrerseits zu rekonstruieren ist nicht ganz einfach, da hierfür zu wenig Anhaltspunkte vorliegen, insbesondere weil es keine entsprechenden fossilen Überlieferungen gibt. Auch

wenn man von den in Kapitel 5.4.1 und 5.4.2 diskutierten Extremitätenmorphogenesemechanismen rezenter Fische und Tetrapoden ausgeht, bleibt bei der Rekonstruktion des evolutionären Ablaufs aufgrund der bislang noch unzureichend verstandenen Zusammenhänge immer noch ein großer Spielraum an Möglichkeiten, durch die sich die evolutionären Entwicklungsoptionen des jeweiligen Extremitätenmorphogeneseprozesses schwer einengen lassen. Die in Abb. 5.39 a-e dargestellten Skelettbildungsmuster der postulierten Zwischenstadien, die sich im Verlauf der evolutionären Entwicklung der Extremitätenmorphogenese von der Ausgangskonstruktion bis zur hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion ergeben, haben daher, obwohl sie nicht im Widerspruch zu den von rezenten Fischen und Tetrapoden bekannten Morphogenesemechanismen stehen, zwangsläufig einen sehr hypothetischen Charakter. Der hier rekonstruierte Ablauf soll daher nur eine von mehreren denkbaren Möglichkeiten aufzeigen, wie es von einem fischartigen Skelettbildungsmuster über sukzessive Abwandlungen des Morphogeneseprozesses zu dem bei rezenten Tetrapoden auftretenden Modus kommen kann. Obwohl hier der Spielraum bei der Rekonstruktion von Zwischenstadien, wie erwähnt, recht groß ist, sind diese jedoch, da bei ihnen die Kenntnisse der bisher bekannten Extremitätenmorphogenesemechanismen und die Nutzungsbedingungen der jeweiligen Adultkonstruktion integriert sind, keinesfalls beliebig. Es sei hierbei noch erwähnt, daß bei den in Abb. 5.39 gezeigten Stadien das Bildungsmuster von Chondrifikationszentren darstellt ist und daß damit keine Identifizierung und Homologisierung von Skelettelementen im phylogenetischen Sinne verbunden sein soll (Zur Kritik an der Homologisierung von Skelettelementen anhand der Extremitätenmorphogenese rezenter Organismen siehe Kapitel 5.4.2).

Differenzierung der Extremitätenmuskulatur

Gleichzeitig mit den bis hierhin dargestellten Entwicklungen am Extremitätenskelett finden Differenzierungen der Extremitätenmuskulatur statt, die die Lokomotion auf festem Substrat effektiveren. Auch hierbei ergeben sich bei der Vorder- und Hinterextremität andere Entwicklungsmöglichkeiten, da durch die unterschiedliche Position zum Körperschwerpunkt und die verschieden gestalteten Muskelansatzstellen ungleiche Voraussetzungen vorliegen. Da die Vorderextremität am anterioren und die Hinterextremität am posterioren Ende des Rumpfes inseriert, sind der Ausbreitung der Muskulatur unterschiedliche Grenzen gesetzt. Im Fall der Vorderextremitäten kann sich die Retraktormuskulatur nach caudal und die Adduktormuskulatur nach ventral auf den eine ausreichende Ansatzfläche bietenden Rumpf ausbreiten, wobei gleichzeitig die Ansatzstellen am Extremitätenskelett von einer distalen Lage in eine schultergelenknahe Position verlagert werden. Dadurch geraten die genannten Muskelgruppen von einer ursprünglich

extremitätenparallel verlaufenden Ausrichtung in eine körperparallele Position.

Bei den Hinterextremitäten hingegen müßte die Muskulatur auf den Schwanzabschnitt übergreifen, um sich weiter nach caudal ausdehnen zu können. Dies würde jedoch zu einem Konflikt mit der axialen Antriebsmuskulatur führen. Es sei hier vorweggenommen, daß eine caudale Ausbreitung bestimmter Anteile der Retraktormuskulatur erst dann möglich ist, wenn das Beckengelenk auf die Höhe des transversalen Septums gerät und sich die Muskulatur entlang dieser Struktur zwischen die dorsalen und ventralen Kammern der Schwanzmuskulatur schieben kann (*M. caudofemoralis*), wodurch der genannte funktionelle Konflikt ausbleibt. Diese Möglichkeit besteht jedoch auf der Basis des bis hierhin behandelten Entwicklungsstadiums nicht, da sich das Becken noch in einer ventralen Position befindet. Aufgrund der eng beieinander liegenden Beckengelenke ist auch die Ausdehnung der ventral von diesen ansetzenden und adduktorisch wirkenden Muskelgruppen beschränkt. Durch die genannten Umstände können im Fall der Hinterextremitäten sowohl die Retraktoren als auch die Adduktoren nur relativ gelenknah am Körper angreifen, so daß die Muskelstränge, wie bei der Flosse der Vorkonstruktion, weiterhin parallel zur Extremitätenlängsachse verlaufen müssen. Eine Verlagerung ihrer am Extremitätenskelett befindlichen Insertionsstellen von einer distalen Position in Beckengelenknähe hätte somit zwangsläufig eine Verkürzung der betroffenen Muskelgruppen zur Folge und wäre daher nicht sinnvoll. Betrachtet man nun die Möglichkeit einer cranialen Ausbreitung der Protraktoren der Hinterextremität, so bietet der Rumpf hierfür zwar ausreichend Raum, doch würden auch in diesem Fall vermutlich Konflikte mit der Axialmuskulatur auftreten, da die laterale Beweglichkeit im

posterioren Rumpfbereich nicht eingeschränkt werden darf. Da für die Protraktionsbewegung nur wenig Kraft benötigt wird, ist eine Ausbreitung der Protraktoren auf den Rumpf auch nicht unbedingt nötig. Im Fall der Vorderextremität ist die craniale Ausbreitung der Extremitätenmuskulatur zunächst durch den dermalen Schultergürtel beschränkt. Wird dieser jedoch zunehmend reduziert und in den Körper eingesenkt, während sich der endoskeletale Schultergürtel ausdehnt, kann sich die Extremitätenmuskulatur weiter nach cranial ausbreiten und vice versa. Aber auch diese Ausbreitungsmöglichkeit ist schließlich begrenzt, da die Muskulatur nicht auf den Kiemenbereich übergreifen kann. Trotz dieser limitierten Ausbreitungsmöglichkeit setzen die Protraktoren der Vorderextremität bei allen rezenten Tetrapoden gelenknah am proximalen Skelettelement an und inserieren gelenkfern am Schultergürtel, so daß die Muskelstränge, im Gegensatz zur Ausgangskonstruktion, nicht parallel zur Extremitätenlängsachse, sondern wie die Protraktoren und Adduktoren parallel zur Körperoberfläche verlaufen. Diese Veränderung der Ausrichtung der Vorderextremitätenmuskulatur muß sich prinzipiell aus dem Ablaufmodell ableiten lassen.

Bis hierhin konnte nur gezeigt werden, daß im Fall der Vorderextremität unter den vorliegenden Bedingungen die Möglichkeit zu einer Ausbreitung der Extremitätenmuskulatur auf den Körper grundsätzlich besteht, während dies bei der Hinterextremität nicht der Fall ist. Was jedoch offen geblieben ist, ist die Frage, welchen Nutzen es für die Konstruktion bringt, wenn sich die Extremitätenmuskulatur auf den Körper ausbreitet und dabei ihre Ausrichtung wechselt. Auf die Antriebskraft wirkt sich der veränderte Verlauf zunächst nicht aus, solange die Muskellänge und die Muskelmasse gleich bleibt und sich die Hebelverhältnisse einfach nur in re-

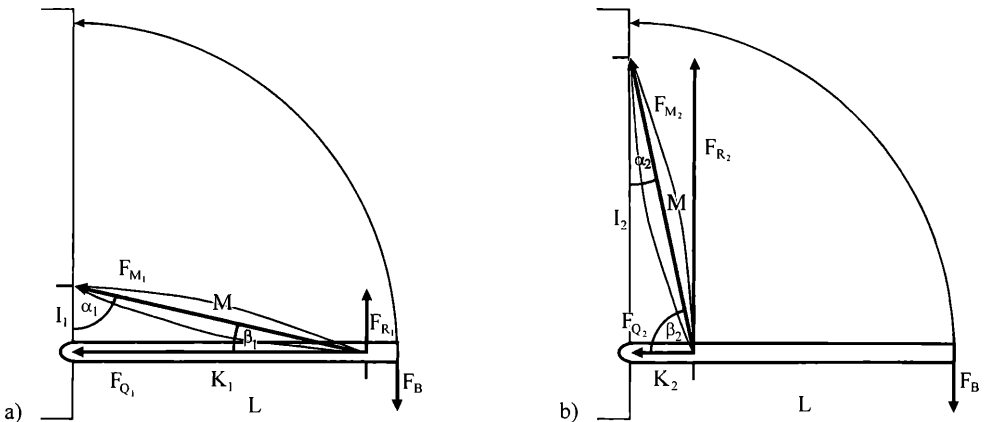


Abb. 5.44 Anordnung der Retraktormuskulatur und Hebelverhältnisse bei Hinter- (a) und Vorderextremität (b) (linke Extremität von dorsal, craniale Seite weist nach unten). Erläuterungen siehe Text.

ziproker Weise umkehren. Für die nach caudal gerichtete Antriebskraft spielt es unter den genannten Voraussetzungen keine Rolle, ob der Muskel gelenkfern am Extremitätskelett angreift und gelenknah am Körper inseriert oder ob er umgekehrt gelenknah am Extremitätskelett ansetzt und gelenkfern am Körper entspringt. Dies läßt sich am einfachsten demonstrieren, wenn die Extremität zu einem Zeitpunkt in der Retraktionsphase betrachtet wird, bei dem sie sich in einer 90° vom Körper abgespreizten Stellung befindet (Abb. 5.44). Im Fall der Ausgangsbedingung (Abb. 5.44 a) ist der Insertionsabstand (I_1) zwischen Gelenk und Ansatzstelle am Körper klein und der Kraftarm (K_1) groß, während im abgeleiteten Fall der Insertionsabstand (I_2) groß und der Kraftarm (K_2) klein ist (Abb. 5.44 b). Das Verhältnis der Insertionsabstände ist dem Verhältnis der Kraftarme proportional (5.1).

$$I_1 I_2 = K_2 K_1 \quad (5.1)$$

Damit ist der Insertionswinkel am Körper (α_1) bei der Ausgangsbedingung (Abb. 5.44 a) genauso groß wie der Angriffswinkel an der Extremität (β_2) im abgeleiteten Fall (Abb. 5.44 b) (5.2).

$$\alpha_1 \beta_2 = \alpha_2 \beta_1 \quad (5.2)$$

Die Lastarmlänge (L) und die nach caudal gerichtete Antriebskraft (F_A), die eine ebenso starke Bodenreaktionskraft (F_B) in entgegengesetzter Richtung bewirkt, soll in beiden Fällen gleich sein. Die vom Muskel produzierte Kraft (F_M) läßt sich in eine in Antriebsrichtung weisende resultierende Komponente (F_R) und eine quer zur Antriebsrichtung stehende Komponente (F_Q) aufgliedern. Das Verhältnis der Muskelkraft (F_M) zur resultierenden Kraft (F_R) entspricht dem Verhältnis der Muskellänge (M) zum Insertionsabstand (I) (5.3).

$$F_M F_R = M I \quad (5.3)$$

Nach dem Hebelgesetz ergeben sich für die Ausgangsbedingung (5.4) und den abgeleiteten Fall (5.5) folgende Formeln:

$$F_{R_1} K_1 = L F_B \quad (5.4)$$

und

$$F_{R_2} K_2 = L F_B \quad (5.5)$$

F_{R_1} entspricht $F_{M_1} \sin \alpha_1$ und F_{R_2} entspricht $F_{M_2} \cos \alpha_1$. Eingesetzt in Formel 5.4 und 5.5 ergibt sich:

$$F_{M_1} \sin \alpha_1 K_1 = F_{M_2} \cos \alpha_1 K_2 \quad (5.6)$$

$$F_{M_1} = F_{M_2} \cos \alpha_1 \sin^{-1} \alpha_1 K_2 K_1^{-1} \quad (5.7)$$

$$F_{M_1} = F_{M_2} \quad (5.8)$$

Damit ist gezeigt, daß, um eine bestimmte Antriebskraft zu erzeugen, in beiden Fällen die gleiche Muskelkraft benötigt wird. Im Gegensatz zur Annahme von CHARIG (1972) kann sich der Muskel während der Retraktion in beiden Fällen bei gleichem Retraktionswinkel gleich stark verkürzen (Abb. 5.45). Es kann daher auch nicht die Rede davon sein, daß, wie ebenfalls von CHARIG vermutet, die Hebelverhältnisse bei der Ausgangsbedingung einer „low gear“ Anordnung und die des abgeleiteten Falls einer „high gear“ Anordnung entspräche.

Obwohl sich also unter den genannten Voraussetzungen durch die Umorientierung der am Schultergürtel angreifenden Muskulatur zunächst nichts wesentliches an der Kraftübertragung ändert, hat diese Entwicklung jedoch zahlreiche, nicht zu übersehende Konsequenzen. Eine davon ergibt sich aus dem Umstand, daß im Fall der Ausgangsbedingung die parallel zur Extremitätenlängsachse verlaufende Muskulatur bei der Pendelbewegung der Extremität permanent mitbewegt werden muß, während dies bei einer körperparallelen Lage nicht der Fall ist (Abb. 5.44). Die Muskelmasse muß also im einen Fall permanent beschleunigt und wieder abgestoppt werden, während sie im anderen Fall ihre Lage kaum verändert. Einer der Vorteile der am Körper befindlichen Extremitätenmuskulatur besteht also in der Reduktion der die Antriebsleistung minimierenden Trägheitseffekte, die durch die pendelnde Bewegung der Extremitätenmasse auftreten. Dieser Aspekt fällt besonders bei hohen Bewegungsfrequenzen der Extremität ins Gewicht, so daß sich die veränderte Ausrichtung der Extremitätenmuskulatur in hohem Maße bei sich schnell fortbewegenden Organismen positiv auf die Lokomotionsökonomie auswirkt. Bei Organismen mit niedrigen Lokomotionsgeschwindigkeiten, wie sie für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion und die bisherigen Konstruktionsniveaus des Ablaufmodells angenommen werden müssen, ist dagegen der Vorteil gegenüber der Ausgangssituation nur gering. Es ist also die Frage, ob der Nutzen der neuen Ausrichtung groß genug ist, um den Aufwand der genannten Umkonstruktionen evolutionär zu rechtfertigen. Vor allem ist fraglich, ob in den Zwischenstadien überhaupt schon ein Vorteil gegenüber der Ausgangssituation zu verzeichnen ist. Es ist meiner Meinung nach wahrscheinlicher, daß sich die genannten Vorteile für die Lokomotionsökonomie erst dann ergeben, wenn die Ausbreitung der Extremitätenmuskulatur auf den Körper zumindest zum Teil schon erfolgt ist. Danach müßte die Ursache für die Ausbreitung also anders als durch die Verringerung von Trägheitseffekten begründet werden. Hierzu kann folgende Überlegung angestellt werden. Für die effektive Fortbewegung auf festem Substrat ist gegenüber der Ausgangsbedingung eine stärkere Muskularisierung der paarigen Extremitäten günstig. Eine Vergrößerung der Muskelmasse kann durch eine Erhöhung des Querschnitts und der Muskel-

länge erfolgen. Beides ist, solange die Extremitätenmuskulatur gelenknah am Körper ansetzt, durch die Länge der Extremität begrenzt. So kann die zunehmende Muskelmasse bei gleichbleibender Extremitätenlänge ab einem gewissen Punkt nicht mehr auf dem Extremitätenskelett untergebracht werden. Die Extremität muß sich also entweder verlängern, oder die Muskulatur muß, wenn die Möglichkeit besteht, auf den Körper übergreifen, wo sie ausreichend Raum findet. Im ersten Fall führt die Zunahme der Muskelmasse durch die Verlängerung der Extremität zwangsläufig auch zu einer Vergrößerung der Lastarme, während diese im zweiten Fall durch die gleichbleibende Extremitätenlänge unverän-

dert bleiben. Da die Schultergelenke aufgrund des breiten Vorderkörpers einen deutlich größeren Abstand voneinander aufweisen als die Hüftgelenke, müssen die proximalen Abschnitte der Vorderextremitäten nicht so lang sein wie die der Hinterextremitäten, um auf die gleiche Spurbreite zu kommen. Für die Unterbringung der zunehmenden Muskelmasse ist daher im Fall der Vorderextremität eine Ausbreitung auf den Rumpf günstiger, da hierbei die Extremitätenlänge zunächst gleich bleiben kann. Da bei der Hinterextremität eine Ausbreitung der Muskulatur auf den Rumpf in dem bis hierhin beschriebenen Entwicklungsstadium begrenzt ist, bleibt hier nur die Unterbringung auf der Extremität.

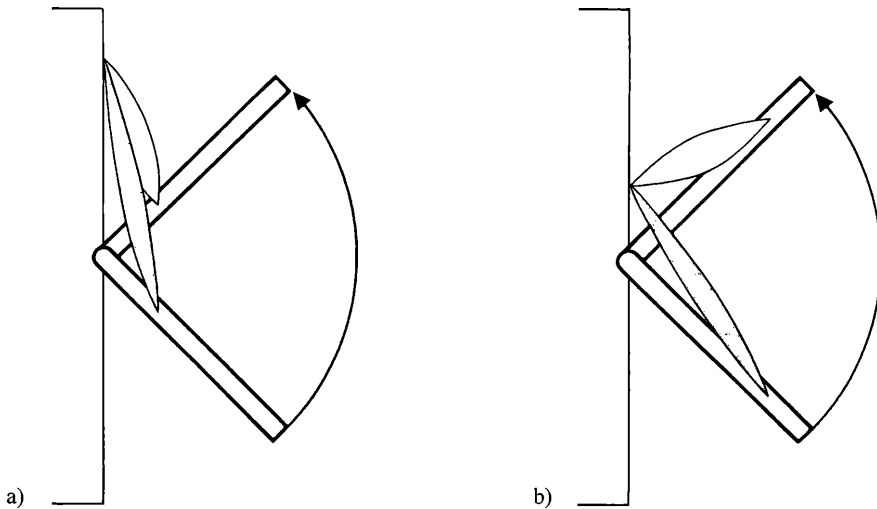


Abb. 5.45 Gleiche Verkürzung bei körperparallel (a) und extremitätenparallel (b) liegender Retraktormuskulatur (linke Extremität von dorsal, craniale Seite weist nach unten). Erläuterungen siehe Text.

Außer der Zunahme der Muskelmasse kann noch ein weiterer Grund angegeben werden, der die Verlagerung bestimmter Muskelanteile der Vorderextremität auf den Körper begünstigt. Durch ihre Lage am Vorderende des Rumpfes befindet sich die Vorderextremität gegenüber der Hinterextremität in einer günstigeren Position, um während der Fortbewegung auf festem Substrat Richtungsänderungen zu bewirken. Die Entwicklung der Vorderextremität steht damit neben der Ökonomisierung der Lokomotionsleistung auch unter dem Aspekt der Steuerung. Um diese Aufgabe besser erfüllen zu können, ist es von Vorteil, wenn sich das Bewegungsrepertoire der Vorderextremität durch entsprechende muskuläre Veränderungen erhöht. Eine feinere Abstimmung der Bewegungen kann erreicht werden, indem sich die sich ursprünglich über mehrere Gelenke erstreckende oberflächliche Muskulatur in zahlreiche kleinere muskuläre Einheiten differenziert, die dann zum Teil nur noch ein Gelenk überbrücken. Dadurch ist die Muskulatur der

Vorderextremität stärker auf bestimmte Aktionen spezialisiert als die der Hinterextremität. So differenzieren sich hier Muskelgruppen, die nur den proximalen Extremitätenabschnitt bewegen, während andere allein für die Extension und Flexion des Ellbogengelenks oder des distalen Extremitätenabschnitts zuständig sind. Da die den proximalen Extremitätenabschnitt bewegenden Muskelgruppen somit keine anderen Aufgaben erfüllen müssen und nur ein Gelenk überbrücken, wird es möglich, daß sich diese auf den Körper verlagern. Dadurch kommt es zu einer räumlichen Trennung zwischen diesen Muskelgruppen und den Extensoren (*M. triceps*) und Flexoren (*M. brachialis* u. *M. biceps*) des Ellbogengelenks, wodurch die beiden funktionellen Einheiten ungestört voneinander agieren können. Außerdem steht durch die Verlagerung der den proximalen Extremitätenabschnitt bewegenden Muskulatur mehr Raum für die Extensoren und Flexoren des Ellbogengelenks zur Verfügung. Es wäre also denkbar, daß die im Zusammen-

hang mit der Steuerung stehende zunehmende Bedeutung spezialisierter muskulärer Einheiten eine weitere Ursache für die Verlagerung der den proximalen Extremitätenabschnitt bewegenden Muskelgruppen auf den Rumpf darstellt.

Die bis hierhin erläuterten Zusammenhänge zeigen, daß sich für die Ausbreitung der Extremitätenmuskulatur auf den Rumpf und die damit verbundene Ausrichtungsänderung der Muskelstränge zahlreiche Gründe anführen lassen. Welcher von diesen hierfür nun ausschlaggebend ist, läßt sich allerdings schwer beurteilen. Möglicherweise spielen alle genannten Faktoren eine Rolle. Eine Folge des körperparallelen Verlaufs der auf den Rumpf verlagerten Muskulatur besteht darin, daß der Gelenkkopf des proximalen Skelettelements (Caput humeri) nicht während der gesamten Retraktionsphase ins Schultergelenk gepreßt wird (siehe Kapitel 5.3.3). Daraus ergibt sich die Notwendigkeit gleichzeitig mit der Verlagerung weitere muskuläre Einheiten zu differenzieren, die den Gelenkkopf am Ende der Retraktionsphase gegen den Zug der Retraktoren in der Gelenkpfanne halten (z.B. *M. scapulothoracalis*, *M. coracoradialis proprius* und *Mm. coracobrachiales longus et brevis*). Bei diesen handelt es sich vermutlich um Abkömmlinge der tiefen eingelenkigen Muskulatur der Ausgangskonstruktion. Ein weiterer Effekt, der sich bei der Vorderextremität durch die allgemeine Differenzierung der Extremitätenmuskulatur ergibt, besteht darin, daß die auf den Rumpf verlagerten Muskelgruppen in eine günstige Position geraten, um das proximale Skelettelement effektiv um seine Längsachse zu rotieren. Dieser Punkt ist bei der Vorderextremität von großer Bedeutung, da der Grad der Rotation während der Retraktionsphase aufgrund der Ausrichtung des Ellbogengelenks deutlich höher ist als im Fall der Hinterextremität (siehe Kapitel 5.3.3). Indem die Retraktormuskulatur an der Ventralseite des proximalen Skelettelements angreift, kann die Rotationsbewegung als zusätzlicher Antriebsaspekt genutzt werden. Die Vergrößerung dieser Ansatzstelle führt zur Entstehung eines in der Extremitätenlängsachse verlaufenden Grats (*Crista ventralis*) der zu einem mächtigen Hebelarm anwachsen kann, wie er sich bei zahlreichen frühen Tetrapoden, etwa bei *Eryops* und *Trematops*, findet.

Die im Rahmen der allgemeinen Differenzierung der Extremitätenmuskulatur entstandenen Muskelgruppen, die ausschließlich das Ellbogengelenk beugen und strecken (*M. triceps*, *M. brachialis* u. *M. biceps*), greifen an den proximalen Enden der beiden Skelettelemente des medialen Extremitätenabschnitts (*Radius* u. *Ulna*) an. Weil sich das proximale Ende des anterioren Skelettelements (*Radius*) auf die Ventralseite des proximalen Elements (*Humerus*) verlagert hat (siehe oben) und das Gelenk des posterioren Elements (*Articulatio humeroulnaris*) allein die Extensions- und Flexionsbewegung führt, kann die Extensormuskulatur (*M. triceps*) nur am posterioren Element (*Ulna*) ansetzen. Da dessen

Gelenkfläche (*Fovea articularis trochlearis ulnae*) zur Seite weist, also nicht am terminalen Ende sitzt, kann sich das posteriore Skelettelement (*Ulna*) so weit über das Gelenk hinaus verlängern, daß ein kurzer, spornartiger Hebelarm (*Olecranon*) als Ansatzstelle für die Extensormuskulatur zur Verfügung steht.

Bei der Hinterextremität sind die Möglichkeiten zur Differenzierung der Muskulatur aus den bereits erwähnten Gründen stärker eingeengt als bei der Vorderextremität. Der Grad der Differenzierung muß hier auch nicht so hoch sein, da die Bewegungsmuster der Hinterextremität aufgrund der geringen Beteiligung an der Steuerung vergleichsweise stereotyp sein können. Die Muskulatur der Hinterextremität kommt damit mit geringeren Abwandlungen gegenüber der Ausgangskonstruktion aus als die der Vorderextremität. So überbrücken die aus der oberflächlichen Muskulatur hervorgehenden Muskelgruppen weiterhin mehr als ein Gelenk. Da sich bei der Hinterextremität die beiden Skelettelemente des medialen Abschnitts (*Tibia* u. *Fibula*), wie bereits erwähnt, nicht verlagert haben und die proximalen Gelenkflächen weiterhin am terminalen Ende sitzen, ist eine Verlängerung der Skelettelemente über das Gelenk hinaus, wie es bei dem posterioren Element der Vorderextremität beschrieben wurde, nicht möglich. Dadurch kann sich kein Hebel für die Extensormuskulatur entwickeln. Diese entspringt hier am Becken und verläuft in der Anfangsphase der Entwicklung bis in den distalen Extremitätenabschnitt. Mit der Verbesserung der Abknickbarkeit des medialen Extremitätenabschnitts gegenüber dem proximalen Abschnitt kommt es zu einer Ausdünnung der Extensormuskulatur im Knickbereich, die zunächst zur Bildung einer Aponeurose und schließlich zur Entstehung einer Sehne führt (*Extensorsehne* des *M. extensor iliobtibialis*). Diese Sehne verläuft in einer Inzision zwischen den beiden distalen Kondylen des proximalen Skelettelements (*Fossa intercondylaris*). Durch die Unterbrechung der Extensormuskulatur im Knickbereich wird diese in zwei Teile untergliedert, eine proximale Gruppe (*M. extensor iliobtibialis*), die den medialen Extremitätenabschnitt extendiert, und eine distale Gruppe (*M. extensor digitorum communis*), die für die Streckung des distalen Extremitätenabschnitts verantwortlich ist. Mit der Ausbreitung des Gelenks des anterioren Skelettelements (*Articulatio femorotibialis*) kann sich die Extensorsehne der proximalen Muskelgruppe an diesem festheften, so daß diese unabhängig von ihrem distalen Anteil arbeiten kann. Da sich die Inzision zwischen den distalen Kondylen des posterioren Skelettelements (*Fossa intercondylaris*) bereits bei den ältesten Tetrapoden findet (siehe Kapitel 5.2, Abb. 5.9 b, d, h), kann davon ausgegangen werden, daß auch bei diesen schon eine entsprechende Muskeldifferenzierung vorlag.

Die bis hierhin dargestellten Zusammenhänge machen deutlich, wie sich die unterschiedliche Position und die dadurch bedingte gegensätzliche Ausrichtung der beiden Extremitätenpaare auf die Differenzierung der

Extremitätenmuskulatur auswirkt. Es zeigt sich auch, daß bei der Entstehung der Tetrapodenextremität komplexe Wechselwirkungen zwischen den muskulären Differenzierungen, der Skelettentwicklung und der Kinetik vorliegen. Anhand der bis hierhin erarbeiteten Zusammenhänge sollen nun die wesentlichen Punkte zum besseren Verständnis noch einmal zusammengefaßt werden: Die aufeinander zuweisende Ausrichtung des Knie- und Ellbogengelenks ergibt sich im Rahmen der Verbesserung des stabilen Stands durch eine Umorientierung des Beckengelenks. Aufgrund des weiterhin nach caudolateral weisenden proximalen Extremitätenabschnitts kann das distale Ende der Vorderextremität nur dann in der Ruhestellung in eine craniale bis cranio-laterale Richtung weisen, wenn das Skelett des senkrecht stehenden Extremitätenteils so umstrukturiert wird, daß dieser, ohne unter Spannung zu stehen, in sich verwunden bleibt. Dies kann durch die beschriebene Verlagerung des anterioren Skelettelements des medialen Extremitätenabschnitts (Radius) und die skelettale Torsion des posterioren Elements (Ulna) erfolgen. Dadurch ist die Ebene des distalen Extremitätenabschnitts gegenüber der des proximalen Abschnitts um 90° verdreht. Bei der Hinterextremität sind entsprechende Abwandlungen aufgrund der cranio-lateralen Ausrichtung des proximalen Extremitätenabschnitts nicht notwendig. Dies wirkt sich auf die Differenzierung der Extensormuskulatur aus. Durch die mit Hilfe von Umwandlungen an den Gelenkflächen erreichte Verbesserung der Abwinkelung der Extremitäten kann der mediale Extremitätenabschnitt gegenüber dem proximalen Abschnitt so stark flektiert werden, daß die dorsale oberflächliche Extremitätenmuskulatur, die bei der Ausgangskonstruktion vom Schultergürtel bzw. vom Becken bis in den distalen Extremitätenabschnitt reicht, an der Knickstelle in ungünstiger Weise abgeklummt wird. Die Verbesserung der Abwinkelung der Extremitäten geht daher, wie bereits am Beispiel der Hinterextremität gezeigt, mit einer Untergliederung der dorsalen oberflächlichen Muskulatur in einen distalen und einen proximalen Teil einher. Bei der Vorderextremität gerät die distale Muskelgruppe durch die hier erfolgte skelettale Torsion des medialen Extremitätenabschnitts gegenüber der proximalen Muskelgruppe in eine um 90° verdrehte Position, während sie im Fall der Hinterextremität aufgrund der unveränderten Lage der Skelettelemente des medialen Extremitätenabschnitts in der gleichen Ebene bleibt. Das gleiche gilt auch für die ventrale oberflächliche Muskulatur, die bei der Hinterextremität aus diesem Grund weiterhin ununterbrochen vom Becken bis in den distalen Extremitätenabschnitt ziehen kann. Im Gegensatz zu der dorsalen oberflächlichen Muskulatur wird die ventrale bei der Abwinkelung der Extremität nicht abgeklummt, sondern nur gestaucht. Eine sukzessive Ausdünnung an der Knickstelle ist daher nicht nötig. Die bei der Vorderextremität am Ellbogengelenk auftretende Unterbrechung der ventralen oberflächlichen Muskulatur wird hier also nicht durch die Abknickung der Extremität, sondern durch die skelettale Torsion des medialen Extremitäten-

abschnitts und die damit zueinander um 90° verdrehte Position der proximalen und distalen Anteile dieser Muskelstränge erzwungen. Auf diese Weise gerät die Ansatzstelle der Extensoren des distalen Extremitätenabschnitts, die dem distalen Teil der dorsalen oberflächlichen Extremitätenmuskulatur entsprechen, von ihrer ursprünglich dorsal am proximalen Skelettelement (Humerus) befindlichen Lage auf dessen Ventralseite. Diese Entwicklung geht mit der Verlagerung der anterioren distalen Gelenkfläche des proximalen Skelettelements (Capitulum humeri) von einer terminalen in eine ventrale Position einher. Aufgrund der dargestellten Zusammenhänge sind also bei der Vorderextremität, anders als bei der Hinterextremität, beide Muskellagen, die dorsale und die ventrale, unterbrochen, und sowohl die Flexoren (*M. flexor digitorum communis*, *Mm. flexores antebrachii et carpi radialis*, *Mm. flexores antebrachii et carpi ulnaris*) als auch die Extensoren des distalen Extremitätenabschnitts (*M. extensor digitorum communis*, *Mm. extensores antebrachii et carpi radialis*, *Mm. extensores antebrachii et carpi ulnaris*) entspringen auf der Ventralseite des distalen Endes des proximalen Skelettelements (Humerus). Die Vergrößerung der Muskelansatzstellen der Flexoren und Extensoren des distalen Extremitätenabschnitts führt schließlich zur Entstehung von flügelartigen Verbreiterungen, einer am anterioren Rand (*Ectepicondylus humeri*) und einer am posterioren Rand (*Entepicondylus humeri*) des distalen Endes des proximalen Skelettelements (Humerus). Da es bei der Hinterextremität nicht zu einer skelettalen Torsion des medialen Extremitätenabschnitts kommt und die dorsalen und ventralen Muskelstränge der oberflächlichen Muskulatur somit in der gleichen Ebene bleiben, kommt es hier nicht zu flügelartigen Verbreiterungen am distalen Ende des proximalen Skelettelements (Femur). Dies bleibt auch dann so, wenn ein Teil der ventralen Muskellage im evolutionären Verlauf am Kniegelenk unterbrochen wird, so daß sich eine allein den distalen Extremitätenabschnitt flektierende Muskelgruppe abgliedert (*M. flexor primordialis communis*), die am distalen Ende des proximalen Skelettelements (Femur) angreift. Bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion verläuft ein Teil der ventralen oberflächlichen Muskellage weiterhin vom Becken bis in den distalen Extremitätenabschnitt (*M. ischioflexorius*). Aber auch dieser Muskelstrang kann im Verlauf der weiteren Entwicklung unter Ökonomisierung bestimmter Lokomotionsleistungen unterbrochen werden, so daß, wie im Fall der Vorderextremität, auch bei der Hinterextremität eine komplette Zweiteilung der oberflächlichen Muskulatur in eine proximale und eine distale Gruppe vorliegt. Im Gegensatz zur Hinterextremität bleibt es bei der Vorderextremität jedoch nicht bei dieser Zweiteilung. Hier kommt es durch die Verlagerung der den proximalen Extremitätenabschnitt bewegenden Muskelgruppen, für die bereits Gründe angegeben wurden, zu einer räumlichen Trennung von den Extensoren und Flexoren des Ellbogengelenks, wodurch die oberflächliche Muskulatur der Vorderextremität nun an zwei Stellen, am Schulterge-

lenk und am Ellbogen, unterbrochen wird und somit schließlich aus drei Abschnitten besteht. Diese Muskeldifferenzierung, die zu einer Vielzahl nur ein Gelenk überbrückender muskulärer Einheiten führt, wirkt sich positiv auf die Feinabstimmung der Extremitätenbewegung aus, die für eine bessere Steuerung während der Fortbewegung genutzt werden kann. Da sich die Vorderextremität zur Steuerung in einer günstigeren Position befindet als die Hinterextremität, besteht bei ersterer auch ein größerer Zwang zur Verbesserung der Feinabstimmung und damit auch zu einer stärkeren muskulären Differenzierung. Als Folge der Verlagerung der den proximalen Extremitätenabschnitt bewegendenden Muskelgruppen kann das proximale Skelettelement durch die Wirkung der ventral am proximalen Skelettelement (Humerus) angreifenden Retraktoren besser in seiner Längsachse rotiert werden, so daß diese Bewegung nicht nur als Ergebnis der Kinematik auftritt, sondern auch als neuer Antriebsaspekt zu Verfügung steht. Die Vergrößerung der ventralen Angriffsfläche zu einem in der Längsachse verlaufenden Grat (Crista ventralis) und die Entstehung der bereits erwähnten flügelartigen Verbreiterungen am distalen Ende (Entepicondylus humeri und Ectepicondylus humeri) wirken sich auf die Form des proximalen Skelettelements (Humerus) aus. Es ist daher wesentlich stärker skulpturiert als das der Hinterextremität (Femur).

Distal des Knie- bzw. Ellbogengelenks ergeben sich bei der Differenzierung der oberflächlichen Muskulatur weniger dramatische Unterschiede zwischen den beiden Extremitätenpaaren als im proximalen Extremitätenabschnitt. Hier bleibt die oberflächliche Muskulatur in beiden Fällen, wie bei der Ausgangskonstruktion, im wesentlichen mehrgelenkig und die tiefe Muskulatur eingelenkig. Bei der Entstehung der fingerförmigen Verankerungsstrukturen (Digiti) durch das Hinzufügen von Skelettelementen an die strahlig angeordneten distalen Endglieder der Extremität der Ausgangskonstruktion wird der dort vorliegende einfache muskuläre Aufbau (Abb. 5.37) an die neu entstandenen Skelettstrukturen weitergegeben. Die muskulären Einheiten der tiefen Muskulatur verbinden bei den fingerförmigen Strahlen jeweils zwei Skelettelemente miteinander und überbrücken somit jeweils nur ein Gelenk, während die oberflächliche Muskulatur, sich strahlig aufspaltend, über diese Einheiten hinwegzieht und dabei mehrere Gelenke überspannt. Die weiteren muskulären Differenzierungen, die sich im medialen und distalen Extremitätenabschnitt gegenüber der Ausgangskonstruktion ergeben, können hier nicht weiter rekonstruiert werden, da hierzu die komplexe Mechanik der Extremitätenmuskulatur in diesem Bereich bislang zu wenig verstanden ist.

Differenzierung der Gürtel

Die beschriebene Umstrukturierung und Differenzierung der Extremitätenmuskulatur wirkt sich auf die Form und

Größe des Schultergürtels bzw. des Beckens aus. Bei der Ausgangskonstruktion besteht das Becken aus zwei schlanken, stabartigen Beckenhälften, die sich kurz vor der Analöffnung jeweils in einem der beiden ventrolateralen Septen befinden. Da letztere an dieser Stelle aufeinander zulaufen, um sich im Bereich der Analöffnung zu vereinigen und in das ventrale Medianseptum überzugehen, liegen die beiden Beckenhälften weit ventral nahe der Sagittalebene, so daß ihr Abstand zueinander zwangsläufig gering ist. Entsprechend gering ist somit auch der Abstand zwischen den beiden nach caudal weisenden Gelenkpfannen. Da die Ausgangskonstruktion im Zusammenhang mit ihrer hohen axialen Schwimmleistung über eine mächtige Axialmuskulatur verfügt, sind die Beckenhälften durch die Ausbreitung der hypaxonalen Muskulatur weit von der Chorda dorsalis entfernt. Dieser Abstand verringert sich mit der bereits beschriebenen Abflachung des Rumpfes und der zunehmenden Verlagerung des Axialantriebs auf den Schwanz, die zu einer gewissen Unterbrechung zwischen der Rumpfsseitenwandmuskulatur und der ventralen Schwanzmuskulatur im Bereich des Beckens führt (siehe Kapitel 5.5.1). Insgesamt verringert sich der Querschnitt der Axialmuskulatur durch die abnehmende Bedeutung des Axialantriebs, die mit einer sukzessiven Effektivierung des Paraxialantriebs einhergeht. Im Rumpf wird die Abnahme der Axialmuskulatur durch eine entsprechende Vergrößerung der Bauchcoelomkammer ausgeglichen, wodurch der Rumpfqerschnitt etwa gleich bleibt. Mit der Verringerung des Querschnitts der ventralen Schwanzmuskulatur (hypaxonale Schwanzmuskulatur) wandern die beiden Beckenhälften nach dorsal auf die Chorda dorsalis zu und ziehen dabei das ventrolaterale Septum mit sich, indem sich auch die Rumpfsseitenwandmuskulatur im caudalen Rumpfbereich verschmälert. Im vorderen Rumpfabschnitt behält die Rumpfsseitenwandmuskulatur ihre ursprüngliche Ausdehnung bei.

Gleichzeitig mit der Verlagerung der Beckenhälften findet mit der Effektivierung der Lokomotion auf festem Substrat eine Zunahme der am Becken angreifenden Muskulatur statt, die zu einer Ausbreitung des Beckens im Interseptalraum zwischen den muskulären Kammern der Extremität und denen des Rumpfes führt. Die Ausbreitung erfolgt ausgehend von der Gelenkpfanne in drei Richtungen entsprechend der bereits zu Anfang des Kapitels angesprochenen Umgruppierung der am Becken entspringenden Muskulatur zu drei funktionellen Hauptgruppen, die zusammen eine trianguläre Angriffsfläche bilden. Die erste Gruppe setzt cranioventral, die zweite caudoventral und die dritte dorsal vom Gelenk an. Diese Anordnung, die die Beckenform bestimmt, entspricht, wie erwähnt, der Minimalausstattung, um eine Extremität in alle Raumrichtungen bewegen zu können. Da der Abstand zwischen den beiden Gelenkpfannen gering ist,

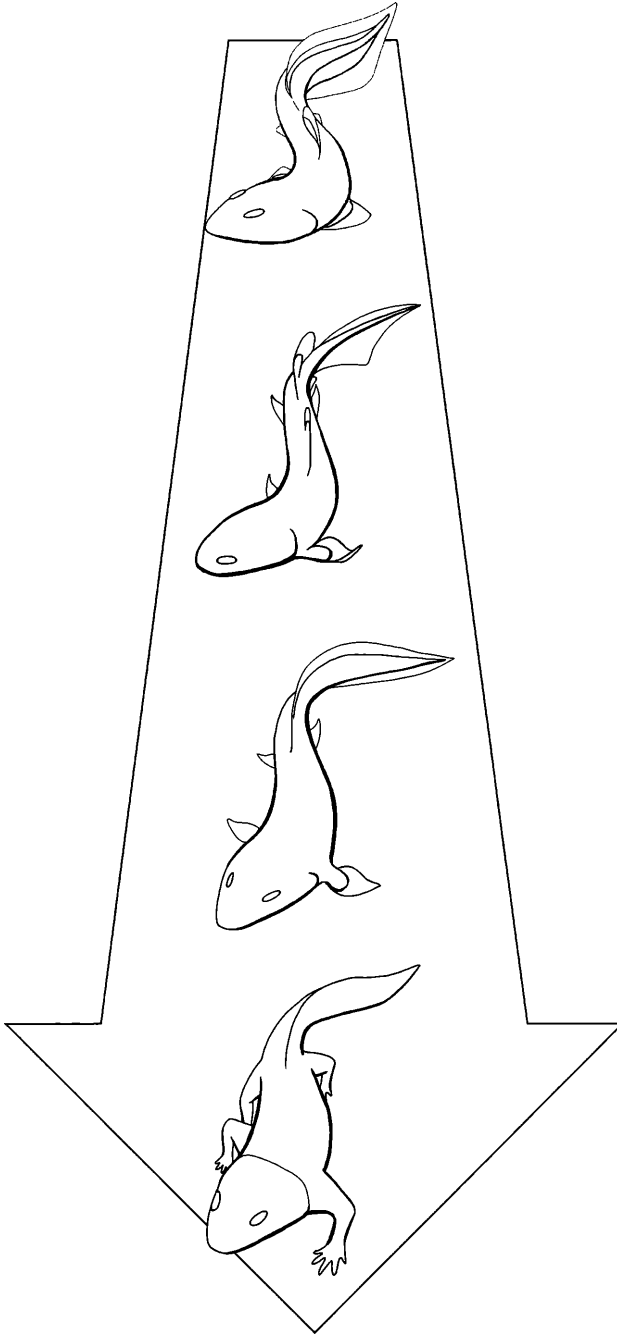


Abb. 5.46 Ablaufmodell zur evolutionären Entstehung der Tetrapoden: a) Gnathostomen-Konstruktion mit breitbasigen paarigen Flossen und epizerker Schwanzflosse. b) Rhipidistiide Ausgangskonstruktion mit engbasigen paarigen Flossen, die als Unterwasserflügel genutzt werden können. c) Dorsoventral abgeflachtes Übergangsstadium mit lang ausgezogener isozeker Schwanzflosse und paarigen Flossen, die zur Lokomotion auf festem Substrat genutzt werden können. d) Tetrapodenkonstruktion.

sind der Ausbreitung der Angriffsfläche der ventralen Muskulatur Grenzen gesetzt. Ein Weg, die ventrale Angriffsfläche zu vergrößern, bestünde in einer Verbreiterung des Beckens und dem damit verbundenen Auseinanderweichen der Gelenkpfannen. Dazu müßte jedoch an dieser Stelle der Querschnitt des gesamten Rumpfes und schließlich auch der der Schwanzbasis vergrößert werden. Eine solche Veränderung der Proportionen hätte zweifellos negative Konsequenzen für die Konstruktion, da sich schon allein die unnötige Gewichtszunahme ungünstig auswirken würde. Da also eine Verbreiterung des Beckens mit der Funktionstüchtigkeit der Konstruktion nicht vereinbar ist, muß sich die skeletale Angriffsfläche der ventralen Extremitätenmuskulatur, um mehr Raum für deren Ausbreitung zu schaffen, nach ventral ausdehnen, während sich die Gelenkpfanne gleichzeitig nach dorsal verlagert. Auf diese Weise bleibt der Körperquerschnitt in diesem Bereich gleich und auch der Abstand der beiden Gelenkpfannen bleibt unverändert. Die sich, von den Gelenkpfannen ausgehend, nach ventral ausbreitenden Flächen (Os pubis u. Os ischium) der beiden Beckenhälften treffen sich schließlich in der Sagittalebene, wo sie miteinander verschmelzen. Dadurch kommt es zu der bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion vorliegenden, im Querschnitt V-förmigen Stellung (Abb. 5.13 b) der ventralen Beckenanteile (Os pubis u. Os ischium). Da die Extremität während der Retraktionsphase permanent an das Substrat gepreßt werden muß, ist es von Vorteil, wenn sich die Angriffsfläche der adduktorisch wirksamen ventralen Muskulatur in craniocaudaler Richtung ausdehnt, so daß sich die Beckenbasis, von lateral betrachtet, verbreitert. Zusammen mit der diesen Muskelgruppen gegenüberliegenden dorsalen Muskulatur kommt es schließlich zu der bereits erwähnten Gliederung in drei funktionelle Einheiten. Während der mittlere Anteil der dorsalen Muskulatur seine skeletale Angriffsfläche (Os ilium) nach dorsal ausbreitet und damit die Elevation der Extremität in der Protraktionsphase erleichtert, bilden die cranialen bzw. caudalen Anteile zusammen mit den jeweils gegenüberliegenden ventralen Muskelgruppen die Pro- bzw. Retraktoren, so daß die genannte, von lateral trianguläre Beckenform der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion entsteht. Die dargestellte Gliederung der muskulären Angriffsflächen kann möglicherweise als Ursache für die bei Tetrapoden typische Dreiteiligkeit der Beckenhälften (Os pubis, Os ischium u. Os ilium) angesehen werden.

Durch die Ausbreitung der skelettalen Angriffsflächen der Extremitätenmuskulatur wird die Rumpfsseitenwandmuskulatur in diesem Bereich zunehmend verdrängt und der entsprechende Teil der Bauchcoelomkammer vom Becken nahezu ganz umschlossen. Dabei gerät der dorsale Beckenteil (Os ilium) in unmittelbare Nähe zur Chorda dorsalis, so daß nur ein kurzer Streifen des Bauchcoelomseptums das Becken mit den Wirbelelementen verbindet. Je weiter sich dieser Abstand während der Ausbreitung des Beckens verkürzt, um so rigi-

der und belastbarer wird diese Körperregion bezüglich der Wirkung der Gewichtskraft. Wenn das Bauchcoelomseptum durch Rippen ausgesteift ist, stellen diese eine knöcherne Verbindung zwischen dem dorsalen Teil des Beckens und den entsprechenden Wirbelelementen her, so daß schließlich, wie bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion, ein geschlossener, mechanisch kohärenter skelettaler Ring vorliegt. Bei fehlenden Rippen ist aber auch ein direkter Kontakt des Beckens mit den Wirbelelementen denkbar. Auch dieser Weg kann bei der Evolution von Tetrapoden-Konstruktionen als Entwicklungsoption nicht ausgeschlossen werden. Mit der Entstehung des Beckengürtels kommt es schließlich zu einer kompletten Trennung der Rumpfsseitenwandmuskulatur von der ventralen Schwanzmuskulatur.

Durch die neuen konstruktiven Bedingungen ergeben sich auch neue Optionen für die Ausbreitung der Extremitätenmuskulatur. Denn je weiter sich die Bockengelenke mit der Ausbreitung des Beckens nach dorsal verlagern, um so näher gelangen sie in die Nähe des transversalen Septums, so daß ein Teil der Retraktormuskulatur auf dieses übergreifen und sich entlang von diesem ausbreiten kann. Auf diese Weise können diese Muskelgruppen (Mm. caudales: M. caudofemoralis u. M. caudalipuboischiotibialis), wie im Fall der Vorderextremität, ihre extremitätenparallele Lage aufgeben und einen körperparallelen Verlauf annehmen. Diese Verlagerung erhöht die Retraktionsleistung und ist insbesondere bei Formen, die aufgrund ihrer Bionomie auf ein gutes Beschleunigungsvermögen angewiesen sind, von großer Bedeutung. Durch die Verlagerung der genannten Muskelgruppe kommt diese in eine günstige Position, um den proximalen Extremitätenabschnitt in seiner Längsachse zu rotieren. Damit kann diese Bewegung auch bei der Hinterextremität als Antriebsaspekt genutzt werden. In diesem Zusammenhang kann sich die Ansatzstelle an der ventralen Seite des proximalen Skelettelements zu einem in der Längsachse verlaufenden Grat (Crista ventralis) vergrößern.

Die dargestellte Entwicklung des Beckengürtels geht mit entsprechenden Veränderungen am Schultergürtel einher. Bei der Ausgangskonstruktion besteht der größte Teil des Schultergürtels aus breiten Dermalelementen, die sich direkt an die Dermalelemente des Schädels anschließen und mit diesen eine mechanische Einheit bilden. Die beiden endoskelettalen Elemente des Schultergürtels (Scapulocoracoide) sind hier klein und sitzen den Dermalelementen kleinflächig von innen auf. Als interseptale Mineralisierung des ventrolateralen Septums (siehe Kapitel 3.3.4) befinden sie sich in einer ventrolateralen Position und tragen jeweils eine nach caudal weisende Gelenkpfanne. Die Zunahme der am Schultergürtel angreifenden Extremitätenmuskulatur führt zu einer am caudalen Ende des dermalen Schultergürtels beginnenden und nach cranial, dorsal und ventral fortschreitenden Ausbreitung des endoskelettalen Schul-

tergürtels und zu einer sukzessiven Verdrängung der dermalen Elemente auf den Vorderrand. Mit dem Fortschreiten dieser Entwicklung können die Schultergelenkpfannen sukzessive ihre Ausrichtung ändern und schließlich in eine nach caudolateral weisende Position gebracht werden. Die Ausbreitung des endoskelettalen Schultergürtels geht mit der Umgruppierung der am Schultergürtel entspringenden Muskulatur zu drei funktionellen Hauptgruppen einher. Auch hier greift die erste Gruppe cranioventral, die zweite caudoventral und die dritte dorsal vom Gelenk an. Anders als beim Becken bildet sich beim Schultergürtel jedoch keine so ausgeprägt trianguläre Anordnung aus, da zum einen der dermale Schultergürtel und der sich daran anschließende Schädelteil die craniale Ausbreitung begrenzen, und zum anderen eine Verlagerung der den proximalen Extremitätenabschnitt bewegenden Muskulatur auf den Rumpf stattfindet. Durch die körperparallele Ausrichtung greift die Extremitätenmuskulatur nicht senkrecht, sondern flach am Rumpf an, so daß die Körperhülle während einer Muskelkontraktion flächig unter Zugspannung gerät. Eine Verknöcherung bzw. Verknorpelung der Muskelansatzfläche ist daher nicht notwendig, da die Körperhülle, im Gegensatz zu einer senkrecht angreifenden Zugkraft, an der Ansatzstelle nicht eingedellt wird.

Da der vordere Rumpfbereich breit ist, ist der Abstand zwischen den beiden Schultergelenkpfannen entsprechend groß. Dadurch steht der adduktorisch wirkenden ventralen Extremitätenmuskulatur viel Raum zur Verfügung, um sich nach ventral auszubreiten. Dieser Angriffsflächenvergrößerung folgt der ventral vom Schultergelenk befindliche endoskelettale Schultergürtelteil (Coracoid) jeder Schultergürtelhälfte in seiner Ausdehnung, bis die beiden Teile in der Sagittalebene auf das unpaare ventrale Dermallement (Interclavicula) treffen, mit dem sie dann in breiter Fläche überlappen. Während der cranialen Ausdehnung der ventralen Extremitätenmuskulatur, wie erwähnt, Grenzen gesetzt sind, steht einer caudalen Ausdehnung nichts im Wege. Diese Muskelgruppen (*M. pectoralis*) bilden dann zusammen mit den ebenfalls nach caudal verlagerten dorsalen Muskelanteilen (*M. latissimus dorsi*) die Retraktoren. Deren Angriffsfläche bleibt jedoch durch den körperparallelen Faserverlauf aus den genannten Gründen unverknöchert. Der mittlere Teil der dorsalen Extremitätenmuskulatur wandert nach dorsal und bildet die Elevatoren. Ihrer Ausbreitung folgt der dorsal vom Schultergelenk befindliche Teil des endoskelettalen Schultergürtels (Scapula) in seiner Ausdehnung. Der cranial vom Schultergelenk liegende Teil der dorsalen Extremitätenmuskulatur bildet zusammen mit den gegenüberliegenden ventralen Muskelgruppen die Protraktoren. Da das Ellbogengelenk nach caudolateral ausgerichtet ist, befinden sich die Protraktoren trotz ihrer begrenzten cranialen Ausbreitungsmöglichkeit in ausreichender Entfernung vom Schultergelenk, um ihre Aufgabe zu erfüllen.

Durch den dargestellten Entwicklungen, die im Zusammenhang mit den Differenzierungen der Extremitätenmuskulatur und der Verbesserung der Lokomotion auf festem Substrat stehen, bildet der sich ausbreitende endoskelettale Schultergürtel (Scapulocoracoid) schließlich eine im Querschnitt U-förmige Struktur, die in fester Verbindung mit dem Hinterrand des dermalen Schultergürtels steht und mit diesem eine stabile mechanische Einheit bildet, die das vordere Rumpfbende von ventral spangenartig umschließt. Im Gegensatz zu den Beckengelenken kommt es bei den Schultergelenken während der dargestellten Entwicklung nicht zu einer Dorsalverlagerung, so daß sie in ihrer ventrolateralen Position verbleiben. Dadurch bleibt auch der Abstand zwischen den Gelenkpfannen und der Chorda dorsalis groß. Eine Dorsalverlagerung der Gelenkpfannen wäre hier weder nötig noch sinnvoll. Aufgrund des großen Rumpfuerschnittes kommt es auch nicht zu einem skelettalen Kontakt des Schultergürtels mit den die Chorda dorsalis umschließenden Wirbelelementen. Dies geschieht auch dann nicht, wenn das Bauchcoelomseptum durch Rippen ausgesteift ist. Im Gegensatz zum Becken, das sich, vom ventrolateralen Septum ausgehend, entlang der Bauchcoelomkammer ausbreitet (Abb. 5.13 b) und somit unweigerlich auf Rippen oder wenn diese nicht vorhanden sind auf die Wirbelelemente trifft, dehnt sich der endoskelettale Schultergürtel (Scapulocoracoid) als dem dermalen Schultergürtel von innen aufsitzen Struktur entlang der Körperhülle aus (Abb. 5.13 a). Der Schultergürtel kann somit dorsal nicht mit dem Axialskelett in Verbindung treten, da die Rumpfsseitenwandmuskulatur zwischen diesen beiden Strukturen liegt. Ventral kann es jedoch prinzipiell bei entsprechend langen Rippen zu einem knöchernen Kontakt mit dem Schultergürtel kommen. Es ist allerdings zu bedenken, daß die Rippen maximal nur bis zum ventrolateralen Septum reichen können. Eine Verlängerung bis zum in der Sagittalebene liegenden ventralen Septum wäre nur durch eine Verschmelzung mit vorhandenen Bauchrippen, die interseptalen Mineralisierungen der Myosepten der Bauchmuskulatur entsprächen, oder durch eine septale Umstrukturierung, etwa durch die Verdrängung der Bauchmuskulatur im cranialen Rumpfbereich, möglich. Dadurch würde ein geschlossener Rippenkorb entstehen. Ein knöcherner Kontakt zum Schultergürtel kann dann über die Entstehung einer stabförmigen Skelettstruktur (Sternum), die als interseptale Mineralisierung des ventralen Septums in der Sagittalebene liegt, hergestellt werden, indem diese an das unpaare ventrale Dermallement (Interclavicula) oder direkt an die ventralen Enden des endoskelettalen Schultergürtels (Coracoide) und/oder der paarigen ventralen Dermallemente (Claviculae) stößt.

Obwohl bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion kein skelettaler Kontakt zwischen Schultergürtel und Rippen entsteht, so bilden sie doch zusammen mit den hydraulischen Untereinheiten des Rumpfes (Bauchcoelomkammer, hypaxonische und epaxonische

Muskulatur) eine mechanisch kohärente, druckstabile Einheit, die in diesem Körperabschnitt die Transversalebene verstrebt (siehe Kapitel 5.3.1, Abb. 5.13 a). Wenn keine den Rumpf aussteifende Rippen vorliegen bzw. diese nicht entwickelt werden, besteht trotzdem über die septale Kontinuität der hydraulischen Untereinheiten eine mechanische Kopplung zwischen dem Axialskelett und dem Schultergürtel, die der Konstruktion Festigkeit verleiht. Diese Konstellation ist jedoch unter voller Wirkung der Gewichtskraft nicht so belastbar wie ein mit Rippen ausgesteiftes Arrangement, so daß der Körpergröße rippenloser terrestrischer Konstruktionen enge Grenzen gesetzt sind. Bei vergleichsweise großen Formen wie der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion ist der zwischen den Schultergelenken liegende ventrale Schultergürtelbereich bei Landaufhalten im freien Stand starken Kräften ausgesetzt. Eine hohe Stabilität kann an dieser Stelle durch große Überlappungsflächen der ventralen Teile des endoskelettalen Schultergürtels (Coracoide) mit dem unpaaren ventralen Dermalelement (Interclavicula) erreicht werden, das sich in diesem Zusammenhang gegenüber den Verhältnissen bei der Ausgangskonstruktion enorm vergrößert. Die paarigen ventralen Dermalelemente (Claviculae) bleiben bei der Belastung des Schultergürtels als Distanzhalter von Bedeutung.

5.5.3 Übergang zu einer terrestrischen Lebensweise

Der größte Teil der in ihrem evolutionären Ablauf dargestellten Entwicklungen, die sich im Rahmen der Effektivierung der Lokomotion auf festem Substrat ergeben, können im Flachwasser unter moderater Wirkung der Gewichtskraft entstehen. Die anderen ergeben sich dagegen erst bei einer zunehmend terrestrischen Lebensweise im Zusammenhang mit der sukzessiven Entstehung einer Tragkonstruktion. Dabei muß jedoch beachtet werden, daß viele Aspekte der Tragkonstruktion der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion nicht erst im Zusammenhang mit dem Tragen des Körpergewichts entstehen, sondern sich schon im Wasser im Rahmen der Effektivierung der Lokomotion auf festem Substrat entwickeln, noch bevor diese Strukturen überhaupt zum Tragen genutzt werden. Dies gilt sowohl für die Mehrzahl der Differenzierung an der Extremitätenmuskulatur als auch für den Großteil der Veränderungen am Extremitätenskelett und an den Gürteln, denn diese für die Lokomotion auf festem Substrat vorteilhaften Entwicklungen machen die Konstruktion gleichzeitig auch tragfähiger, so daß die pedale Fortbewegung zunehmend in flacheren Uferbereichen möglich wird, wo die Gewichtskraft stärker zur Wirkung kommt. Unter diesen Voraussetzungen kann es dann sinnvoll sein, die Tragfähigkeit der Konstruktion so weit zu verbessern, daß schließlich die Fortbewegung an Land unter voller Wirkung der Gewichtskraft möglich wird. Ein solcher Aus-

bau der Tragfähigkeit kann jedoch nur erfolgen, wenn die Konstruktion den durch die zunehmend möglich werdenden Landaufenthalte erschließbaren neuen Lebensraum im Rahmen ihres Lebenszyklus, etwa als Ort vorhandener Nahrungsressourcen oder als Refugium, nutzen kann. Dabei spielt es keine Rolle, welche und wie viele Aspekte des neuen Lebensraums von der Konstruktion aufgrund ihrer Konstitution genutzt werden können. Es ist daher müßig, nach dem wahren Grund für den Landgang der Vorläufer der Tetrapoden zu suchen.

Aus der Perspektive der Entwicklung der Tragkonstruktion stellt sich die sukzessive Erschließung des Lebensraums Land wie folgt dar: Durch die im Zusammenhang mit der Effektivierung der Lokomotion auf festem Substrat stehenden Entwicklungen können die Extremitäten sowohl mehr Gewicht tragen als auch einen stabileren Stand gewährleisten. Im gleichen Zusammenhang gerät das sich interseptal ausdehnende Becken mit seinen dorsalen Enden mehr und mehr in die Nähe der Chorda dorsalis, bis schließlich ein skelettaler Kontakt zu den Wirbelementen entsteht, durch den die Gewichtskraft des Körpers vom Axialskelett direkt auf das Skelett der Hinterextremitäten weitergeleitet werden kann. Durch die schon im Zusammenhang mit der dorsoventralen Abflachung der Ausgangskonstruktion auftretende Verlagerung des Axialantriebs auf den Schwanzabschnitt und die Abgliederung der Rumpfsitenwandmuskulatur von der ventralen Schwanzmuskulatur ergibt sich die bereits in Kapitel 4.5.1 erwähnte Möglichkeit, die Myoseptenverfaltung in dem nur wenig zum Axialantrieb beitragenden Rumpf aufzulösen und zu vereinfachen, wodurch sich die Myosepten bei der Muskelkontraktion nicht mehr aufrichten können und die muskulären Kammern als hydraulische Druckpolster zur Stabilisierung des Rumpfes nutzbar werden (siehe auch Kapitel 5.3.2). Beim Schultergürtel besteht zwar kein skelettaler Kontakt mit dem Axialskelett, doch bildet er zusammen mit den hydraulischen Untereinheiten des Rumpfes (Bauchcoelomkammer, hypaxonische und epaxonische Muskulatur) eine mechanisch kohärente Einheit, durch die die Gewichtskraft des Körpers auf die Vorderextremitäten übertragen werden kann. Wenn Rippen vorhanden sind oder neu entstehen¹⁰¹, können diese zur weiteren Rumpfaussteifung genutzt werden, wodurch der muskuläre Aufwand zur Stabilisierung des Rumpfes verringert werden kann.

Die bis hierhin dargestellten Entwicklungen, die potentiell im Sinne einer Tragkonstruktion genutzt werden können, entstehen noch im Wasser im Zusammenhang mit der Effektivierung der Lokomotion auf festem

¹⁰¹ In Kapitel 5.4.1 wurde schon an verschiedenen Stellen darauf hingewiesen, daß die evolutionären Entstehungsbedingungen von Rippen noch nicht ausreichend geklärt sind und daß die Frage, ob eine rippenlose Fisch-Konstruktion als Vorläufer für die mit Rippen ausgestattete hypothetische Tetrapoden-Konstruktion in Frage kommen kann oder nur eine, die schon Rippen besitzt, zur Zeit noch nicht beantwortet werden kann.

Substrat. Sie erlauben es der Konstruktion, in flachere Uferbereiche vorzudringen. Der Aufwand, den hierdurch zunehmend unter die Wirkung der Gewichtskraft geratenden Rumpf zu stabilisieren, kann sowohl durch skelettale als auch durch muskuläre Abwandlungen verringert werden. Dabei ist zu bedenken, daß die einzelnen Elemente der Tragkonstruktion, wie in Kapitel 5.3.2 ausführlich erläutert, immer im Zusammenhang mit der kohärenten Gesamtheit der Hülle-Füllungs-Konstruktion gesehen werden müssen, denn weder die Skelettelemente (Wirbelelemente, Rippen) noch die hydraulischen Kammern des Rumpfes (Chorda dorsalis, Bauchcoelomkammer, hypaxonalische und epaxonalische Muskulatur) stabilisieren bzw. tragen den Körper allein. Es ist die kohärente Gesamtheit der Hüllen und Füllungen sowie der integrierten verspannenden und versteifenden Strukturen, die in ihrer voneinander abhängigen Wechselwirkung die sich entwickelnde Tragkonstruktion darstellen. Da im Gegensatz zu dieser Sichtweise nach dem im gegenwärtigen Wissenschaftsbetrieb allgemein gängigen Vorstellungen das Skelett als die den Körper im Sinne eines Gerüsts tragende Struktur betrachtet wird, an der die Muskeln als reine Zugelemente angreifen (siehe Kapitel 5.3.2 u. 5.3.3), liegen bislang nahezu keine empirischen Daten zur hydraulischen Stabilisierung bzw. zur Wechselwirkung zwischen den hydraulischen Kammern und den versteifenden Strukturen der Tragkonstruktion rezenter Tetrapoden vor. So beruhen die bisherigen biomechanischen Analysen nahezu ausnahmslos auf entfleischten Wirbelsäulen. Empirische Untersuchungen, die die hier vertretene Sichtweise berücksichtigen, gibt es bislang allenfalls in Ansätzen (etwa MORLOCK et al. 1996). Aus diesem Grund sind die Zusammenhänge bei der Rumpfstabilisierung noch nicht genug verstanden, um die Evolution der Tragkonstruktion, insbesondere die damit verbundene Abwandlung des Axialskeletts, biomechanisch begründet rekonstruieren zu können. Hierzu müßten zuvor umfangreiche Untersuchungen an rezenten Tetrapoden unter den genannten Gesichtspunkten durchgeführt werden, die jedoch sowohl die mir zur Verfügung stehenden technischen Möglichkeiten als auch den Rahmen dieser Arbeit bei weitem überschreiten würden. Trotz dieser Wissenslücken sollen wenigstens einige Zusammenhänge, die bei der weiteren Entwicklung der Tragkonstruktion von Bedeutung sind, dargestellt werden.

Im Grunde sind nur geringe Abwandlungen des Axialskeletts nötig, um von den Bedingungen der Ausgangskonstruktion zu denen der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion zu gelangen. In beiden Fällen liegen aus mehreren Elementen zusammengesetzte Wirbelkörper (rachitome Wirbelkörper) vor, die die Chorda dorsalis vollständig umhüllen (siehe Kapitel 5.3.1 und 5.4.3). Beim freien Stand unter Wirkung der Gewichtskraft werden diese von der sie umgebenden Rumpfmuskulatur hydraulisch gestützt und über den Zug der verspannenden Septen untereinander auf Distanz gehalten, so daß sie im kohärenten Zusammenhang mit der Chor-

da dorsalis und den als hydraulische Polster wirkenden Myotomen Kräfte aufnehmen können. Eine Verringerung des muskulären Stabilisierungsaufwands kann erreicht werden, wenn die Wirbelelemente dorsal der Chorda dorsalis durch die Entwicklung von sich überlappenden paarigen Fortsätzen (Prae- und Postzygapophysen) an den anterioren und posterioren Enden der Neuralbögen miteinander Kontakt aufnehmen (siehe Kapitel 5.3.1). Beim Durchbiegen des Rumpfes nach ventral werden die auf der Druckseite, also dorsal der Chorda dorsalis, liegenden Wirbelelemente gegeneinander gedrückt, während die auf der Zugseite befindlichen ventralen Elemente voneinander weggezogen werden. Durch die wechselseitig ineinandergreifenden und durch Bindegewebe verbundenen paarigen Fortsätzen (Prae- und Postzygapophysen) werden die Neuralbögen so miteinander verkettet, daß neben der Chorda dorsalis eine weitere druckstabile Strebe entsteht, die ein ventrales Durchbiegen des Rumpfes verhindert, die laterale Beweglichkeit jedoch nicht einschränkt. Die genannte Entwicklung der paarigen Fortsätze (Prae- und Postzygapophysen) an den anterioren und posterioren Enden der Neuralbögen steht in direktem Zusammenhang mit einer distalen Verlängerung und craniocaudalen Verbreiterung der Neuralfortsätze. Diese ergibt sich wiederum im Zusammenhang mit der Stabilisierung des Rumpfes gegenüber Verdrillungen der Körperlängsachse, die dadurch auftreten, daß während der pedalen Fortbewegung mindestens ein Bein vom Boden abgehoben sein muß (siehe Kapitel 5.3.3, Abb. 5.27). Durch die Verbreiterung der Neuralfortsätze nimmt der Abstand zwischen diesen immer mehr ab, bis sie schließlich nahezu lückenlos nebeneinander stehen. Gleichzeitig erfolgt eine distale Verlängerung bis zur Rückenlinie. Da die Neuralfortsätze fest in das mediane Septum integriert sind, ergibt sich durch deren Höhe und deren nahezu lückenlosen Verband eine hohe Stabilität gegenüber der Verdrillung der Körperlängsachse. Eine Folge des genannten Aufbaus der Neuralfortsätze besteht darin, daß deren distale Enden bei einer ventralen Durchbiegung des Rumpfes gegeneinander stoßen würden. Dies wird jedoch durch die miteinander in Kontakt stehenden paarigen Fortsätze an den Neuralbögen (Prae- und Postzygapophysen) und die hydraulischen Kammern der epaxonalen Muskulatur verhindert. Entsprechend ist die dorsoventrale Beweglichkeit des Rumpfes auf ein Minimum beschränkt. Inwieweit hierbei die dermalen Schalenelemente (Schuppen) der dorsalen Körperhülle eine Rolle spielen, ist auf dem gegenwärtigen Kenntnisstand nicht beantwortbar (siehe Kapitel 5.4.1). Die laterale Beweglichkeit bleibt von den aufgeführten Umkonstruktionen des Axialskeletts unbeeinflusst, sofern eine senkrechte oder nur wenig geneigte Ausrichtung der Neuralfortsätze vorliegt.

Im Schwanzbereich sind die Umstrukturierungen des Axialskeletts gegenüber der Ausgangskonstruktion geringer als im Rumpf, da der Schwanz nicht zum Tragen der Konstruktion beiträgt und außerdem nach wie

vor in gleicher Weise wie bei der Ausgangskonstruktion zur axialen Schwimmfortbewegung eingesetzt wird. So entwickeln sich hier keine paarigen Fortsätze (Prae- und Postzygapophysen) an den Neuralbögen. Entsprechend der für den Axialantrieb notwendigen Beweglichkeit sind die Neuralfortsätze im Schwanzbereich schmal und neigen sich gemäß dem schrägen Verlauf der Myosepten nach caudodorsal. Das gleiche gilt in spiegelsymmetrischer Weise für die diesen ventral gegenüberliegenden Hämlfortsätze. Solange die Konstruktion stark ans Wasser gebunden ist, bleibt auch der Flossensaum mit seinen Flossenstützen (Radien) und Flossenstrahlen erhalten. Mit zunehmend terrestrischer Lebensweise können diese Strukturen jedoch abgebaut und der Schwanzquerschnitt von einer hochovalen in eine eher runde Form überführt werden. Durch die geringere Abwandlung des Axialskelett des Schwanzes gegenüber der des Rumpfes weisen die Wirbelelemente in den beiden Körperregionen somit eine unterschiedliche Gestalt auf. Der Übergang zwischen diesen erfolgt jedoch nicht abrupt, sondern kontinuierlich, indem im anterioren Schwanzabschnitt intermediäre Wirbelformen eingeschaltet sind.

Obwohl der Beitrag der Skelettelemente für das Tragen des Körpers zunimmt, bleibt die Tragkonstruktion jedoch vom Prinzip her hydraulisch stabilisiert. Dies kommt auch darin zum Ausdruck, daß die Neuralfortsätze entsprechend ihrer mechanischen Eingliederung in die septalen Strukturen der gleichmäßig gekammerten epaxialen Muskulatur alle gleich lang sind. Es ist auch zu bezweifeln, daß ein Axialskelett aus zusammengesetzten Wirbelkörpern ohne hydraulische Stabilisierung funktionstüchtig wäre. PARRINGTON (1967) konnte anhand eines einfachen Wirbelsäulenmodells, bestehend aus einem Gummistab als Chorda dorsalis und Wirbeln aus Holz zeigen, daß eine Verwindung um die Längsachse der Wirbelsäule bei zusammengesetzten Wirbeln um 50% stärker möglich ist als bei Vollwirbeln. Er schloß daraus, daß die rachitomen Wirbelsäulen der frühen Tetrapoden aus lokomotionsmechanischen Gründen und wegen ihrer vergleichsweise geringen Länge dafür konstruiert seien, Verdrillungen um die Längsachse zuzulassen. Aus der von mir vertretenen Sicht der Funktionsweise einer rachitomen Wirbelsäule zeigt der Versuch jedoch, daß diese ohne die Einbindung der Wirbelelemente in die gekammerte Konstruktion und die damit verbundene hydraulische Stabilisierung einfach nicht funktionstüchtig ist. Im kohärenten Gefüge der Konstruktion wäre die Verdrillung der Längsachse, wie oben gezeigt wurde, stark eingeschränkt. Mit einem Wirbelsäulenmodell, das die Einbindung der Wirbelelemente in die Verspannungsstrukturen der hydraulischen Hüllefüllungs-Konstruktion berücksichtigt, müßte dies grundsätzlich auch nachweisbar sein. Dabei könnten auch Erkenntnisse über die Rolle der dermalen Schalenelemente (Schuppen) bei der Stabilisierung des Rumpfes gewonnen werden und unter welchen Bedingungen diese reduzierbar sind. Da ein entsprechendes Modell bislang nicht

existiert, können hierzu jedoch noch keine empirisch gestützten Aussagen gemacht werden (siehe hierzu auch Kapitel 5.4.1). Das gleiche gilt auch für die sukzessive Einschnürung der Chorda dorsalis durch die sich zentripetal ausbreitenden Wirbelelemente. Da dieser Prozeß auch auf der Grundlage einer voll aquatischen Fisch-Konstruktion in Gang gesetzt werden kann (siehe Kapitel 5.4.1 u. 5.4.2), muß die sukzessive Einschnürung der Chorda dorsalis bei der Entstehung von Tetrapoden-Konstruktionen nicht unbedingt im Zusammenhang mit der Verbesserung der Tragkonstruktion ausgelöst worden sein. Andererseits kann letzteres jedoch auch nicht ausgeschlossen werden. Sicher ist, daß sich die zentripetale Ausbreitung der Wirbelelemente auf die Beweglichkeit und Belastbarkeit des Rumpfes auswirkt und diese Veränderung im Zusammenhang mit der Verbesserung der Tragkonstruktion genutzt werden kann. Der Prozeß der sukzessiven Einschnürung der Chorda dorsalis kann auf verschiedene Weise erfolgen und je nachdem, welcher Bestandteil sich ausbreitet, zu unterschiedlichen Wirbeltypen führen (neorachitome, diplomere, stereospondyle, embolomere, seymouriomorphe, leposponyle, phylospodyle u. pseudozentrale Wirbelkörper; zusammengestellt nach ROMER 1947, WAKE 1979, STARCK 1979 u. MÜLLER 1985). Unklar bleiben dabei die Umstände, die bei der Entstehung von Vollwirbeln dazu führen, daß sich im einen Fall die ventralen (Interzentra bzw. Hypozentra), im anderen Fall die dorsalen (Pleurozentra) und in wieder einem anderen Fall sowohl die dorsalen als auch die ventralen Wirbelelemente (Pleurozentra + Interzentra bzw. Hypozentra) vergrößern und zu Vollwirbeln heranwachsen. Solange kein biomechanisches Modell vorliegt, das erklärt, wie sich die genannten Abwandlungen auf die Konstruktion auswirken, können die verschiedenen Entwicklungswege nicht rekonstruiert werden, so daß auch keine Kriterien vorliegen, nach denen beurteilt werden kann, ob bzw. wie die verschiedenen Wirbeltypen evolutionär ineinander überführbar sind. Bislang können die gebräuchlichen Bezeichnungen für die Wirbeltypen nur rein topographischer Natur sein. Sie reflektieren weder die funktionellen Zusammenhänge, noch können sie auf dem gegenwärtigen Kenntnisstand für bestimmte evolutionäre Entwicklungsstadien stehen. Obwohl eine aus zusammengesetzten Wirbelkörpern bestehende Wirbelsäule (rachitome Wirbelsäule), wie sie für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion rekonstruiert wurde, sicherlich als Ausgangspunkt für die Entwicklung zahlreicher Wirbelsäulentypen angenommen werden kann, sollte diese jedoch nicht als unvollkommenes Übergangsstadium betrachtet werden, sondern eher als eine von zahlreichen Realisierungsmöglichkeiten, die zur Entwicklung einer funktionstüchtigen Tragkonstruktion führt. Für diese Interpretation spricht die Tatsache, daß rachitome Wirbelsäulen nicht nur auf die bislang ältesten Tetrapoden des Devons beschränkt sind, sondern daß sie über einen Zeitraum von vielen Millionen Jahren parallel zu Formen mit anderen Wirbelsäulentypen mindestens bis ins Perm fortbestanden. Wie bereits erwähnt, ist eine rachi-

tome Wirbelsäule, aus der hier vertretenen Sicht, nur funktionstüchtig, wenn sie in eine gleichmäßig segmental gekammerte, hydraulische Rumpfkonstruktion eingebunden ist. Möglicherweise wird durch die Entstehung von Vollwirbeln die Voraussetzung geschaffen, um die epaxiale Rumpfmuskulatur sukzessive zu desegmentalisieren und schließlich unter bestimmten Nutzungsbedingungen umstrukturieren zu können. Es wäre denkbar, daß bei der Entstehung einer Tragkonstruktion mit rachitomer Wirbelsäule, wie sie für die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion rekonstruiert wurde, noch die Option zur Entwicklung von Vollwirbeln vorlag, während sie später, aufgrund von strukturellen Veränderungen im Rahmen einer Ökonomisierung des „rachitomen Tragkonstruktionstyps“, nicht mehr offen stand. Da bislang noch kein biomechanisches Modell vorliegt, nach dem die Abwandlungsmöglichkeiten der Tragkonstruktion und des darin integrierten Axialskeletts bestimmt werden können, ist die hier aufgestellte These zugegebenerweise recht spekulativ.

Bisher wurden im Rahmen der dargestellten Entwicklung der Tragkonstruktion nur die Veränderungen berücksichtigt, die sich im Zusammenhang mit der Stabilisierung des Rumpfes auf der Druckseite ergeben. Eine Stabilisierung der Körperachse kann jedoch prinzipiell auch durch eine Verstärkung der Spannungsstrukturen der Zugseite erfolgen. Je weiter die stabilisierenden Strukturen von der neutralen Biegezone der Chorda dorsalis entfernt sind, um so wirksamer verhindern sie ein ventrales Durchbiegen sowie eine Verdrillung des Rumpfes. Da sich direkt ventral der Chorda dorsalis die Bauchcoelomkammer befindet, sind der Ausbreitung der ventralen Wirbelelemente in der Sagittalebene enge Grenzen gesetzt, so daß eine Verstärkung der sie spannenden Bindegewebsstrukturen nicht sehr viel zur Stabilisierung des Rumpfes beiträgt. Wirksamer ist dagegen eine ventrolaterale Ausbreitung des Axialskeletts entlang der Interseptalkanäle der Bauchcoelomkammer in Form von Rippen. Durch diese skelettale Aussteifung des Rumpfes kann der muskuläre Tragaufwand reduziert werden. Wenn die Fähigkeit zu lateralen Körperbiegungen aus lokomotorischen Gründen nicht eingeengt werden darf, müssen die Rippen schmal bleiben, um den Rumpf nicht zu rigide zu machen. Bei *Ichthyostega*, dessen breite Rippen wellblechartig miteinander überlappen (siehe Kapitel 5.2.1), ist die Rumpfbeweglichkeit nahezu völlig stillgelegt. Eine solche totale Rigidisierung des Rumpfes kann auch nicht folgenlos für andere Körperfunktionen bleiben, etwa für die Ventilation oder das Fassungsvermögen der Eingeweide. Im Fall von schmalen bzw. fehlenden Rippen müssen die verbleibenden Freiheitsgrade der Rumpfbeweglichkeit muskulär unterdrückt werden. Dies gilt insbesondere für Verdrillungen der Körperlängsachse während der Lokomotion, wie sie am stärksten in Phasen kontralateraler Zweibeinkontakte bei Tragangarten auftreten (siehe Kapitel 5.3.3). Einer Verdrillung der Körperlängsachse kann muskulär entgegengewirkt werden, wenn Teile der

Rumpfsseitenwandmuskulatur einen schrägen Verlauf nehmen. Da, je nachdem welches kontralaterale Beinpaar belastet wird, die Verwindung im oder gegen den Uhrzeigersinn erfolgt, muß die Rumpfsseitenwandmuskulatur mindestens in zwei Lagen untergliedert sein, so daß die Muskelfasern der einen Lage von craniodorsal nach caudoventral und die der anderen Lage von cranioventral nach caudodorsal verlaufen können. Da sich Ansätze eines lagigen Aufbaus der Rumpfsseitenwandmuskulatur auch bei Fisch-Konstruktionen finden¹⁰² (MAURER 1913), kann die Entwicklung einer für Tetrapoden kennzeichnenden Muskelkonfiguration der Rumpfsseitenwand durch geringe Abwandlung gegenüber der Ausgangskonstruktion sukzessive vonstatten gehen, so daß die Verdrillung der Körperlängsachse zunehmend besser muskulär unterbunden werden kann. Durch den gekreuzten Faserverlauf der Muskellagen der Rumpfsseitenwand kann die Bauchcoelomkammer besser gleichmäßig unter Druck gesetzt werden, so daß diese möglicherweise ebenfalls als Bestandteil der Tragkonstruktion genutzt werden kann. Über die Bedingungen, unter denen eine weitere Untergliederung der Rumpfsseitenwandmuskulatur in zusätzliche Lagen erfolgt, wie sie schließlich bei

¹⁰² Bei Fisch-Konstruktionen ergibt sich ein lagiger Aufbau der Rumpfsseitenwandmuskulatur im wesentlichen im vorderen Rumpfbereich. Der Grund hierfür liegt vermutlich darin, daß der größte Teil der am Kopf angreifenden Rumpfsseitenwandmuskulatur während der Entstehung der Gnathostomen-Konstruktion durch die Ausweitung der Kiementaschen nach dorsal verdrängt wird (siehe Kapitel 3.3.3 bis 3.3.5), während ein kleinerer Teil sich nach ventral verlagert. Dadurch kommt es zu einer keilförmigen, cranial beginnenden Aufspaltung der Rumpfsseitenwandmuskulatur in einen dorsalen und einen ventralen Teil, so daß die Muskelfasern zum Kopf hin im einen Fall nach craniodorsal und im anderen Fall nach cranioventral verlaufen. Die durch die Aufspaltung entstehende keilförmige Lücke kann dadurch klein gehalten werden, wenn sich die beiden Teile der Rumpfsseitenwandmuskulatur an ihrer Kontaktstelle gegenseitig überlappen, so daß im Überlappungsbereich schließlich zwei Muskellagen vorliegen. Wenn sich dieser Überlappungsbereich nach caudal vergrößert, wird die Rumpfsseitenwandmuskulatur zunehmend zweilagig. Von lateral betrachtet ergibt sich dann folgendes Bild: Die oberflächliche Muskellage entspringt dorsal am Hinterkopf, während die tiefe Lage ventral im Unterkieferbereich angreift. Von dort aus verlaufen die beiden Muskellagen schräg aufeinander zu, bis sie sich treffen und schließlich überlappen. Die Muskelfasern der oberflächlichen Lage verlaufen dementsprechend von craniodorsal nach caudoventral, während die der tiefen Lage von cranioventral nach caudodorsal weisen, so daß ein sich überkreuzender Faserverlauf vorliegt. In caudaler Richtung nehmen die Muskelfasern der beiden Lagen zunehmend einen achsenparallelen Verlauf an, bis sie schließlich gleich ausgerichtet sind, so daß die Rumpfsseitenwandmuskulatur wieder einlagig wird und letztlich in caudaler Richtung am Rumpfe in die epaxionische Schwanzmuskulatur übergeht. Durch diesen Aufbau, der auch von den rezenten Sarcopterygiern *Protopterus* und *Lepidosiren* bekannt ist (MAURER 1913), können die von der kräftigen Schwanzmuskulatur während der axialen Fortbewegung erzeugten Zugkräfte gleichmäßig auf den dorsalen und ventralen Teil des Kopfes geleitet werden, so daß der Kiemenbereich frei von Zugkräften bleibt.

rezenten Tetrapoden auftritt (bei urodelen Amphibien: *M. obliqui externi superficialis et profundus*, *M. obliquus internus* u. *M. transversalis*), können auf dem gegenwärtigen Kenntnisstand bislang keine Aussagen gemacht werden. Neben den dargestellten Komponenten der Tragkonstruktion kann auch die Bauchmuskulatur einen Beitrag zur Stabilisierung des Rumpfes leisten, indem sie zum einen den auf die Ventralseite wirkenden Zugkräften direkt entgegenwirkt und zum anderen die Bauchcoelomkammer unter Druck setzt. Hierzu sind gegenüber den Verhältnissen bei der Ausgangskonstruktion keine größeren Abwandlungen nötig.

Bei den bis hierhin dargestellten Entwicklungen, die eine Verbesserung der Tragfähigkeit der Konstruktion bewirken, wurde im wesentlichen der Weg verfolgt, der auf der Grundlage der Ausgangskonstruktion zu den Verhältnissen der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion führt. Dabei wird an einigen Stellen des rekonstruierten Verlaufs deutlich, daß innerhalb der einzelnen Entwicklungsschritte jeweils eine gewisse Bandbreite an strukturellen Möglichkeiten vorliegt, die Tragfähigkeit der Konstruktion zu verbessern. Es ist daher zu vermuten, daß sich bei der Entstehung der Tetrapoden, je nach den vorliegenden konstruktiven Voraussetzungen und den speziellen Nutzungsbedingungen des entsprechenden Konstruktionsniveaus, gleich mehrere Tragkonstruktionstypen parallel entwickeln konnten. Welche Variante evolutionär entsteht, hängt beispielsweise davon ab, ob Rippen vorliegen, ob die laterale Beweglichkeit des Rumpfes aus lokomotorischen Gründen eingeschränkt werden darf oder nicht oder ob dermale Schalelemente (Schuppen) innerhalb der Verspannungskonstruktion eine Rolle spielen. Einen bedeutenden Faktor stellt dabei auch die Körpergröße dar, denn das Problem, das volle Körpergewicht zu tragen, ist für eine kleine Konstruktion leichter zu bewältigen als für eine große. Eine Möglichkeit, den Tragaufwand zu reduzieren, besteht daher in der Verringerung der Körpergröße gegenüber der Ausgangskonstruktion.

Bei kleinen Konstruktionen (<10 cm gegenüber 20-50 cm bei der Ausgangskonstruktion) ist auch der Bedarf an versteifenden Strukturen nicht so hoch. So kann das Becken und der Schultergürtel hier weniger massiv sein als bei großen Formen. Insbesondere die dermalen Teile des Schultergürtels können stark reduziert werden. Es besteht hier auch keine Notwendigkeit, das unpaare ventrale Demalelement (*Interclavicula*) gegenüber der Ausgangskonstruktion zu vergrößern. Statt dessen kann es bei seiner Reduktion zu einer Überlappung (*Arcizonie*) der ventralen Schenkel des endoskelettalen Schultergürtels (*Coracoide*) kommen. Prinzipiell kann der gesamte dermale Schultergürtel sogar restlos reduziert werden. Es verbleibt dann allein der endoskelettale Schultergürtel, der somit prinzipiell auch völlig aus Knorpel bestehen kann (etwa bei urodelen Amphibien). Es zeigt sich also auch im Fall des Schultergürtels, daß während der Entwicklung der Tragkonstruktion zahlrei-

che strukturelle Realisierungsmöglichkeiten offen stehen. Bei kleinen Konstruktionen sind auch die Rippen und/oder die dermalen Schalelemente (Schuppen) nicht unbedingt zur Stabilisierung des Rumpfes notwendig, sofern ein entsprechend stabiles Axialskelett aus Vollwirbeln vorliegt, deren Neuralbögen an ihren anterioren und posterioren Enden über paarige Fortsätze (*Prae- und Postzygapophysen*) miteinander verbunden sind. Unter diesen Bedingungen wird die Körperhülle von ihrer mechanischen Beanspruchung stark entlastet. Spätestens jetzt kann die schwere Rhomboidbeschuppung reduziert werden, wodurch sich der Tragaufwand weiter verringert. Wie in Kapitel 5.4.1 ausführlich dargestellt, besteht im Fall einer geringen mechanischen Bedeutung der Körperhülle die Möglichkeit, die Haut respiratorisch zu nutzen, denn einer Verringerung der Diffusionsbarriere und einer stärkeren Vaskularisierung des Integuments steht nun mechanisch nichts mehr im Wege. Diese Entwicklung tritt jedoch nur ein, wenn dadurch eine Ökonomisierung des Respirationprozesses erfolgt. Hierzu sind in Kapitel 5.4.1 verschiedene Bedingungen rekonstruiert worden, unter denen eine zunehmende Nutzung der Haut als Respiationsorgan evolutionär erfolgen kann. In jedem Fall darf die Konstruktion eine bestimmte Körpergröße nicht überschreiten, damit die respiratorisch nutzbare Körperoberfläche im Verhältnis zum Körpervolumen groß genug ist, um den Anforderungen des Gasaustauschs gerecht zu werden. Je nachdem welche Umstände vorliegen, wie hoch etwa die Stoffwechselrate, die Umgebungstemperatur oder der CO_2 - bzw. O_2 -Gehalt des Wassers ist, können, bezogen auf die Respiationsform, unterschiedliche evolutionäre Wege beschritten werden. So kann sich auf der Grundlage der Ausgangskonstruktion, die über einen bimodalen Respiationsmechanismus (Kiemen + Lunge) verfügt, mit der Entstehung der Hautatmung eine trimodale Respiationsform (Kiemen + Lunge + Haut) entwickeln. Die respiratorische Nutzung der Haut kann aber unter bestimmten Bedingungen auch einen Verlust der Kiemen nach sich ziehen, so daß die Respiration weiterhin bimodal erfolgt, jedoch nun über die Lunge und die Haut. Es wurden aber auch Bedingungen aufgezeigt, unter denen neben den Kiemen auch die Lunge reduziert werden kann, so daß nur die Hautatmung als monomodale Respiationsform verbleibt. Schließlich wurden Umstände rekonstruiert, unter denen es bei einem bimodal über die Lunge und die Haut respirierenden Organismus wieder zu einer Reduktion der Hautatmung und zu einer monomodalen Lungenatmung kommen kann. Durch die im Zusammenhang mit der Entwicklung der Hautatmung stehenden Abwandlungen (stärkere Vaskularisierung, Verringerung der Diffusionsbarriere) kann das Integument neben seiner respiratorischen Nutzung zu einem multifunktionalen physiologischen Organ umstrukturiert werden, wie es bei den rezenten Amphibien vorliegt (siehe Kapitel 5.4.1). Dies wirkt sich auf die weiteren evolutionären Entwicklungsoptionen der Konstruktion so aus, daß, selbst wenn die Haut ihre respiratorische Funktion sekundär verliert, weder die Möglich-

keit besteht, die Körperhülle wieder zur Kraftübertragung zu nutzen, noch die Diffusionsbarriere zur Verhinderung von Austrocknung wieder zu erhöhen und die Vaskularisierung zu verringern. Zum einen ist dadurch die Körpergröße von terrestrischen Formen dieses Konstruktionstyps auf vergleichsweise kleine Konstruktionen beschränkt und zum anderen besteht dadurch keine Möglichkeit, evolutiv von diesem Integumenttyp zu einer hornbeschuppten Reptilienhaut zu gelangen. Da Rippen bei kleinen Formen für die Funktionstüchtigkeit der Tragkonstruktion nicht nötig sind (die Ausgangskonstruktion wird nach Kapitel 5.4.3 als rippenlos angenommen) und die dermalen Schalenelemente reduziert wurden, besteht keine Möglichkeit, einen aspirativen Ventilationsmechanismus evolutionär zu entwickeln (Kapitel 5.4.1). Daher kann die Lungenventilation hier nur über eine Effektivierung der Bukkalpumpe verbessert werden.

Bei vergleichsweise großen Formen (>40 cm), wie der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion, ist die Tragkonstruktion stärkeren mechanischen Zwängen als bei kleinen unterworfen. Dies äußert sich, wie bereits erwähnt, in einem massiven Schultergürtel, dessen Dermalen, trotz der Verdrängung durch den sich ausbreitenden endoskelettalen Schultergürtel, nach wie vor eine große Rolle spielen. Dies gilt insbesondere für die zwischen den Schultergelenken liegenden und daher im freien Stand großen Kräften ausgesetzten, paarigen und unpaaren ventralen Schultergürtelglieder (Coracoide u. Interclavicula). Es kann auch davon ausgegangen werden, daß Rippen zur Stabilisierung des Rumpfes bei einer Konstruktion dieser Größenordnung von großer Bedeutung, wenn nicht sogar unverzichtbar für die Tragkonstruktion sind. Möglicherweise spielen hierbei auch die dermalen Schalenelemente (Schuppen) eine nicht unwesentliche Rolle (siehe Kapitel 5.4.1). Da die mechanischen Anforderungen an die Haut bei großen Konstruktionen höher sind als bei kleinen, sind einer Verringerung der Diffusionsbarriere und einer Vaskularisierung des Integuments enge Grenzen gesetzt. Da zudem für eine respiratorische Nutzung des Integuments ein ungünstiges Verhältnis zwischen Körperoberfläche und Körpervolumen besteht, ist damit der evolutionäre Weg zur Entwicklung einer effizienten Hautatmung zunächst versperrt. Durch diesen Umstand kann das Integument als Diffusionsbarriere zur Verhinderung von Austrocknung während der Landaufenthalte genutzt und in dieser Hinsicht weiterentwickelt werden. Schließlich ermöglicht die vermutlich im Zusammenhang mit der Tragkonstruktion entstandene skelettale Aussteifung des Rumpfes durch Rippen die Entwicklung eines aspirativen Ventilationsmechanismus. Dieser kann, wie in Kapitel 5.4.1 gezeigt wurde, strukturell verschieden realisiert werden, so daß je nach Ausgangsbedingung evolutionär Konstruktionen mit unterschiedlichen aspirativ arbeitenden Ventilationsapparaten entstehen können. Eine Möglichkeit besteht in der Erzeugung von Unterdruck durch die Bewegung der Rippen. Voraussetzung

hierfür ist, daß die Rippen nicht unbeweglich in die Verspannungsstrukturen eingebunden sind, daß die Rumpfsseitenwandmuskulatur lagig aufgebaut und gegeneinander verschieblich ist, daß zumindest ein Teil dieser Muskulatur direkt an den Rippen angreift und daß die Rippen durch die Entwicklung eines Halses mechanisch vom Schädel abgekoppelt sind (siehe hierzu auch PERRY 1989). Um diese Voraussetzungen zu erfüllen, muß der evolutionäre Vorläufer über eine Tragkonstruktion verfügen, bei der der Rumpf im wesentlichen von der Wirbelsäule stabilisiert wird und die myomere Gliederung der Axialmuskulatur aufgegeben wurde. Solange die Rippen, wie bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion, myoseptal in die hydraulisch stabilisierte, gekammerte Rumpfkonstruktion eingebunden sind, kann dieser Ventilationsmechanismus nicht realisiert werden. Trotzdem besteht auf dieser konstruktiven Grundlage die Möglichkeit zu einer aspirativen Ventilation, sofern andere Strukturen zur Erzeugung eines Unterdrucks vorhanden sind. Dies wäre etwa durch die Bewegung eines die Bauchcoelomkammer teilenden Septums denkbar, wie es bei bestimmten rezenten Tetrapoden in Form des postpulmonalen und/oder des posthepatischen Septums realisiert ist. Inwiefern solche Ventilationsmechanismen bei den frühen Tetrapoden verwirklicht waren, läßt sich anhand von Fossilien bislang nicht bestimmen. Denkbar wäre jedoch, daß die von zahlreichen frühen Tetrapoden bekannte Bauchbeschuppung, wie schon an anderer Stelle erwähnt (Kapitel 5.4.1), für die Erzeugung des Unterdrucks genutzt wurde. Falls das der Fall sein sollte, stellt sich die Frage, ob dies ein Übergangsstadium zu einem durch Rippenbewegung erzeugten Aspirationsmechanismus sein kann oder ob dadurch eine Abwandlung des Ventilationsapparates nicht mehr möglich ist und die Konstruktion damit auf diesen Ventilationsstyp festgelegt bleiben muß. Hierzu kann auf dem gegenwärtigen Kenntnisstand jedoch noch keine Antwort gegeben werden. Von welcher Struktur auch immer der Unterdruck erzeugt wird, in jedem Fall darf der Rumpf bei der Inhalation möglichst an keiner Stelle nachgeben, so daß, sofern diese Aufgabe nicht von der Beschuppung erfüllt wird, eine Aussteifung des Rumpfes durch Rippen für die Funktionstüchtigkeit eines aspirativen Ventilationsmechanismus unbedingt notwendig ist. Bei einer zunehmenden Leistungssteigerung der Aspirationspumpe kann der weniger effiziente bukkale Ventilationsmechanismus der Ausgangskonstruktion sukzessive abgelöst werden, was zu den Verhältnissen bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion führt. Der aspirative Ventilationsmechanismus ermöglicht eine effektive Eliminierung des CO_2 , so daß die Kiemen auch für diesen Zweck nicht mehr benötigt werden und sie damit prinzipiell völlig reduziert werden können. Aus dem ursprünglich bimodalen Respirationsmechanismus der Ausgangskonstruktion (Kiemen + Lunge) kann sich somit ein monomodaler entwickeln, durch den die Konstruktion respiratorisch unabhängig von Wasseraufenthalten wird.

Die dargestellten Zusammenhänge zeigen, daß die Körpergröße die evolutionären Entwicklungsoptionen der jeweiligen Konstruktion sowohl morphologisch als auch physiologisch nachhaltig beeinflusst. Auf der Grundlage der beiden angesprochenen Größenkategorien ergeben sich evolutionär offenbar zwei Hauptwege, bei denen der Zusammenhang zwischen der Tragkonstruktion, den Respirationsmodi und dem Ventilationsmechanismus deutlich wird. Der Weg der Formen, die eine geringe Körpergröße aufweisen, führt zu Konstruktionen, wie sie durch die rezenten urodelen und anuren Amphibien repräsentiert werden. Sie weisen keine Rippen auf, das Becken und der Schultergürtel sind wenig massiv, die Körperhülle wird mechanisch gering beansprucht und ist als multifunktionales physiologisches Organ ausgebildet, das unter anderem respiratorisch genutzt werden kann, und die Lungenventilation erfolgt über eine Bukkalpumpe (nicht bei sekundär lungenlosen Formen). Bei den Formen, die bei einer zunehmend terrestrischen Lebensweise zu einer nahezu reinen Lungenatmung übergehen (z.B. bestimmte voll terrestrische Anuren) stellt die Hautatmung ein für den Landgang notwendiges Übergangsstadium dar. Auf der Grundlage der bimodal (Kiemen + Lunge) respirierenden Ausgangskonstruktion ergibt sich hier zunächst ein trimodaler (Kiemen + Lunge + Haut), danach wieder ein bimodaler (Lunge + Haut) und schließlich ein nahezu monomodaler (nahezu ausschließlich Lunge) Respirationsmechanismus. Bei anderen Formen (z.B. bei lungenlosen Salamandern) kann sich eine voll terrestrische Lebensweise unter bestimmten Voraussetzungen auch auf der Grundlage einer reinen Hautatmung entwickeln. Der evolutionäre Weg der großen Formen führt dagegen zu Konstruktionen, wie sie von den Amnioten repräsentiert werden. Sie besitzen Rippen, das Becken und der Schultergürtel sind als massive Strukturen ausgebildet, die Körperhülle wird als Teil der Tragkonstruktion mechanisch beansprucht, so daß die Haut weder als multifunktionales physiologisches Organ noch zur Respiration genutzt werden kann, und die Lungenventilation erfolgt über eine Aspirationspumpe. Wenn das Integument aufgrund bestimmter Veränderungen der Tragkonstruktion weniger mechanisch beansprucht wird, kann die Haut zwar nachträglich respiratorisch genutzt werden, doch stellt hier die Hautatmung beim Landgang kein notwendiges Übergangsstadium auf dem Weg zu einer monomodalen über die Lunge respirierenden Konstruktion dar. Außerdem besteht auf dieser konstruktiven Grundlage kein Weg zur Entwicklung einer reinen Hautatmung.

Neben den genannten Zusammenhängen beeinflusst die Körpergröße auch andere Bereiche der bionomen Konstruktion, etwa die Lokomotionsoptionen, die Extremitätenstrukturierung, den Wasserhaushalt oder das Beutespektrum. Die Aufzählung ließe sich problemlos fortführen. Dies alles wirkt sich auf die potentiellen evolutionären Entwicklungsmöglichkeiten einer Konstruktion aus. Das Zusammenwirken dieser Faktoren ist

hierbei äußerst komplex. Der dargelegte Zusammenhang zwischen der evolutionären Entwicklung der Tragkonstruktionen, der Respirationsmodi und der Ventilationsmechanismen kann hiervon zwar einen Eindruck vermitteln, bleibt aber vermutlich hinter der tatsächlichen Komplexität der Wechselwirkungen sämtlicher Faktoren zurück. Trotzdem wird an dem angeführten Beispiel deutlich, wie sich morphologische und physiologische Aspekte in ihrer Entwicklung gegenseitig beeinflussen und zur Herausbildung invarianter Konstruktionseigenschaften, etwa die Festlegung auf einen bestimmten Ventilationstyp, führen. Die Abwandlungen der unterschiedlichen Parameter können nur in einer bestimmten Reihenfolge zueinander erfolgen und müssen genau aufeinander abgestimmt sein, wenn die Funktionstüchtigkeit der Konstruktion in jeder Entwicklungsphase erhalten bleiben soll. Da sich bei jedem Entwicklungsschritt neue Zusammenhänge zwischen den einzelnen Faktoren ergeben, werden immer wieder neue Bedingungen geschaffen, durch die sich bestimmte Entwicklungsoptionen ergeben, während andere verlorengehen. Aufgrund solcher irreversiblen Veränderungen wird die Richtung der Entwicklung auf bestimmte Entwicklungslinien festgelegt, die zu einer Vielzahl von Konstruktionstypen führen können. Auch innerhalb der beiden dargestellten Hauptwege gibt es bei der Entwicklung von Tetrapoden-Konstruktionen, wie gezeigt wurde, verschiedene Realisierungsmöglichkeiten, die zu unterschiedlichen Konstruktionstypen führen. Die Bandbreite reicht hier von völlig aquatischen, über amphibisch lebenden bis zu völlig terrestrischen Formen. Außerdem finden sich sicherlich zwischen den beiden Hauptwegen, die ja nur auf den Entwicklungsoptionen zweier Körpergrößenkategorien beruhen, noch zahlreiche andere Wege. Diese zu rekonstruieren wäre eine Aufgabe, die zwar zweifellos lohnenswert wäre, die den Rahmen dieser Arbeit jedoch bei weitem übersteigen würde.

Betrachtet man nur den evolutionären Weg von der Ausgangskonstruktion zur hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion, erscheint der Landgang als zielstrebige Entwicklung. Die gerade dargelegten Ausführungen zeigen jedoch, daß davon nicht die Rede sein kann, denn auf dem Weg zur hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion ergeben sich neben dieser zahlreiche andere Entwicklungsoptionen, die ebenfalls zur Entstehung von Tetrapoden-Konstruktionen führen können, von denen einige auch den Landgang vollziehen. Prinzipiell kann in jeder Landgangphase eine konstruktive Radiation stattfinden, unter voll aquatischen Bedingungen im Flachwasser, im Uferbereich, während einer semiterrestrischen Lebensweise und schließlich an Land. Dabei muß auch bedacht werden, daß die konstruktiven Veränderungen, die diese Lebensbereiche erschließbar machen, in jeder Landgangphase auch zu sekundär aquatischen Formen führen können. Andererseits besteht auch die Möglichkeit, Strukturen, die im Zusammenhang mit der Entwicklung von Tetrapoden-Konstruktionen entstanden sind, aufgrund neu erworbener Konstruktionsei-

genschaften wieder abzubauen. So sind prinzipiell sogar die für die Tetrapoden namensgebenden Gliedmaßen unter bestimmten konstruktiven Voraussetzungen sekundär reduzierbar, so daß auf der Basis unterschiedlicher Konstruktionsniveaus „extremitätenlose Vierfüßer“ entstehen können. Man denke etwa an die zahlreichen rezenten extremitätenlosen Formen wie u.a. die Gymnophiona, die Ophidia, die Amphisbaena, die Anniellidae und die Anguidae oder an die fossile Gruppe der Aistopoda und der Lysorophia. Auch unter diesen finden sich sowohl aquatische, als auch semiaquatische sowie terrestrische Formen. Letztlich muß betont werden, daß zahlreiche der auf der Grundlage der Ausgangskonstruktion entstandenen Tetrapoden-Konstruktionen nie den Landgang vollzogen haben. Das Vorhandensein eines Seitenlinienorgans bei den ältesten Tetrapoden und vielen karbonischen Formen, wie etwa bei den Crassigyrinidae, Loxommatidae und Colosteidae, deutet auf diesen Umstand hin. Zum einen ist also die Entwicklung von Tetrapoden-Konstruktionen nicht mit dem Landgang gleichzusetzen, und zum anderen erweist sich der Landgang selbst nicht als singuläres Ereignis eines bestimmten Konstruktionstyps, sondern als ein Prozeß, der sich über verschiedene Entwicklungslinien zu unterschiedlichen Konstruktionstypen vollzogen hat. Dies zeigt sich sowohl in der Diversität der bislang ältesten Tetrapoden aus dem Oberdevon (Kapitel 5.1 u. 5.2, Liste 5.1) als auch darin, daß bereits im Unterkarbon eine beachtliche Vielfalt an Tetrapodenformen existierte, die nach MILNER (1993) folgenden Gruppen zugeordnet werden: Crassigyrinidae, Baphetidae, Colosteidae, Eoherpetontidae, Proterogyrinidae, Lethiscidae, Ophiderpetontidae und Adelogyrinidae. Unter diesen finden sich sowohl primär aquatische Formen, die ein Seitenlinienorgan aufweisen, als auch solche, die vermutlich eine semiaquatische oder eine voll terrestrische Lebensweise aufwiesen. Ob sich einige der genannten unterkarbonischen Formen von der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion ableiten lassen oder ob diese als Übergangsstadien zu späteren Formen in Frage kommen, kann zur Zeit auf der Basis der hier verwendeten Methode noch nicht beantwortet werden. Hierzu müßte zunächst eine Konstruktionsanalyse dieser Formen erfolgen, mit deren Hilfe dann Konstruktionstypen zu formulieren wären. Diese könnten dann auf ihre Transformierbarkeit überprüft werden. Dieses weite Feld zu bearbeiten stellt jedoch einen gewaltigen Aufwand an Recherchen und Analysen dar, der im Rahmen dieser Arbeit bei weitem nicht geleistet werden kann. Aus diesem Grund wird hier im wesentlichen nur der Weg zur hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion verfolgt, die sich nach den oben ausgeführten Zusammenhängen prinzipiell als Ausgangspunkt für die Evolution von Amnioten-Konstruktionen eignet. Diesen Weg wiederum zu verfolgen und ein entsprechendes Ablaufmodell zu formulieren muß ebenfalls späteren Forschungsvorhaben vorbehalten bleiben.

Zum Abschluß des Ablaufmodells sollen noch einmal die physiologischen Veränderungen, die sich beim Landgang auf dem Weg zur hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion ergeben und bereits in Kapitel 5.4.1 diskutiert wurden, in ihrem Ablauf zusammenfassend dargestellt werden. Bei der Analyse zeigte sich, daß sich wie im Fall der morphologischen Veränderungen zahlreiche physiologische Entwicklungen, die potentiell an Land genutzt werden können, schon im Wasser ergeben, während andere erst im Zusammenhang mit einer semiterrestrischen bis terrestrischen Lebensweise entstehen können. Bei der voll aquatischen Ausgangskonstruktion liegt schon ein bimodaler Respirationmechanismus (Kiemen + Lunge) vor, der eine gewisse Toleranz gegenüber einem hohen CO₂-Partialdruck im Blut notwendig macht. Mit zunehmender Deckung des Sauerstoffbedarfs über die Lunge (siehe auch Kapitel 5.5.1) ergibt sich im Rahmen einer Ökonomisierung des Respirationaufwands eine effektivere Pufferung des Blut-pH, die mit einer Verkleinerung des Kiemenapparates einhergeht. Dies erfolgt, indem die afferenten und efferenten Branchialarterien einiger Kiemenbögen, wie bei dem rezenten Lungenfisch *Protopterus* (JOHANSEN et al. 1968 a, BURGGREN & JOHANSEN 1986, WALKER & LIEM 1994), kurzgeschlossen und die dazugehörigen Kiemenfilamente restlos abgebaut werden, so daß dort keine Respiration mehr stattfinden kann. Die Blutgefäße der restlichen Kiemenbögen bleiben dagegen von diesen Abwandlungen weitgehend unbeeinflusst. Sie werden im wesentlichen zur Eliminierung von CO₂ genutzt. Da die von der Lunge zum Herz führende Vene (Lungenvene) schon bei der Ausgangskonstruktion direkt ins Atrium mündet, kann das von dort kommende oxigenierte und das über den Sinus venosus eingespeiste desoxigenierte Blut durch strukturelle Abwandlungen der Herzwände so gelenkt werden, daß es nahezu unvermischt bleibt und weitgehend getrennt voneinander zu den entsprechenden Branchialarterien weitergeleitet wird (LAWSON 1979). Auf der Grundlage des neu erworbenen Aufbaus der Kiemengefäße können die Blutströme durch aktives Absperren bestimmter Stellen der Branchialarterien so gelenkt werden, daß das desoxigenierte Blut über die Lungenarterie zur Lunge und das von der Lungenvene kommende oxigenierte Blut über die dorsale Aorta in den Körper gelangt, wodurch ein vom Körperkreislauf weitgehend getrennter Lungenkreislauf vorliegt (WALKER & LIEM 1994). Beim Aufenthalt in sauerstoffgesättigtem Wasser kann das desoxigenierte Blut dagegen durch aktives Absperren anderer Stellen der Blutgefäße komplett über die verbliebenen Kiemenfilamente gelenkt, mit O₂ angereichert und schließlich über die dorsale Aorta in den Körper geleitet werden. Solange sich der Lebenszyklus der Konstruktion überwiegend im Wasser abspielt, bleibt der nicht reduzierte Teil der Kiemen zur Abgabe von CO₂ erhalten, und die Ventilation der Lunge erfolgt weiterhin über die Bukkalpumpe.

pe¹⁰³ Respiratorisch ergeben sich durch die aufgeführten Abwandlungen günstige Voraussetzungen für eine zunehmend terrestrische Lebensweise. Auch bezogen auf den Wasserhaushalt, liegen schon bei der Ausgangskonstruktion vergleichsweise günstige Bedingungen vor, um an Land einem drohenden Wasserverlust entgegenzuwirken. Zum einen ist der Wasserverlust über die Haut durch die im Verhältnis zum Körpervolumen kleine Körperoberfläche und die aufgrund der dicken, cosminbedeckten Schuppen hohe Diffusionsbarriere beschränkt, und zum anderen erfolgt die Exkretion von Stickstoff statt in Form von Ammoniak im wesentlichen als Harnstoff über die Nieren. Durch diesen Exkretionsmechanismus kann die Konstruktion nicht nur den Wasserverlust unter hypertonen Bedingungen, sondern auch an Land gering halten.

Während sich die bis hierhin aufgeführten physiologischen Eigenschaften bei voll aquatischen Formen entwickeln, ergeben sich andere erst im Zusammenhang mit einer zunehmend terrestrischen Lebensweise. Da eine effektive Abgabe von CO₂ über die Haut bei dem Vorläufer der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion aus den bereits genannten Gründen nicht möglich ist, können die Kiemen erst abgebaut werden, wenn ein so leistungsfähiger Ventilationsmechanismus vorliegt, daß das aus der Atmungskette anfallende CO₂ vollständig über die Lunge eliminiert werden kann. Dies ist während der Evolution der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion erst dann der Fall, wenn der Rumpf im Rahmen der Entwicklung der Tragkonstruktion durch Rippen versteift wird und sich damit die Möglichkeit einer aspirativen Ventilation ergibt. Mit der Entstehung einer Aspirationspumpe kann der weniger leistungsstarke bukkale Ventilationsmechanismus aufgegeben werden. Die restlose Reduktion der Kiemen erfolgt, indem die Kiemenfilamente der verbliebenen Kiemen abgebaut und die entsprechenden afferenten und efferenten Branchialarterien ebenfalls kurzgeschlossen werden. Damit ist die Umstellung von einem bimodalen auf einen monomodalen Respirationsmechanismus abgeschlossen. Die Blutströme können jedoch weiterhin durch ein aktives Absperren der Lungenarterie so gelenkt werden, daß der Lungenkreislauf ausgespart bleibt und das gesamte desoxygenierte Blut über die dorsale Aorta noch einmal in den Körper gelangt. Im Fall einer niedrigen Stoffwechselrate kann diese Option zur Ökonomisierung des Respirationsvorgangs beitragen. Es sei an dieser Stelle noch erwähnt, daß sich mit der Reduktion des Kiemenapparates die Möglichkeit ergibt, den engen Kontakt

zwischen Schultergürtel und Schädel aufzugeben und im Zusammenhang mit der Verbesserung der Kopfbeweglichkeit einen Halsabschnitt zu entwickeln.

Da die Lunge in den Körper eingesenkt ist und die Luftzufuhr über einen engen Kanal, die Trachea, erfolgt, steht die respirative Oberfläche, anders als im Fall einer Hautatmung, nicht in direkten Kontakt mit dem Außenmedium, so daß der durch die Respiration verursachte Wasserverlust gering gehalten werden kann. Aufgrund der reinen Lungenatmung und der Struktur der nicht als physiologisches Organ genutzten Haut kann das Integument als Verdunstungsschutz umstrukturiert werden. Dies geschieht vermutlich im Zusammenhang mit einer Reduktion der schweren Rhomboidbeschuppung im Austausch gegen eine leichte aber vergleichsweise gasdichte Hornbeschuppung. In welcher Weise dieser Prozeß erfolgt, kann bislang noch nicht gesagt werden, da ein entsprechendes Ablaufmodell bisher noch nicht formuliert werden konnte. Möglicherweise ist auch eine direkte Überführung von einer Rhomboidbeschuppung zu einer Hornbeschuppung gar nicht möglich. Hierzu fehlen bislang jedoch jegliche Anhaltspunkte. Auch die Frage, ob die Rhomboidbeschuppung am Bauch bei einigen Formen wegen des Ventilationsmechanismus erhalten bleiben muß (siehe oben), kann zur Zeit noch nicht beantwortet werden.

Mit den genannten physiologischen Abwandlungen gehen Veränderungen an der Sensorik einher, die sich ebenfalls erst mit einer zunehmend terrestrischen Lebensweise ergeben. Da die Geruchs- bzw. Geschmacksrezeptoren an Land wegen der Verdunstungsproblematik nicht mehr über den Körper verteilt sein dürfen, werden sie auf die Mundhöhle (+ Choanen) konzentriert, wo das H₂O, Partialdruckgefälle gering ist. Da das Seitenlinienorgan an der Luft nicht funktionstüchtig ist, kann es bei einer überwiegend terrestrischen Lebensweise reduziert werden. Die Rezeption von Schall- und Druckwellen erfolgt nun allein über das Gehörorgan. Wie in Kapitel 5.4.1 bereits erwähnt, ergeben sich aufgrund des großen Unterschieds zwischen der Dichte und Trägheit der schalleitenden Luft und der Endolymphe des Gehörorgans Übertragungsprobleme, die bei rezenten Tetrapoden durch die Nutzung des Staples als akustischen Verstärker ausgeglichen werden können. Offenbar gibt es verschiedene Möglichkeiten, um evolutionär zu einem solchen Schallübertragungsapparat (Mittelohr) zu gelangen (LOMBARD & BOLT 1979, 1988). Niederfrequente Schallwellen bzw. Erschütterungen können ohne die Vermittlung der Luft als Übertragungsmedium direkt über den Boden auf die Konstruktion übertragen und von den Körpergeweben zum Gehörorgan weitergeleitet werden. Wie die Schallübertragung bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion erfolgt und auf welche Weise sich das Gehörorgan entwickelt, konnte bislang noch nicht rekonstruiert werden. Diese Frage steht auch nicht im Mittelpunkt der Zielsetzung der vorliegenden Arbeit. Ebenso wie im akustischen Bereich finden Um-

¹⁰³ Obwohl das Herzkreislaufsystem und die Respirationsmechanismen des geschilderten Konstruktionsniveaus funktionell dem des rezenten Lungenfisches *Protopterus* entsprechen, bleibt unklar, ob sich das Lungenfischherz als evolutionäres Übergangsstadium zu einem Tetrapodenherz eignet. Hierzu müßte zunächst geklärt werden, ob die Strukturen der beiden Organe über funktionstüchtige Zwischenstadien ineinander transformierbar sind. Dieser Fragestellung kann jedoch im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht nachgegangen werden.

konstruktionen des optischen Apparates statt. Durch die dorsoventrale Abflachung des Schädels wandern die Augen auf die Dorsalseite. Da Luft einen anderen Brechungsindex aufweist als das Kammerwasser und der Glaskörper, kann die Lichtbrechung durch eine entsprechende Wölbung der Cornea verbessert werden. Letztlich kann das Auge aufgrund der hohen Lichtdurchlässigkeit von Luft auf Fernsicht eingestellt werden.

Ein wichtiger Punkt, der bislang noch unberücksichtigt geblieben ist, aber hier noch kurz andiskutiert werden soll, betrifft die Ontogenese. Bei der Ausgangskonstruktion erfolgt die Individualontogenese von dem abgelegten Ei bis zum Erreichen eines fortpflanzungsfähigen Adultorganismus im Wasser, also in ein und demselben Medium. Mit der Entstehung von zunehmend terrestrischen Formen erfolgt die Individualontogenese dagegen, sofern die Eiablage weiterhin im Wasser stattfindet, in zwei Medien. Im Extremfall muß sich im Verlauf der Individualontogenese eine Entwicklung von einem voll aquatischen zu einem voll terrestrischen Organismus mit all den notwendigen physiologischen und morphologischen Abwandlungen vollziehen, wie sie auch bei der evolutionären Entwicklung von terrestrischen Formen stattfand. Dies stellt ein Problem dar, denn im Gegensatz zur evolutionären Entwicklung, für die im Verlauf der Generationenfolge ungeheuer viel Zeit zur Verfügung steht, müssen die notwendigen Abwandlungen im Verlauf der Individualontogenese in einem vergleichsweise kurzen Zeitraum, also mindestens bis zum Ende der individuellen Lebenszeit stattfinden. Es kann deshalb davon ausgegangen werden, daß parallel zur Evolution von terrestrischen Tetrapoden eine Ökonomisierung der Individualontogenesen stattgefunden hat, durch die der Aufwand zur Erstellung einer fortpflanzungsfähigen Adultkonstruktion gering gehalten bzw. überhaupt erst erbracht werden kann. Da eine Ökonomisierung des Ontogeneseprozesses nicht erst nach der Entstehung voll terrestrischer Formen eintritt, ist der evolutionäre Prozeß des Landganges von Beginn an von einer Evolution der Individualontogenesen begleitet. Vermutlich kann das Problem, den während der Individualentwicklung auftretenden Lebensraumwechsel konstruktiv zu bewältigen, ontogenetisch auf verschiedene Weisen gelöst werden. Es werden hier zunächst zwei gegensätzliche Möglichkeiten diskutiert.

Im ersten Fall besteht die Individualontogenese nach dem Schlüpfen aus einer im Wasser stattfindenden Larvalphase, an die sich eine terrestrische Postlarvalphase anschließt. Durch die evolutionäre Entwicklung der Larvalphase kann die Embryonalzeit, in der der Organismus von Vorräten abhängig ist (dependente Bionomie¹⁰⁴), kurz gehalten werden, so daß dieser in einer frühen Entwicklungsphase schlüpfen und sich autonom

reproduzieren¹⁰⁵ kann (autonome Bionomie). Dadurch kann auch der vom parentalen Organismus mitgegebene Dottervorrat klein sein. Durch die Verschiedenheit der beiden Lebensräume der Larval- und Postlarvalstadien liegen für die Konstruktion in den beiden Lebensphasen jeweils andere Nutzungsbedingungen vor, so daß evolutionär auch unterschiedliche Entwicklungsmöglichkeiten offen stehen. Diese können nur dann realisiert werden, wenn trotz der damit verbundenen konstruktiven Abwandlungen die transformative Kontinuität von der befruchteten Eizelle bis zum fortpflanzungsfähigen Adultorganismus erhalten bleibt. Eine konstruktive Diskrepanz zwischen der Larvalentwicklung und der Postlarvalentwicklung kann sich daher evolutiv nur unter der Voraussetzung ergeben, daß sich eine spezielle Umbauphase entwickelt, durch die die konstruktiv divergierenden Stadien der beiden Lebensphasen in Form einer Metamorphose morphologisch und physiologisch ineinander überführt werden können (siehe auch ALBERCH 1987, 1989). Obwohl die Umstrukturierungen im Metamorphosestadium bei Wirbeltieren offenbar nicht so extrem sein können wie etwa bei Insekten, die durch die Möglichkeit der Verpuppung einen Totalumbau vornehmen können, so ist doch damit zu rechnen, daß, wenn sich ein Teil der Individualentwicklung einer terrestrischen Konstruktion in Form eines Larvalstadiums im Wasser abspielt, durch die unterschiedlichen Nutzungsbedingungen in den beiden Lebensräumen evolutionär zwangsläufig eine konstruktive Diskrepanz zwischen der Larval- und der Postlarvalphase ergibt.

Im Gegensatz dazu kann der während der Individualentwicklung auftretende Lebensraumwechsel konstruktiv auch ohne Larvalphase bewältigt werden. In diesem Fall wird statt dessen mit zunehmend terrestrischer Lebensweise die Embryonalzeit sukzessive verlängert, so daß der aus dem Ei schlüpfende Organismus evolutionär immer früher in der Lage ist, den Lebensraum Wasser zu verlassen. Aufgrund der sich verlängernden Embryonalentwicklung muß dem Ei zunehmend mehr Vorrat mitgegeben werden, wodurch sich zwangsläufig die Größe des Dotters erhöht. Nach VOSS (1986, 1989) wirkt sich die Dottergröße formativ auf die Entwicklungsoptionen des Embryos aus. Danach ergeben sich mit zunehmender Dottergröße bei dem hier verfolgten Entwicklungsweg bestimmter Tetrapodenformen nach und nach die konstruktiven Voraussetzungen für die Entstehung einer amniotischen Embryonalentwicklung, wodurch wiederum die Eiablage zunehmend außerhalb des Wassers erfolgen kann. Damit kann die Individualontogenese schließlich komplett an Land stattfinden. Auf welchem genaueren transformativen Weg sich die evolutionäre Entwicklung eines amniotischen Eies vollzieht wird zur Zeit von VOSS (in Vorbereitung) re-

¹⁰⁴ Zum Begriff der dependenten bzw. autonomen Bionomie siehe VOSS (1995).

¹⁰⁵ Der Begriff der autonomen Reproduktion soll hier nicht im Sinne von Fortpflanzung (erweiterte Reproduktion) verstanden werden, sondern im Sinne von Selbsterhaltung durch Ernährung, Regulation, Stoffwechsel usw. (siehe Kapitel 1.3.3).

konstruiert. Diesen Ergebnissen soll hier jedoch nicht vorausgegriffen werden.

Anhand der beiden dargestellten Fälle zeigt sich, daß es nicht nur verschiedene Möglichkeiten gibt, evolutiv zu terrestrischen Tetrapoden zu gelangen, sondern daß auch das Problem, den Landgang im Verlauf der Individualontogenese zu bewältigen, konstruktiv völlig unterschiedlich gelöst werden kann. Dabei ergeben sich die beiden voneinander getrennten evolutionären Wege zur Entwicklung eines Ontogeneseprozesses, der letztlich die Entstehung von terrestrischen Tetrapoden-Konstruktionen erlaubt, schon während einer noch überwiegend aquatischen Entwicklungsphase. Der eine führt zu einem Ontogeneseprozeß wie er bei den rezenten urodelen und anuren Amphibien vorliegt und der andere zu einem wie er für die Amnioten typisch ist. Wie zahlreiche rezente urodele und anure Amphibien zeigen (DUELLMAN & TRUEB 1986), können auch über den „Amphibienweg“ Ontogenesemechanismen entstehen, bei denen der aus dem Ei schlüpfende Organismus nicht als Larve, sondern direkt als terrestrisches Jungtier geboren wird. In keinem dieser Fälle kommt es jedoch zur Entwicklung eines amniotischen Ontogeneseprozesses, bei dem eine meroblastische Teilung mit Amnionbildung stattfindet. Statt dessen erfolgt die Embryonalentwicklung weiterhin nach dem Amphibienschema in Form einer holoblastischen Teilung und ohne Amnionbildung. Obwohl bei dem auf Bäumen lebenden Anuren *Gastrotheca riobambae* (Hylidae), dessen große dottereiche Eier sich in speziellen Bruttaschen der Rückenhaut des Muttertiers entwickeln, in der Ontogenese eine Keimscheibe gebildet wird, die an die von Amnioten erinnert (DEL PINO & ESCOBAR 1981, DEL PINO & ELINSON 1983, DEL PINO 1989), erfolgt auch hier weder eine Amnionbildung noch eine echte meroblastische Teilung (ELINSON 1987). Statt dessen findet eine stark verzögerte holoblastische Teilung statt, bei der der Dotter nach wie vor mitgefurcht wird. Das Larvalstadium ist bei all diesen Formen offenbar evolutionär sukzessive in das Ei verlegt worden. Es scheint, daß es bei den rezenten urodelen und anuren Amphibien durch die evolutionäre Ent-

stehung einer ausgeprägten Larvalphase zur Entwicklung von bestimmten invarianten Ontogenesemechanismen gekommen ist, die zwar eine evolutionäre Verlagerung der Larvalentwicklung in das Ei erlauben, die aber die Entwicklung eines amniotischen Eies ausschließen. Nach Voss (in Vorbereitung) ist der amniotische Ontogeneseprozeß aus konstruktiven Gründen evolutionär nicht von dem der rezenten Amphibien ableitbar, da keine funktionstüchtigen Übergangsstadien formulierbar sind. Bezogen auf die an eine amniotische Ontogenese erinnernde Embryonalentwicklung der beiden Anuren *Gastrotheca riobambae* und *Eleutherodactylus coqui* äußert sich ELINSON (1987) in ähnlicher Weise: „The use of existing structures, tails and gills, by these large-egged frogs probably preclude future evolution along the path taken by the amniotes; that is, these frogs have evolved structures that permit terrestrial development but that in no sense can be seen as leading toward the amniotic egg.“ Es zeigt sich also auch bei der Entwicklung der Ontogenesemechanismen, daß Formen, wie sie die rezenten Amphibien repräsentieren, nicht als Vorfahren für die Amnioten in Frage kommen. Letztere müssen also unabhängig von diesen entstanden sein. Das gleichzeitige Auftreten von morphologisch definierten Amnioten und Lissamphibien im Unterkarbon (siehe AHLBERG & MILNER 1994) spricht für diese These.

Als letztes soll noch auf eine Möglichkeit hingewiesen werden, bei der während der Individualentwicklung auftretende Lebensraumwechsel gar nicht erst auftreten muß, nämlich dann, wenn die Ausgangskonstruktion bereits eine vivipare Embryonalentwicklung aufweist. Auch wenn hier davon ausgegangen wird, daß sich die Ontogenesemechanismen (auch die viviparen) der rezenten Tetrapoden nicht auf diese Weise ableiten lassen, kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, daß möglicherweise einige von den vielen frühen fossilen Formen diesen evolutionären Weg nahmen. Daß Sarcopterygier einen viviparen Fortpflanzungsmodus aufweisen können, zeigt der rezente Coelacanthide *Latimeria*.

Kapitel 6

Diskussion

Bei der nun folgenden Diskussion werden die Ergebnisse der Rekonstruktion gemeinsam mit den methodischen Implikationen zusammenfassend dargestellt. Da bestimmte Themen in den einzelnen Kapiteln bereits zum Teil sehr ausführlich diskutiert wurden, besteht keine Notwendigkeit, diese hier noch einmal voll auszuführen. In den betreffenden Fällen werden die Inhalte nur kurz angesprochen und auf die entsprechenden Kapitel verwiesen. Zunächst sollen die Ergebnisse der Rekonstruktion, bezogen auf die drei in der Einleitung des 5. Kapitels vorgestellten thematischen Schwerpunkte, diskutiert werden, die im Rahmen der Erforschung der Tetrapodenentstehung nach wie vor aktuell sind: die Frage nach den Vorläufern der Tetrapoden, die Frage nach der Entstehung der Tetrapodenextremität und die Frage nach dem Vollzug des Landganges. Danach erfolgt eine Diskussion der hier verwendeten Methode.

Auf der Grundlage der durchgeführten Rekonstruktion zeigt sich, daß die Tetrapoden von keinem der bislang bekannten Sarcopterygierfossilien abgeleitet werden können (Kapitel 5.4.2). Weder *Eusthenopteron* noch der in neuerer Zeit zunehmend als Tetrapodenvorfahre favorisierte *Panderichthys* kommen als Vorläufer in Frage. In beiden Fällen lassen sich die Flossen nicht über funktionstüchtige Zwischenstadien in eine Tetrapodenextremität transformieren (siehe Kapitel 5.4.2). Eine Ableitung der Tetrapoden von einem gemeinsamen Vorfahren der Rhipidistier ist jedoch möglich. Diese hypothetische Form konnte mit Hilfe der in Kapitel 4.2 vorgenommenen Konstruktionsanalyse der bekannten Rhipidistierfossilien im Zusammenhang mit den in Kapitel 3 und 4.4 erstellten Gnathostomen- und Sarcopterygier-Evolutionsmodellen als rhipidistiide Ausgangskonstruktion (Kapitel 4.4.2, 5.4.3) rekonstruiert werden. Ein Fossil, das diesem in seinem Aufbau entspricht, ist jedoch bislang nicht bekannt. Aus den in Kapitel 1.4 genannten Gründen ist es prinzipiell auch unwahrscheinlich, solche entwicklungsgeschichtlich nur sehr kurzzeitig auftretenden Formen als fossile Überlieferung zu finden. Die in

Kapitel 4.4 und 5.5 formulierten Ablaufmodelle zur Evolution der Sarcopterygier und der Tetrapoden zeigen, daß auf der Grundlage der rekonstruierten rhipidistiiden Ausgangskonstruktion zahlreiche Entwicklungsoptionen existieren, die je nach den Nutzungsbedingungen der Konstruktion über verschiedene Entwicklungslinien zu unterschiedlichen Formen führen. So lassen sich von der rhipidistiiden Ausgangskonstruktion sowohl sämtliche in Kapitel 4.2.2 aufgeführten Formtypen des rhipidistiiden Konstruktionstyps (osteolepidider, gyropychiider, eusthenopterider, panderichthyider und rhizodontider Formtyp) als auch die Vorläufer der Tetrapoden ableiten. Die zu den Tetrapoden führende Linie stellt also nur eine von zahlreichen Entwicklungsoptionen dar, die sich im Rahmen der konstruktiven Radiaton der rhipidistiiden Ausgangskonstruktion unter den jeweiligen Nutzungsbedingungen ergeben. Das in Kapitel 5.5 dargestellte Ablaufmodell zur Evolution der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion, die aus methodischen Gründen als vorläufige Zielkonstruktion erstellt wurde (siehe Kapitel 1.4 sowie Einleitung des Rekonstruktionsteils), zeigt, daß sich auch innerhalb dieser Linie schon in der frühen Entwicklungsphase - noch vor dem Landgang mehrere Realisierungsmöglichkeiten ergeben, die zur parallelen Entstehung von unterschiedlichen Tetrapodenformen führen. Nur eine davon entspricht der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion. Das Ablaufmodell macht auch deutlich, daß sich diese zwar als Ausgangskonstruktion für die Entwicklung von Amnioten-Konstruktionen eignet, eine Ableitung von Konstruktionen, wie sie durch die rezenten Amphibien vertreten werden, jedoch nicht möglich ist. Da sich die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion auch nicht umgekehrt von Formen ableiten läßt, die konstruktiv den rezenten Amphibien entsprechen, müssen sich die beiden Realisierungsformen in paralleler Weise zu Tetrapoden-Konstruktionen entwickelt haben. Die eine Entwicklungslinie führt über die hypothetische Tetrapoden-Konstruktion zu den Amnioten, die andere zu den rezenten Amphibien. Daß sich letztere, entgegen der all-

gemein vorherrschenden Auffassung, nicht als Modell für ein Übergangsstadium auf dem Weg zu den Amnioten eignen, wird auf zahlreichen Ebenen der Konstruktion deutlich. Dies betrifft, wie in Kapitel 5.4.1 und 5.5.3 gezeigt wurde, die Nutzung des Integuments als multifunktionales physiologisches Organ genauso wie den Ventilationsmechanismus oder die Struktur des Herz-Kreislauf-Systems und des Mittelohres, aber auch die Embryonalentwicklung. Auf der Grundlage des rekonstruierten Ablaufmodells (Kapitel 5.5.3) ergeben sich die unterschiedlichen, evolutionär nicht ineinander überführbaren Konstruktionseigenschaften der Amnioten und rezenten Amphibien schon in einer frühen Phase der Tetrapodenentstehung im Zusammenhang mit der Körpergröße (siehe hierzu auch COX 1967).

Bei kleinen Konstruktionen (<10 cm), die zu Tetrapodenformen überleiten, wie sie von den rezenten Amphibien repräsentiert werden, kann das Integument aufgrund seiner geringen mechanischen Einbindung in die Tragkonstruktion und der günstigen Oberflächen-Volumen-Relation respiratorisch genutzt werden und sich schließlich zu einem multifunktionalen physiologischen Organ entwickeln, was wiederum die evolutionäre Transformation zu einer hornbeschuppten Reptilienhaut unmöglich macht. Bezeichnenderweise kommt es selbst bei voll terrestrischen Amphibien, wie den beiden rezenten Anuren *Phyllomedusa sauvagii* und *Chiromantis xerampelina*, die nahezu ausschließlich über die Lunge respirieren (STINNER & SHOEMAKER 1987, SHOEMAKER et al. 1992) und somit auf eine Hautatmung nicht angewiesen sind, nicht zur Entwicklung eines mit Hornschuppen bedeckten Integuments. Durch die geringe Körpergröße der Vorläufer der rezenten Amphibien kommt die Tragkonstruktion mit vergleichsweise wenigen skelettalen Strukturen aus. Da aus diesem Grund zur Aussteifung des Rumpfes keine Rippen benötigt werden, entstehen sie in dieser Entwicklungslinie entweder nur ansatzweise oder gar nicht. Es wird hier also davon ausgegangen, daß die rezenten Amphibien von rippenlosen Formen abstammen (siehe auch COX 1967, kontra PERRY 1989), die somit die Lunge nur über einen bukkalen Ventilationsmechanismus mit Luft versorgen konnten. Daß sich Rippen nachträglich im Zusammenhang mit der Entstehung einer Aspirationspumpe entwickeln, wird hier ausgeschlossen (kontra GANS 1970 a), da diese erst dann zur Erzeugung eines Unterdrucks nutzbar wären, wenn sie schon eine den Rumpf wenigstens zum Teil umfassende Länge besäßen. Die Möglichkeit zur Entwicklung eines aspirativen Ventilationsmechanismus scheint also in dieser Gruppe offenbar ausgeschlossen zu sein. Trotzdem kann sich, wie die bereits genannten voll terrestrischen, rezenten Anuren zeigen, offensichtlich auch auf der Grundlage einer Bukkalpumpe ein Ventilationsmechanismus entwickeln, der so effizient ist, daß das gesamte respiratorisch anfallende CO₂ allein über die Lunge abgegeben werden kann. Die Entwicklung eines aspirativen Ventilationsmechanismus stellt daher zweifellos keine unabdingbare Vor-

aussetzung für die Entwicklung voll terrestrischer Tetrapoden dar. Im Gegensatz zu GANS (1970 a, b) wird der bukkale Ventilationsmechanismus der rezenten Amphibien in Anschluß an FEDER (1992) hier also weder als ineffizient betrachtet, noch als eine im Zusammenhang mit einer semiaquatischen Lebensweise stehenden Spezialisierung aufgefaßt.

Anders als bei den Vorläufern der rezenten Amphibien stellen die Körperhülle und die Rippen bei den großen Formen (>40 cm), die zu Konstruktionen überleiten, wie sie von den Amnioten repräsentiert werden, einen bedeutenden Bestandteil der Tragkonstruktion dar, so daß sich bei diesen zum einen keine Hautatmung entwickeln kann, und zum anderen die Möglichkeit zur Nutzung eines aspirativen Ventilationsmechanismus besteht. Bei der evolutionären Entstehung der Amnioten kann damit die Hautatmung kein notwendiges Übergangsstadium auf dem Weg zu einem monomodal über die Lunge stattfindenden Respirationsmodus sein. Die Körpergröße scheint sich nach HETHERINGTON (1992) im Zusammenhang mit der Evolution eines unter terrestrischen Bedingungen funktionstüchtigen Gehörs auch auf die Struktur des Mittelohres auszuwirken, das nach LOMBARD & BOLT (1979, 1988) in verschiedenen Tetrapodengruppen unabhängig voneinander entstanden sein soll. Möglicherweise steht auch die evolutionäre Entwicklung der unterschiedlichen Embryogenesemodi der Amnioten und rezenten Amphibien, die nach Kapitel 5.5.3 nicht ineinander überführbar sind, im Zusammenhang mit der Körpergröße. Hierzu fehlen jedoch bislang noch die Belege.

Daß die rezenten Amphibien, trotz der zahlreichen hier vorgebrachten Einwände, nach wie vor allgemein als Modell für ein Übergangsstadium auf dem Weg zu den Amnioten betrachtet werden und nicht als Parallelentwicklung, ergibt sich zum einen aus einem Kategorisierungsproblem und zum anderen aus zahlreichen Fehleinschätzungen, die sich aus der Sicht ergeben, daß es sich hierbei um eine primitive Gruppe handele. Wie aus dem in Kapitel 5.4.1 (S. 238) aufgeführten Zitat von FEDER (1992) deutlich wird, entsprechen die rezenten Amphibien jedoch keinesfalls Formen, die quasi auf dem evolutionären Weg zu den als fortschrittlich geltenden Amnioten auf einer niedrigen semiaquatischen Entwicklungsstufe stehengeblieben sind. Die Spannweite der rezenten Amphibien reicht von voll aquatischen bis zu voll terrestrischen Formen, die zum Teil als sogenannte Direktentwickler völlig landtaugliche Jungtiere gebären. Ebenso existieren, wie erwähnt, Formen, deren bukkaler Ventilationsmechanismus höchst effizient arbeitet. Weder das Herz-Kreislauf-System noch die höchst differenziert strukturierte, physiologisch genutzte Haut der rezenten Amphibien kann wohl als einfach und gegenüber den bei den Amnioten vorliegenden Verhältnissen als weniger entwickelt bezeichnet werden. Die angesichts der komplexen Biologie der rezenten Amphibien geradezu absurd anmutende, aber trotzdem weit

verbreitete Vorstellung, Frösche und Schwanzlurche seien primitiv, läßt sich eigentlich nur dadurch erklären, daß die Evolution der Tetrapoden auch heute noch als kontinuierliche Höherentwicklung verstanden wird, die sich vom Fisch über das Amphib über das Reptil vollzieht und dann mit der Entwicklung der Säugetiere schließlich beim Menschen endet (Abb. 6.3, siehe auch Kapitel 2.2). Gegen diese Sicht der aristotelischen Stufenleiter wendet sich in diesem Zusammenhang auch GOULD (1991, S. 25/26): „The naïve “ladder of life” view depicts vertebrate evolution as a linearly ascending series of amphibian-reptile-mammal-human (with birds as the only acknowledged branch). But ladders are culturally comforting fictions, and copious branching is the true stuff of evolution. [...] The first reptile fossils are just about as old as the first amphibians in the group that eventually yielded our modern frogs and salamanders. Thus, rather than a ladder from amphibians to reptiles, both the fossil record and the study of modern vertebrate anatomy suggest an early branching of the tetrapod trunk into primary limbs – the Amphibia and the Amniota (reptile, bird, and mammal).“ Aus der hier kritisierten Sichtweise ergibt sich ein Kategorisierungsproblem, das nicht ohne Konsequenzen bleibt. Weil die rezenten Amphibien als primitivste Tetrapodengruppe angesehen werden, die angeblich auf einer semiaquatischen Entwicklungsstufe stehengeblieben seien, werden die ebenfalls dieser Entwicklungsstufe zugeordneten frühen Tetrapoden entsprechend als Amphibien bezeichnet und systematisch zusammen mit den rezenten Amphibien in die Klasse der Amphibia gestellt. Diese meiner Meinung nach unglückliche Kategorisierung findet sich vermutlich ausnahmslos in allen Lehrbüchern (z.B. ROMER 1933, 1945, 1966, STARCK 1978, MÜLLER 1985, POUGH et al. 1985, CARROLL 1988, 1993, COLBERT & MORALES 1991 u.v.a.). Da die frühen Tetrapoden nun zu Amphibien gemacht wurden, werden ihnen auch die Attribute von „richtigen“ (rezenten) Amphibien zugeschrieben. Dies äußert sich etwa in Darstellungen, die die frühen Tetrapoden mit einer Haut zeigen, wie sie für die rezenten Amphibien als typisch angesehen wird (MILNER 1980, COX et al. 1989, REMANE et al. 1989, COGGER & ZWEIFEL 1992, BENTON 1993 b). Geht man nun aufgrund dieser durch die selbst vorgenommene Kategorisierung suggerierten Vorstellung davon aus, daß die frühen Tetrapoden eine Amphibienhaut besaßen, wird auch deutlich, warum die Entwicklung einer Hautatmung so häufig als ein notwendiges Übergangsstadium zwischen der reinen Kiemenatmung eines fischartigen Vorläufers und der monomodalen Lungenatmung der Amnioten betrachtet wird (COLBERT 1955, SZARSKI 1962, HUGHES 1966, RAHN 1966, RAHN & HOWELL 1976, THOMSON 1969, 1994, LITTLE 1983, POUGH et al. 1989 u.a.). Diese Annahme erweist sich jedoch nach der hier vorgelegten Rekonstruktion als nicht haltbar. Spätestens wenn nun jemand auf der Grundlage der vorgenommenen Zuordnung der frühen Tetrapoden argumentiert, daß die Ursprünglichkeit der Amphibien dadurch belegt sei, weil sie als erste Tetrapodenklasse im Fossil-

bericht auftreten (Abb. 6.1), ist die entsprechende Person blindlings in die selbst gegrabene Kategorie gefallt. Warum werden denn die tatsächlich als erste im Fossilbericht auftretenden Formen wie *Ichthyostega*, *Acanthostega* und *Tulerpeton* als Amphibien bezeichnet? Weil Amphibien als primitiv betrachtet werden. Und warum werden Amphibien als primitiv betrachtet? Weil sie angeblich als erste im Fossilbericht auftreten. Hier beißt sich zweifellos die Katze in den Schwanz. Wie auch schon in Kapitel 5.5.3 und in dem Zitat von GOULD (1991, siehe oben) erwähnt wurde, treten die Fossilien, die den Weg zu den rezenten Amphibien und Amnioten markieren, entwicklungsgeschichtlich etwa gleichzeitig auf, was im übrigen allgemein akzeptiert ist.

Die Aussage, daß die Amphibien historisch vor den Amnioten auftreten, beruht also allein auf der verbreiteten Vorstellung, Amphibien seien primitiv und entsprechen einer semiaquatischen Entwicklungsstufe. Bei einer anderen Kategorisierung, die bislang zwar noch keinen Eingang in die Lehrbücher gefunden hat, die sich jedoch in Fachkreisen mehr und mehr durchzusetzen beginnt, werden nur die zu den rezenten Amphibien überleitenden Fossilien als Amphibien bezeichnet. So werden die frühen Tetrapoden des Oberdevon und des Unterkarbon bei AHLBERG & MILNER (1994) auf der Grundlage von Begriffen wie „basal stem-tetrapods“, „primitive stem-tetrapods“, „basal crown-group tetrapods“, „crown-group tetrapods“, „stem-amphibians“ und „stem-amniotes“ untergliedert (siehe auch LEBEDEV & COATES 1995). Auf der Basis dieser Terminologie läßt sich zweifellos unmißverständlich kommunizieren, als wenn man die gesamten fossilen Formen aus diesem Zeitraum zusammen mit einer rezenten Gruppe als Amphibien bezeichnet. Häufig fällt es schwer, wenn in der Literatur von Amphibien die Rede ist, herauszubekommen, ob damit die Klasse der Amphibien, die rezenten Formen oder etwa die frühen Tetrapoden gemeint sind. Wenn beispielsweise behauptet wird, der embryonale Entwicklungsmodus der Amnioten habe sich aus dem der Amphibien entwickelt, ist damit eigentlich nicht klar, ob damit ein für die frühen Tetrapoden rekonstruierter Entwicklungsmodus oder ein rezenter gemeint ist. Im letzteren Fall bliebe noch zu klären, welcher der zahlreichen Embryogenesemodi der rezenten Amphibien gemeint ist – vermutlich der angeblich primitivste. Durch die sprachliche Ungenauigkeit wird es in solchen Fällen schwer, eine Kritik anzubringen. Es wird hier also der Kommunizierbarkeit willen dazu aufgefordert, den Begriff der Amphibien zumindest in einem evolutionären Zusammenhang nur für die rezenten Formen zu verwenden und die fossilen Formen aus dem Oberdevon und dem Unterkarbon als frühe Tetrapoden zu bezeichnen.

Es wird hier noch einmal darauf aufmerksam gemacht, daß Kategorien immer erzeugt sind und nicht in der Natur, quasi als Entitäten, vorgefunden werden, da wir selbst die Sortierkriterien festlegen, aus denen sich die Kategorien ergeben. Die Festlegung der Sortierkrite-

rien erfolgt jedoch keinesfalls willkürlich, sondern richtet sich nach der jeweils verfolgten Zielsetzung. Kategorien können daher nicht von sich aus richtig oder falsch sein, sondern sie erweisen sich im Zusammenhang mit der Zielsetzung im empirischen Umgang mit den Forschungsgegenständen als brauchbar oder unbrauchbar. Es ist also nicht verwunderlich, daß sich bei unterschiedlichen Zielsetzungen auch andere Kategorien erweisen, die in ihrem jeweiligen Bezugsrahmen dann ihre eigene Berechtigung haben. Vor diesem Hintergrund kann nur davor gewarnt werden, Kategorien, die im Zusammenhang mit einer bestimmten Zielsetzung erarbeitet worden sind, im Rahmen einer völlig anderen Zielsetzung ungeprüft beizubehalten. Wie gezeigt wurde, eignet sich die taxonomisch gefaßte Kategorie der Amphibia, die im Rahmen eines ordnungstheoretischen Erkenntnisinteresses vielleicht nützlich sein mag, im Zusammenhang mit einer evolutionären (anagenetischen) Zielsetzung als unbrauchbar, da sie zu Fehlinterpretationen führt, die sich erst durch die Vermischung der methodischen Ebenen ergeben. Im Grunde stellt die Zusammenfassung rezenter und fossiler Formen in eine gemeinsame Gruppe immer ein Problem dar, wenn diese im Gegensatz zu den Bestandsaufnahmen in Kapitel 4.1 und 5.1 nicht rein nominal, zur Bezeichnung einer bestimmten Auswahl von Formen, Verwendung findet, sondern als Ausdruck eines evolutionären Zusammenhangs betrachtet wird. In der Regel erfolgt diese Gruppenzuordnung bei einem ordnungstheoretischen Erkenntnisinteresse anhand von Ähnlichkeiten. Hierbei wird oft vergessen, daß hierzu die Angabe eines Ähnlichkeitsmaßstabes notwendig ist, der seinerseits nicht vorgefunden, sondern im Rahmen der Zielsetzung festgelegt wird (siehe Fußnote 31, Kapitel 5.4.2). Wer sich dieses Zusammenhangs in Folge einer naturalistischen Sichtweise nicht bewußt ist, muß zwangsläufig die Sortierkriterien, nämlich die Ähnlichkeiten, für den Beleg der Richtigkeit bzw. Natürlichkeit der scheinbar vorgefundenen Kategorie halten. Auf diese Weise bestätigen sich die Kategorien immer selbst. Da Ähnlichkeiten, wie in Kapitel 1.4 ausgeführt, keine Lesrichtungskriterien liefern, lassen sich aus einer auf Ähnlichkeiten beruhenden Klassifizierung folglich auch keine evolutionären (insbesondere anagenetischen) Zusammenhänge ablesen, weder zwischen noch innerhalb der Gruppen. Da die von AHLBERG & MILNER (1994) verwendeten Gruppen zur Klassifizierung der frühen Tetrapoden des Oberdevon und des Unterkarbon taxonomisch-phylogenetischen Kategorien entsprechen und diese in einem ordnungstheoretischen Zusammenhang auf der Grundlage von Ähnlichkeiten erstellt wurden, können auch sie im Rahmen des hier vorliegenden entwicklungstheoretischen Erkenntnisinteresses nur nominal, zur Bezeichnung einer bestimmten Auswahl von Formen, verwendet werden. Umgekehrt lassen sich auf der Grundlage der über die Konstruktionsanalysen (Kapitel 4.2, 4.4.1, 5.2, 5.3, 5.4.3) (Konstruktionsstypen) und Ablaufmodelle (Kapitel 3, 4.4.2, 5.5) erstellten Kategorien keine taxonomisch-phylogenetischen Zusammenhänge ableiten. Die sich als

Resultat der Rekonstruktion des evolutionären Ablaufs ergebende Aussage, daß es, ausgehend von einem frühen Tetrapodenstadium, auf der Grundlage unterschiedlicher Körpergrößenkategorien zu zwei Entwicklungslinien kommt (neben vermutlich weiteren), die zu Konstruktionen führen, wie sie einerseits durch die Amnioten und andererseits durch die rezenten Amphibien vertreten werden, gibt damit weder Auskunft über den Verwandtschaftsgrad zwischen Amphibien und Amnioten noch wird dadurch geklärt, ob es sich bei den Tetrapoden um eine mono- oder polyphyletische Gruppe handelt. Die Ursache hierfür liegt darin, daß weder die Kategorien des evolutionären Ablaufmodells noch die Verzweigungen mit den Kategorien und Verzweigungen eines phylogenetischen Stammbaums bzw. Cladogramms identisch sind.

Bei den Kategorien eines Transformationsmodells handelt es sich um bionome Konstruktionen, die im Rahmen der entwicklungstheoretischen Zielsetzung als Transformationsgegenstände, also als Entwicklungsstadien einer Transformationsreihe gefaßt werden. Die Kategorien entsprechen danach Fixpunkten innerhalb der evolutionären Dynamik und nicht systematischen und damit ordnungstheoretischen Klassifizierungen. Die Ableitbarkeit einer Konstruktion B von einer Konstruktion A ergibt sich hier nach dem Kriterium der Transformierbarkeit über funktionstüchtige Zwischenstadien, wobei das Ökonomieprinzip das Lesrichtungskriterium liefert. Ist von der Konstruktion A neben der Konstruktion B auch eine Konstruktion C ableitbar, läßt sich dies als Verzweigung darstellen. Diese Verzweigung gibt jedoch keine Auskunft darüber, ob die Konstruktion A entwicklungsgeschichtlich nur einmal oder gleich mehrere Male unabhängig voneinander entstanden ist. Die Rekonstruktion des transformativen Weges zeigt nur, daß immer dann, wenn bei einem Organismus die Konstruktionseigenschaften der Konstruktion A vorliegen, prinzipiell die Möglichkeit besteht, daß sich aus diesem über die Generationenfolge ein Organismus entwickeln kann, der die Konstruktionseigenschaften der Konstruktion B bzw. C aufweist. Dabei bleibt auch offen, ob die beiden Wege von A nach B und von A nach C evolutionär jeweils nur einmal oder innerhalb der konstruktiven Wege gleich mehrere Male parallel beschritten wurden. Wenn also im Rahmen der hier verfolgten Zielsetzung von zwei zu den rezenten Tetrapoden führenden konstruktiven Entwicklungslinien die Rede ist, heißt das nicht, daß es innerhalb jeder Linie nicht mehrere parallele Wege geben kann. Angesichts dieser Zusammenhänge wäre es unsinnig, hier einen „Verwandtschaftsgrad“ zwischen Konstruktionen bestimmen zu wollen oder die Monophyliefrage zu stellen. Im Rahmen einer taxonomisch-phylogenetischen Zielsetzung, der naturgemäß ein ordnungstheoretisches Erkenntnisinteresse zu Grunde liegt, handelt es sich bei den dort verwendeten Kategorien um Klassen, die als systematische Einheiten nach dem Sortierkriterium der Ähnlichkeit erstellt wurden. Die Verbindungslinien und Verzweigungen in ei-

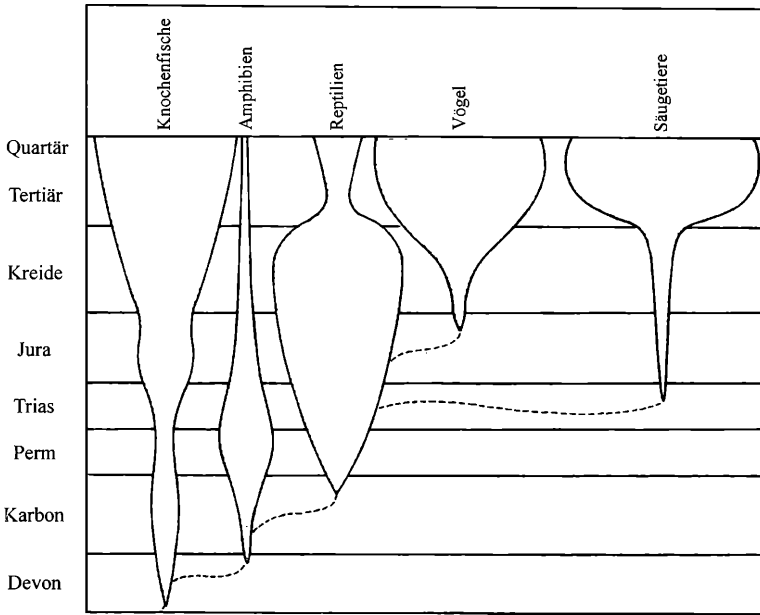


Abb. 6.1 Die zeitliche Verbreitung der Wirbeltierklassen suggeriert eine Höherentwicklung. (Umgezeichnet nach COLBERT & MORALES 1991). Erläuterungen siehe Text.

nem Stammbaum bzw. Cladogramm entsprechen damit Ähnlichkeitsgraden, die von Phylogenetikern als „Verwandtschaftsgrade“ interpretiert werden (zur Kritik am Verwandtschaftsbegriff siehe Fußnote 84, Kapitel 5.4.2). Die evolutionäre Transformierbarkeit über funktionstüchtige Zwischenstadien stellt hier jedoch kein Kriterium zur Erstellung der Verbindungen zwischen den Einheiten dar.

Die dargestellte Problematik zeigt, daß immer, wenn Ergebnisse unterschiedlicher Arbeiten miteinander vergleichend diskutiert werden sollen, zunächst klargestellt werden muß, welche Zielsetzung verfolgt wird und ob im Fall gleichnamiger oder ähnlich klingender Kategorien überhaupt dasselbe gemeint ist. So ist die phylogenetisch-taxonomisch gefaßte Klasse der Tetrapoda, wie an anderer Stelle bereits erwähnt (Einleitung Kapitel 5 und Kapitel 5.1), nicht identisch mit dem Transformationsgegenstand der bionomen Tetrapoden-Konstruktion. Außerdem ist, wenn von der Evolution der Tetrapoden die Rede ist, häufig nicht der transformative Weg (Anagenese) gemeint, sondern die Aufgliederung in Gruppen (Genealogie). Viele Streitigkeiten ließen sich vermeiden, wenn klar wäre, daß gar nicht über dieselbe Sache geredet wird. Häufig wird jedoch in Unkenntnis der methodischen Zusammenhänge und in der trügerischen Gewißheit, daß die verwendeten Kategorien real seien der Geltungsbereich des jeweiligen Ansatzes überschritten (zur genaueren Analyse dieses methodischen Problems siehe Kapitel 1.1). Da also auf der Grundlage

der vorgelegten Rekonstruktion keine Aussagen über systematische Kategorien oder Verwandtschaftsverhältnisse gemacht werden können, wozu hier auch kein Erkenntnisinteresse besteht, wurde in der gesamten Arbeit, um Verwechslungen mit phylogenetischen Ordnungsschemata zu vermeiden, auf die Darstellung von Verzweigungen verzichtet (siehe auch Kapitel 1.4). Statt dessen wurden die Transformationsreihen selbst bei konstruktiv gleichen Ausgangsbedingungen getrennt voneinander dargestellt (siehe etwa Abb. 4.28). Wenn hier also von Vorläufern die Rede ist, sind damit immer konstruktive Vorläufer gemeint und nicht der genealogische Vorfahre oder etwa eine „Stammart“

Bislang wurde hier nur über die beiden konstruktiven Entwicklungslinien gesprochen, die zu den rezenten Tetrapoden (Amphibien u. Amnioten) führen. Die Rekonstruktion zeigt jedoch, daß sich schon während der Entstehung der Tetrapoden, in einer voll aquatischen Phase, neben diesen beiden Wegen noch zahlreiche andere Entwicklungsoptionen ergeben können, die in der Entwicklungsgeschichte wahrscheinlich auch realisiert wurden. Die von vielen als erstaunlich empfundene Diversität der bislang ältesten Tetrapodenfossilien des Oberdevon, die ausnahmslos voll aquatische Formen darstellen, gibt hiervon Zeugnis. Es muß also schon in einer frühen Phase der Tetrapodenevolution, noch vor der Devon-Karbon-Grenze, zu einer konstruktiven Radiation gekommen sein (siehe hierzu auch LEBEDEV & COATES 1995). Da man nicht erwarten kann, daß alle

Formen aus dieser Phase bekannt sind, ist es durchaus wahrscheinlich, daß in Zukunft auch noch zahlreiche neue Fossilien aus dieser Zeitepoche gefunden werden, die die frühe konstruktive Radiation der Tetrapoden dokumentieren. Dagegen kann es als unwahrscheinlich angesehen werden, daß sich die nach einer Fundlücke von etwa 20 Mio. Jahren in einer gewaltigen Formenfülle auftretenden Karbontetrapoden ausnahmslos von Konstruktionen herleiten lassen, wie sie durch die wenigen, bisher bekannten Tetrapoden des Oberdevon vertreten werden. Wahrscheinlicher ist, daß zahlreiche, wenn nicht sogar die meisten Tetrapodenformen des Karbon auf noch unbekannt devonische Formen zurückzuführen sind, die aus der frühen Radiationsphase stammen. Diese müßten jedoch erst rekonstruiert werden. Welche der unterschiedlichen Karbontetrapoden sich im Rahmen des Ablaufmodells in eine der beiden zu den rezenten Tetrapoden führenden Entwicklungslinien integrieren lassen, kann bislang aus methodischen Gründen nicht angegeben werden, da hierzu, wie in Kapitel 5.5.3 bereits erwähnt, zuvor eine detaillierte Konstruktionsanalyse aller bekannten karbonischen Tetrapodenfossilien und die Formulierung von Konstruktionstypen erforderlich wäre. Dies kann im Rahmen der vorliegenden Arbeit jedoch nicht geleistet werden. Es können hier nur Aussagen darüber gemacht werden, ob und wie sich die bislang ältesten Tetrapodenfossilien des Oberdevon in eine der beiden rekonstruierten Entwicklungslinien integrieren lassen. Da aufgrund des zum Teil schlechten Erhaltungszustands nur von einigen dieser Formen eine Konstruktionsanalyse vorgenommen werden konnte (Kapitel 5.2), trifft dies auch nur für *Ichthyostega*, *Acanthostega* und *Tulerpeton* zu. Schon aufgrund ihrer beachtlichen Körpergröße lassen sich diese nicht in die zu den rezenten Amphibien führende Entwicklungslinie eingliedern, so daß nur noch der über die in Kapitel 5.3 rekonstruierte hypothetische Tetrapoden-Konstruktion (Kapitel 5.3) zu den Amnioten führende Weg auf eine Integrierbarkeit überprüft werden muß.

Der ichthyostegide Konstruktionstyp läßt sich möglicherweise von einem aquatischen Vorläufer der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion ableiten. Anders als bei letzterer liegt bei diesem Vorläufer noch ein Kiemenapparat, ein Seitenlinienorgan sowie ein mit Flossenstrahlen versehener Schwanzflossensaum vor, und der distale Extremitätenteil ist mindestens achtstrahlig. Der restliche Aufbau entspricht im Prinzip dem der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion. Im Gegensatz zu dieser ist die Lebensweise des ichthyostegiden Konstruktionstyps jedoch überwiegend aquatisch. Es ist denkbar, daß diesem Stadium eine Entwicklungsphase vorausging, bei der die Lokomotion auf festem Substrat, etwa im Flachwasser oder auch bei kurzen Landaufenthalten, eine größere Bedeutung hatte, so daß die Extremitäten stärker im Gebrauch waren und auf diese Weise evolutionär zu ihrer für Tetrapoden typischen Struktur gelangten und sich die Tragkonstruktion ausbilden konnte. Bei einer sekundär stärker wasserbezogenen Le-

bensweise, durch die die Gliedmaßen weniger stark beansprucht werden, könnte sich dann die bei dem ichthyostegiden Konstruktionstyp auftretende limitierte Beweglichkeit der Extremitäten ergeben haben (zur Beweglichkeit der Extremitäten siehe Kapitel 5.2.1). Möglicherweise erlaubt die weniger terrestrische Lebensweise auch die beachtliche Körpergröße (zum Teil 100 cm) dieses Konstruktionstyps. Denkbar ist aber auch, daß die limitierte Beweglichkeit der Extremitäten bei dem vergleichsweise hohen Körpergewicht erst die für die Landlokomotion notwendige Stabilität liefert. In diesem Zusammenhang könnten auch die breiten, sich wellblechartig überlappenden Rippen betrachtet werden, die zweifellos zu einer Stabilisierung des Rumpfes beitragen (siehe hierzu auch PANCHEN 1966, 1977, THOMSON & HAHN BOSSY 1970 u. POUGH et al. 1989). Der von POUGH et al. (1989) vertretenen Auffassung, daß die langen Rippen von *Ichthyostega* nötig waren, damit beim Liegen auf dem Land der Rumpf nicht zusammengedrückt wird, kann hier jedoch nicht gefolgt werden. Hier wird meiner Meinung nach die Stabilität einer gekammerten hydraulischen Konstruktion weit unterschätzt. Selbst ein großer rippenloser Fisch, etwa ein Hai, fällt unter Schwerkraftwirkung nicht zusammen wie eine an Land gespülte Qualle. Auch die häufig geäußerte Ansicht, daß ohne Rippen die Lunge unter dem Gewicht des Körpers kollabieren würde (z.B. POUGH et al. 1989, WALKER & LIEM 1994), wird hier bezweifelt. Sicher wird die Ventilation erleichtert, wenn der Rumpf vom Boden abgestemmt wird (THOMSON 1969, 1972, RACKOFF 1980), doch kann nicht davon ausgegangen werden, daß in der Bauchlage keine Luft mehr in die Lunge gebracht werden kann. Wenn der Rumpf nicht durch Rippen oder Dermalelemente ausgesteift ist, kann die Lunge ohnehin nicht aspirativ ventiliert werden. Einem bukkalen Ventilationsmechanismus ist es zuzutrauen, auch gegen den durch das Körpergewicht auf der Lunge liegenden Druck Luft in die Atemwege pressen zu können. In jedem Fall kann das Vorhandensein von Rippen nicht darüber begründet werden, daß damit beim Liegen auf dem Bauch das Kollabieren der Lunge oder der Eingeweide verhindert würde. Im Fall eines aspirativen Ventilationsmechanismus ist der Rumpf ohnehin ausgesteift, so daß der Druck vom Bauchcoelom weitgehend ferngehalten werden kann. Ob *Ichthyostega* über einen aspirativen oder einen bukkalen Mechanismus ventiliert hat, ist schwer zu sagen. Sicher ist, daß der rigide Rippenkorb eine durch Rippenbewegung erfolgende Aspiration nicht zuläßt. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, daß der nötige Unterdruck durch die Bewegung eines die Bauchcoelomkammer unterteilenden Septums erzeugt werden konnte (siehe auch Kapitel 5.4.1).

Nach THOMSON & HAHN BOSSY 1970 ergibt sich der rigide Rippenkorb im Zusammenhang mit der Tragkonstruktion als Ausgleich für die, aus zusammengesetzten Wirbeln bestehende Wirbelsäule (rachitome Wirbelsäule), die von den beiden Autoren als wenig

tragfähig angesehen wird (zu dieser Interpretation siehe auch POUGH et al. 1989). Zweifellos entlastet die Entwicklung eines Rippenkorbes die Wirbelsäule, doch handelt es sich, was die Beurteilung der Tragfähigkeit einer rachitomen Wirbelsäule angeht, meiner Meinung nach um eine Fehleinschätzung, die durch die traditionelle Sicht erwächst, das Skelett allein sei bei einem Tetrapoden das tragende Gerüst. Nach der in der vorliegenden Arbeit vertretenen Auffassung ist eine aus zusammengesetzten Wirbeln bestehende Wirbelsäule nur funktionstüchtig, wenn sie von den seriell angeordneten Kammern der Rumpfmuskulatur hydraulisch stabilisiert wird (siehe Kapitel 5.3.2 u. 5.53). Unter dieser Bedingung kann eine rachitome Wirbelsäule keinesfalls als wenig tragfähig bezeichnet werden. Bei kleinen Konstruktionen kann der Rumpf daher auch ohne Rippen stabil gehalten werden. Möglicherweise schafft die für die hydraulische Stabilisierung der rachitomen Wirbelsäule notwendige serielle Kammerung der Muskulatur durch die unverfaltet verlaufenden Myosepten erst die Bedingung für die Entstehung von Rippen in den Interseptalkanälen der Verspannungsstrukturen (siehe Kapitel 5.5.1). Eingebunden in die Verspannungsstrukturen der hydraulischen Konstruktion sind die Rippen zusammen mit den Wirbelelementen kraftschlüssig in die Tragkonstruktion integriert, so daß sie als stabilisierende und bewegungsführende Strukturen nutzbar werden (Kapitel 5.3.2). Rippen erhöhen also zweifellos die Stabilität des Rumpfes, doch sollten sie nicht als Ersatz für eine vermeintlich schwache Wirbelsäule betrachtet werden. Das Vorhandensein von Rippen ermöglicht jedoch durch die Erhöhung der Rumpfstabilität die Realisierung größerer Konstruktionen, wie sie nach dem in Kapitel 5.5 vorgestellten Ablaufmodell für die zu den Amnioten führende Entwicklungslinie grundlegend sind. Mit der Entwicklung von breiten, sich gegenseitig überlappenden Rippen¹⁰⁶ wird der Rumpf völlig rigidisiert, was zum einen eine weitere Steigerung der Körpergröße erlaubt und zum anderen zu einer Einschränkung der Rumpfbeweglichkeit und damit auch der Lokomotionsoptionen führt. Dieser Zusammenhang und die limitierte Beweglichkeit der Extremitäten spricht dafür, daß *Ichthyostega* ein äußerst schlechter Läufer war und sich nur mit kleinen Schritten auf festem Substrat fortbewegen konnte. Unter dieser Voraussetzung stellt sich die

Frage, wie *Ichthyostega* bei einer so ineffektiven Fortbewegungsweise zu Nahrung gekommen sein soll. Diese Überlegung macht wiederum die schon geäußerte Vermutung wahrscheinlich, nach der *Ichthyostega* sekundär wieder zu einer stärker aquatischen Lebensweise übergegangen ist und seine Beute im Wasser unter Einsatz des Schwanzflossenantriebs machte. Hier sind noch viele Zusammenhänge ungeklärt. Unsicher ist auch, ob *Ichthyostega* tatsächlich keinen Kiemenapparat besaß. Wäre bei *Acanthostega* nicht das Kiemenskelett bekannt, das nur bei einem einzigen Exemplar erhalten ist, würde auch hier sicherlich von einem evolutionären Verlust des Kiemenapparates ausgegangen werden. Neben diesen offenen Fragen läßt sich jedoch sagen, daß sich von einer Konstruktion, wie sie durch *Ichthyostega* vertreten wird, keine Formen ableiten lassen, die zu den rezenten Tetrapoden führen. Darüber besteht inzwischen auch innerhalb der sich mit diesem Thema beschäftigenden Wissenschaftlern ein weitgehender Konsens. Die meisten gehen davon aus, daß *Ichthyostega* einen frühen Seitenzweig innerhalb der Evolution der Tetrapoden darstellt, der zu keinem der bekannten rezenten und fossilen Formen überleitet (JARVIK 1942, 1955 a, b, 1980 a, b, 1996, ROMER 1945, 1947, 1966, THOMSON & HAHN BOSSY 1970, POUGH et al. 1989, AHLBERG & MILNER 1994, LEBEDEV & COATES 1995 u.a.). Nur in der Phase kurz nach der Entdeckung von *Ichthyostega* wurde diese in die direkte Vorfahrenschaft der Tetrapoden gestellt. Nach SÄVE-SÖDERBERGH (1934) leiten sich die Labyrinthodontia, die Phyllospondyli und die Anuren von Ichthyostegaliern ab. Dieser Meinung schloß sich zu nächst auch ROMER (1933) an, der später jedoch, nach dem Bekanntwerden der Struktur des Postcranialskeletts, seine Auffassung änderte (ROMER 1945, 1947, 1966). SCHMALHAUSEN (1968) kann als einer der wenigen angesehen werden, der die Ichthyostegalier, trotz dieser neuen Informationen, für echte Übergangsformen auf dem Weg zu sämtlichen Tetrapoden hält. Dabei käme *Acanthostega* der Ausgangsform näher als *Ichthyostega*.

Der in Kapitel 5.2.2 analysierte acanthostegide Konstruktionstyp entspricht im wesentlichen dem im Zusammenhang mit der Entstehung des ichthyostegiden Konstruktionstyps genannten aquatischen Vorläufer der hypothetischen Tetrapodenkonstruktion. Wie dieser verfügt der acanthostegide Konstruktionstyp über eine Kiemenapparat, ein Seitenlinienorgan, einen mit Flossenstrahlen bestückten Schwanzflossensaum sowie eine achtstrahlige Extremität (Abb. 5.1. a, 5.9 c, d). Die Rippen von *Acanthostega* scheinen nach den Angaben von CLACK (1988 a, b) und COATES & CLACK (1995) erwartungsgemäß schmal zu sein und die Körpergröße fällt mit 50-60 cm in die Kategorie der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion. Da die Beweglichkeit der Extremitäten auf dem gegenwärtigen Kenntnisstand schwer einzuschätzen ist und der proximale Teil der distalen Extremität (Carpalia/Tarsalia) weitgehend fehlt, kann zur Zeit noch keine Aussage darüber gemacht wer-

¹⁰⁶ Die von PANCHEN (1966) geäußerte Auffassung, daß breite, sich überlappende Rippen, wie sie bei *Ichthyostega* zu finden sind, ein ursprüngliches Merkmal der frühen Tetrapoden seien und sich die schmalen Rippen der späteren Formen von diesen ableiten, kann hier nicht geteilt werden. Da Rippen (Pleuralrippen) nur in den Interseptalkanälen der Verspannungsstrukturen entstehen können (Kapitel 3.3), müssen diese primär schmal sein. Um die These PANCHENS halten zu können, müßte daher begründet werden, unter welchen Bedingungen es im Zusammenhang mit der Entstehung der Tetrapoden grundsätzlich zu einer Verbreiterung der Rippen gekommen ist, die dann bei allen späteren Formen wieder rückgängig gemacht wird. Es wird bezweifelt, daß sich für diesen Wechsel Argumente finden lassen.

den, ob sich der bei *Acanthostega* auftretende Extremitätentyp in den der hypothetischen Tetrapodenkonstruktion über funktionstüchtige Zwischenstadien transformieren läßt. Da die beiden Sklettelemente des medialen Extremitätenabschnitts (Radius/Ulna bzw. Tibia/Fibula) schmaler sind als bei *Ichthyostega*¹⁰⁷ und weniger eng beieinander liegen, ist die Beweglichkeit, insbesondere die Rotationsfähigkeit, in diesem Bereich auch nicht so stark limitiert wie bei dieser. Da auch die laterale Beweglichkeit des Rumpfes aufgrund der Schmalheit der Rippen nicht eingeengt wird, kann davon ausgegangen werden, daß *Acanthostega* ein wesentlich besserer Läufer war als *Ichthyostega*. Aufgrund des gegenüber dieser geringeren Körpergewichts war es *Acanthostega* vermutlich auch leichter möglich, das Wasser zu verlassen und sich mit vom Boden abgestemmtem Körper unter voller Schwerkraftwirkung fortzubewegen. Der Auffassung, daß die bei *Acanthostega* auftretende massive Bauchbeschuppung, die sich auch bei dem etwa zeitgleichen *Tulerpeton* und zahlreichen Karbonetetrapoden findet, dazu dient, den Bauch beim Kriechen über den Boden vor Verletzungen zu schützen, wird hier nicht gefolgt. Zum einen liegt *Acanthostega* in einer Körpergrößenkategorie, bei der ein Bauchkriechen (bellywalk) aufwendiger wäre, als sich mit vom Boden abgestemmtem Körper fortzubewegen, und zum anderen wird vermutet, daß die Bauchbeschuppung, wie in Kapitel 5.4.1 diskutiert, im Zusammenhang mit einem aspirativen Ventilationsmechanismus steht (siehe auch Kapitel 5.5.3). Da *Acanthostega* und *Tulerpeton* eine rachitome Wirbelsäule aufweisen, kann davon ausgegangen werden, daß die Rippen aufgrund der hydraulischen Stabilisierung des Rumpfes unbeweglich in die Verspannungsstrukturen eingebunden waren, so daß auch hier ein auf der Grundlage von Rippenbewegungen erfolgender aspirativer Ventilationsmechanismus ausgeschlossen werden kann. Möglicherweise ermöglicht die Bauchbeschuppung, daß trotz der Unbeweglichkeit der Rippen ein aspirativer Ventialtionsmechanismus verwirklicht werden kann. Zur Zeit ist jedoch noch unklar, ob es sich bei der Bauchbeschuppung um eine Konstruktionseigenschaft handelt, die ein notwendiges Übergangsstadium auf dem Weg zu den Amnioten darstellt oder ob diese sogar die Möglichkeit einer Transformation zu Konstruktionen verhindert, wie sie durch die Amnioten repräsentiert werden. Was den Lokomotionsapparat und die Tragkonstruktion betrifft, läßt sich der acanthostegide Konstruktionstyp in die hypothetische Tetrapodenkonstruktion überführen, doch bleibt offen, ob dies auch für andere Konstruktionseigenschaften zutrifft. So kann etwa über die Transformierbarkeit des Schädels noch keine Aussage gemacht werden, da dieser im Rahmen der vorliegenden Arbeit noch nicht ausreichend analysiert wurde. Nach JARVIK (1942, 1980 b) weisen die triassischen Temnospondylen im Schädelbau mehr Ähnlichkeiten mit den Osteolepiformen auf als *Acanthostega* und *Ichthyostega*. Es wird hier also nicht behauptet,

daß *Acanthostega* ein direkter Vorfahre der Formen sei, die zu den Amnioten überleiten, auch wenn der Lokomotionsapparat und die Tragkonstruktion etwa den geforderten Bedingungen entspricht. *Acanthostega* kann vermutlich als eine von zahlreichen Realisierungsformen angesehen werden, die den Vorläufern der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion, bezogen auf den Lokomotionsapparat, konstruktiv sehr ähnlich war. Das gleiche gilt möglicherweise auch für *Tulerpeton*, der sich jedoch aufgrund seiner unzureichenden Überlieferung weniger gut zuordnen läßt. Bezogen auf die Struktur seiner Extremitäten, entspricht *Tulerpeton* etwa einem Stadium, das zwischen dem der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion und dem ihres aquatischen Vorläufers liegt. Da die beiden Sklettelemente des medialen Extremitätenabschnitts (Radius/Ulna u. Tibia/Fibula) schmaler sind als bei *Acanthostega* und nicht so eng beieinander liegen und der proximale Teil des distalen Extremitätenabschnitts (Carpalia/Tarsalia) aus zahlreichen kleinen Elementen besteht (siehe Kapitel 5.2.3, Abb. 5.9 g, h), kann davon ausgegangen werden, daß die Beweglichkeit, insbesondere die Verwindungsfähigkeit in diesem Bereich hoch war. Insgesamt scheint sich die Extremität besser für die Lokomotion auf festem Substrat zu eignen. Da *Tulerpeton* über schlanke Rippen verfügt (Abb. 5.4 c), wurde auch hier die laterale Beweglichkeit des Rumpfes von diesen nicht behindert. Vermutlich war *Tulerpeton* ein besserer Läufer als *Acanthostega*, der auch eine stärker ufer- bzw. landbezogene Lebensweise aufwies. Ob sich der tulerpetonide Konstruktionstyp auch in anderen Punkten in die zu der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion führende Linie einordnen läßt, ist auf dem gegenwärtigen Kenntnisstand nicht zu beurteilen. Nach LEBEDEV & COATES (1995) handelt es sich bei *Tulerpeton* um den ältesten bislang bekannten reptilomorphen Tetrapoden.

Interpretiert nach dem in Kapitel 5.5.2 vorgelegten Extremitätenevolutionsmodell (Abb. 5.38), entspricht die Extremität von *Acanthostega* einem ursprünglicheren Zustand als die von *Ichthyostega* und *Tulerpeton*. Ähnlich wie bei der rhipidistiiden Ausgangskonstruktion ist das anteriore Sklettelement des medialen Extremitätenabschnitts (Radius) hier stabförmig und das posteriore (Ulna) kurz und breit. Im distalen Extremitätenbereich hat eine Reduktion der Digits auf acht Strahlen stattgefunden. Bei *Tulerpeton* kommt es zu einer weiteren Reduzierung auf sechs Strahlen und das posteriore Element des medialen Extremitätenabschnitts (Ulna/Fibula) gleicht sich in Form und Größe dem anterioren (Radius/Tibia) an, so daß es ebenfalls stabförmig wird. Eine Reduktion eines weiteren Fingers würde dann zu Verhältnissen führen, wie sie etwa bei der hypothetischen Tetrapoden-Konstruktion vorliegen. Im Gegensatz zur Extremität von *Tulerpeton* gleicht sich bei *Ichthyostega* das anteriore Element des medialen Extremitätenabschnitts (Radius/Tibia) dem posterioren (Ulna/Fibula) an, indem es sich verbreitert. Dies führt zusammen mit der Reduktion der Elemente des proximalen Teils des

¹⁰⁷ Dies gilt vermutlich nur für die Vorderextremität.

distalen Extremitätenabschnitts (Carpalia/Tarsalia) zu einer Limitierung der Extremitätenbeweglichkeit. Auch hier findet eine Reduktion der *Digiti* gegenüber der Ausgangskonstruktion statt, in diesem Fall auf sieben Strahlen.

Es soll hier noch einmal betont werden, daß die Zuordnung der drei behandelten fossilen Tetrapoden des Oberdevon zu dem vorgestellten Ablaufmodell nicht als genealogische Beziehung aufgefaßt werden darf. Es wird hier nicht behauptet, daß sich *Ichthyostega* und *Tulerpeton* von *Acanthostega* ableiten lassen. Es wurde hier nur dargelegt, ob und wie bestimmte Aspekte der genannten Fossilien, nach konstruktiven Gesichtspunkten interpretiert, dem Ablaufmodell zugeordnet werden können. Dabei stellt das Fossil von sich aus keinen Transformationsgegenstand dar. Methodisch gesehen wird es durch die konstruktionsmorphologische Interpretation als Konstruktionstyp auf die gleiche Modellebene wie die Transformationsgegenstände des Ablaufmodells gebracht, so daß damit ein Vergleich nach demselben Maßstab erst möglich wird. Da aber nur bestimmte Aspekte verglichen wurden, kann sich die Zuordnung auch nur auf die jeweils betrachteten Aspekte beziehen. Nach der hier vertretenen Auffassung entsprechen die drei genannten Tetrapodenfossilien, wie bereits erwähnt, Realisierungsformen einer frühen konstruktiven Radiationsphase, bei der in der Entwicklungsgeschichte vermutlich die volle Bandbreite an Möglichkeiten genutzt wurde, so daß es auf diese Weise zu einer Vielzahl von Varianten kam. Die erstellten Konstruktionstypen stellen dabei nur die methodisch notwendige Subsumierung dieser Varianten dar, die dann mit den Transformationsgegenständen des Ablaufmodells verglichen werden können.

Die anhand des erstellten Ablaufmodells erfolgte Zuordnung der Extremitäten der drei behandelten fossilen Tetrapoden des Oberdevon leitet zu dem zweiten noch zu diskutierenden Schwerpunkt über, der Frage nach der Entstehung der Tetrapodenextremität. In Kapitel 5.4.1 wurden die Voraussetzungen rekonstruiert, die eine Flosse erfüllen muß, um über funktionstüchtige Zwischenstadien in eine Tetrapodenextremität evolutionär transformierbar zu sein. Daraus ergibt sich, daß sich keine der bekannten Sarcopterygierflossen als Vorkonstruktion für die Entwicklung einer Tetrapodenextremität eignet (Kapitel 5.4.2). Der gesuchte Flossentyp läßt sich jedoch innerhalb des auf dem in Kapitel 3.3.5 erarbeiteten Flossenevolutionsmodell (Abb. 3.22) basierenden Entstehungsmodells der unterschiedlichen Sarcopterygierflossenformen finden (Kapitel 4.4.2, Abb. 4.28). Von den Zwischenstadien der einzelnen Entwicklungslinien erfüllt nur die Flosse der rhipidistiiden Ausgangskonstruktion (Abb. 4.28 Ac, Bc, Cc) die für die Transformation zu einer Tetrapodenextremität erforderlichen Bedingungen. Von dieser lassen sich neben der Tetrapodenextremität (Abb. 5.38) auch der rhizodontide, der eusthenopteride und der panderichthyide Flossentyp

über funktionstüchtige Zwischenstadien ableiten (Abb. 4.28 A, B, C). Anhand der erstellten Ablaufmodelle (Kapitel 3.3.5, 3.3.5 u. 5.5.2) kann die Extremitäten- und Gürtelrevolution bis in den Bereich der Entstehung der Gnathostomen zurückverfolgt werden. Danach entspricht das Extremitätenskelett, das Becken und der endoskeletale Schultergürtel (Scapulocoracoid) intersegmentale Mineralisierungen bzw. Verknorpelungen, deren Lage sich aus der Kammerung des Weichkörpers ergibt. Auf dieser Grundlage konnte gezeigt werden, daß ein aus unverzweigten, seriell angeordneten Skelettstäben (Radien) bestehendes Flossenskelett (Abb. 3.22 b, c) für alle Gnathostomen als Ausgangsbedingung angesehen werden muß und daß die intersegmentale Anordnung eine Folge der durch die Verspannungsstruktur der Rumpfmuskulatur vorgegebenen segmentalen Körpergliederung darstellt. Ausgehend von diesem Flossentyp läßt sich die rhipidistiide Ausgangsflosse (Abb. 4.28 Ac, Bc, Cc) und schließlich auch die Tetrapodenextremität in Form einer in jeder Entwicklungsphase begründeten kontinuierlichen Transformationsreihe evolutionär ableiten. Die Verengung der ursprünglich breitbasigen Flosse (Abb. 3.23) und die damit verbundene Umgestaltung von einem eurybasalen zu einem stenobasalen Flossenskelett erfolgt nach diesem Modell zunächst durch ein Zusammenrücken (Abb. 3.22 d, e) und schließlich durch eine proximale „Verschmelzung“ und distale Verzweigung von Skelettstäben (Radien) (Abb. 3.22 f, g, Abb. 4.28), die im Zusammenhang mit einer Flexibilisierung der Flossenhinterkante steht. Der Humerus der Tetrapoden stellt danach, wie in Kapitel 5.4.2 bereits erwähnt, eine „Kondensation“ mehrerer, ursprünglich parallel zueinander stehender proximaler Skelettelemente (Radien) dar (siehe auch JARVIK 1965 a, 1980 b), die sich etwa in der Extremitätenontogenese von Hühnerembryonen äußert, indem der Humerus von vier Körpersegmenten induziert und mit Material proliferiert wird (STEPHENS & McNULTY 1981, STEPHENS 1983). Für eine „Kondensation“ von Radien spricht auch, daß von *Neoceratodus* eine Anomalie bekannt ist, bei der die Bauchflosse nicht nur eine, sondern drei eng beieinander liegende Achsen aufweist (HOWES 1887, Fig. 1). Da sich der hier angesprochene Vorgang der evolutionären „Kondensation“ bzw. „Verschmelzung“ proximaler Skelettelemente durch eine Abwandlung der Extremitätenskelettmorphogenese ergibt, indem in der frühen Entwicklungsphase einfach nur weniger Chondrifikationskerne angelegt werden, die sich nach den in Kapitel 5.4.1 (Abb. 5.30) angesprochenen Grundmechanismen distal verzweigen, kann auf dieser Basis keine Identifikation von Skelettelementen vorgenommen werden. Da zudem der Prozeß der Extremitätenmorphogenese im Laufe der Evolution ökonomisiert werden kann, ist es somit auch müßig, sich der Frage zu widmen, aus wie vielen Skelettelementen ehemaliger Radien sich der Tetrapodenhumerus zusammensetzt.

Im Gegensatz zu der in der vorliegenden Arbeit vertretenen Auffassung gehen zahlreiche Autoren in An-

schluß an STEINER (1935) davon aus (GREGORY & RAVEN 1941, WESTOLL 1943 a, EATON 1951, HINCHLIFFE 1989 u.a.), daß sich die Verengung der Flossenbasis und die Entstehung des stenobasalen Flossenskeletts durch eine von caudal beginnende Loslösung der an der Basis eines jeden Skelettstabes (Radius) stehenden Basalelemente aus der Körperwand ergibt. Die dort als „Stammreihe“ bzw. „Metapterygiumachse“ bezeichneten Basalelemente seien danach den Axialelementen (axial mesomeres) der verschiedenen Sarcopterygierflossen und der „Extremitätenachse“ der Tetrapoden (Humerus, Ulna, Ulnare bzw. Femur, Fibula, Fibulare) homolog. Dabei wird jedoch nicht bedacht, daß die Basalelemente nicht so leicht aus der Körperwand zu lösen sind. Die Frage, ob und unter welchen Bedingungen eine solche Loslösung erfolgen kann, wird von den Vertretern dieser Theorie erst gar nicht gestellt. Das Hauptproblem besteht dabei darin, daß die Basalelemente die Verankerstellen für die Radien darstellen und von diesen als Widerlager genutzt werden. Um unter dieser Voraussetzung eine Loslösung aus der Körperwand zu ermöglichen, müßte zuvor eine Veränderung der mechanischen Verhältnisse stattfinden, die evolutionär schwer zu begründen wäre. Es wird hier massiv bezweifelt, daß sich mechanische Bedingungen formulieren lassen, unter denen einen Loslösung der Basalelemente aus der Körperwand evolutionär erfolgen kann.

Nach dem in Kapitel 3.3.5 (Abb. 3.22 u. 3.23) vorgelegten Flossenevolutionsmodell liegen die Basalelemente gemeinsam in einem körperparallel verlaufenden interseptalen Kanal (Abb. 3.17, 3.22 b, c, 3.24 a), der sich zwischen Bauch- und Rumpfsseitenwandmuskulatur befindet. In diesem Kanal können sich die Basalelemente unter Verbesserung ihrer Eigenschaft als Widerlager in caudocranialer Richtung ausdehnen und schließlich zu einer einheitlichen Basalstruktur „verschmelzen“ (Abb. 3.22 d-g), die als Muskelansatzstelle genutzt werden kann. Aus ihr entwickelt sich schließlich der endoskelettale Schultergürtel (Scapulocoracoid) bzw. das Becken (Kapitel 3.3.4 u. 3.3.5, Abb. 3.22 f, g, 3.24 b). Daraus geht hervor, daß sowohl das in Anschluß an GEGENBAUR (1865) meist als Metapterygium bezeichnete Skelettelement der Selachierflosse als auch die Axialelemente der Sarcopterygierflosse und die „Extremitätenachse“ der Tetrapoden „Verschmelzungen“ von Radien entsprechen und nicht, wie allgemein angenommen, aus Basalelementen hervorgegangen sind. Zu dieser Auffassung gelangt auf der Grundlage anderer Überlegungen auch JARVIK (1980 b, S. 130/131): „The basale metapterygii lies in the medial margin of the fan-shaped fin. It has arisen by secondary modifications within the fin and neither this structure nor other elements included in the “metapterygial stem” have become freed from the body wall by a posterior embayment (incisura metapterygii; Steiner, Sewertzoff) as generally assumed (Fig.63). The formation of this embayment is certainly due to the crowding together of the posterior metameric elements towards the shoulder joint (Fig. 72),

through which these elements assume a more or less oblique position. [...] None of these four mesomeres [die vier Axialelemente der *Eusthenopteron*-Flosse d.A.], which generally have been considered to be “stem” elements, is thus a simple metameric structure originally situated in the body wall and there is no metapterygial stem either in fishes or in tetrapods.“ JARVIK deutet mit dem letzten Satz an, daß die Erkenntnis, daß kein einziges Teil des Extremitätenskeletts der Fische und Tetrapoden den Basalelementen entspricht, die Suche nach der „Metapterygiumachse“, „Stammreihe“ oder „Extremitätenachse“ ad absurdum führt. Dies wird vor allem in folgendem Zitat deutlich (JARVIK 1980 b, S. 129): „Under these circumstances it is of course impossible to distinguish a metapterygial stem, and this concept which has played such a great role in the discussions of the origin and nature of the paired fins and of the tetrapod limb is to be regarded as a hypothetical construction without real significance.“

JARVIK konnte zu dieser Zeit, als er die zitierten Sätze formulierte, nicht ahnen, welches Revival die Suche nach der „wahren Metapterygiumachse“ durch neue Erkenntnisse auf dem Gebiet der Extremitätenmorphogenese noch einmal erfahren würde. Obwohl es sich hierbei, wie in Kapitel 5.4.2 ausführlich dargelegt wurde, zweifellos um die Suche nach einem Phantom oder, wie JARVIK sagt, nach einem „hypothetischen Konstrukt ohne realen Hintergrund“ handelt, gibt es inzwischen kaum noch jemanden, der nicht davon ausgeht, daß anhand des morphogenetischen Erstellungsprozesses des Extremitätenskeletts rezenter Tetrapoden die „Metapterygiumachse“ bzw. die „primäre Extremitätenachse“ bestimmt werden kann (HINCHLIFFE 1989, VOROBYEVA & HINCHLIFFE 1991, 1996, COATES & CLACK 1990, COATES 1995, GOULD 1991, RIEPPEL 1993, AHLBERG & MILNER 1994, SHUBIN 1995, SHUBIN et al. 1997 u.a.). Die in Kapitel 5.4.2 in aller Ausführlichkeit vorgebrachten Einwände gegen diese sich zunehmend verbreitende Auffassung sollen hier nicht noch einmal wiederholt werden. Wenn sich die sogenannte „Metapterygiumachse“ nicht aus der Körperwand lösen kann, besteht auch keine Möglichkeit, diese im Extremitätenskelett von Fischen oder Tetrapoden wiederzufinden. Daran ändert auch die genaueste Kenntnis des morphogenetischen Erstellungsprozesses des Extremitätenskeletts rezenter Tetrapoden nichts. Daß die „Metapterygiumachse“ der „Urflosse“ trotzdem nach wie vor im Extremitätenskelett der Tetrapoden gesucht wird, zeigt deutlich, daß die transformative Überführbarkeit der betrachteten Struktur über funktionstüchtige Zwischenstadien offensichtlich gar nicht als Voraussetzung für eine evolutionäre Beziehung angesehen wird. Gerade dieser Zusammenhang ist aber für die evolutionäre Interpretation von Strukturen von größter Bedeutung, denn erst wenn der evolutionäre Ablauf unter Nachweis der Transformierbarkeit rekonstruiert wurde, kann entschieden werden, aus welchen Strukturen der Ausgangskonstruktion die Strukturen der Zielkonstruktion hervorge-

gangen sind. Statt dessen wird allgemein der absurde Versuch unternommen, ohne diese Kenntnis solche (homologen) Strukturen zu identifizieren, um mit diesen dann den evolutionären Ablauf bestimmen zu können. Es ist jedoch fraglich, wie etwas identifiziert werden kann, was noch gar nicht bekannt ist. Wie soll man denn etwas finden, von dem man nur weiß, daß es angeblich evolutionär eine große Bedeutung haben soll. Da es jedoch der allgemein üblichen Auffassung entspricht, daß homologe Strukturen identifiziert werden können, ohne zu wissen, was aufgrund der evolutionären Entwicklung überhaupt homolog sein kann, ist es nicht verwunderlich, daß es Generationen von Wissenschaftlern bis heute gar nicht auffällt, wenn, wie im Fall der „Metapterygiumachse“, nach einem Phantom gesucht wird. Aus dem Dilemma, daß sich evolutionäre Abläufe nicht anhand eines vermeintlichen Erkennens homologer Strukturen rekonstruieren lassen, führt auch die Einbeziehung morphogenetischer Gesichtspunkte nicht heraus. Der Morphogenese-prozeß liefert weder Kriterien zur Identifikation homologer Strukturen, noch läßt sich über ihn bestimmen, ob eine Struktur ursprünglich oder abgeleitet ist (siehe Kapitel 5.4.2). Dies ergibt sich schon allein aus dem Umstand, daß der Morphogenese-prozeß rezenter Organismen selbst ein Produkt evolutionärer Entwicklung darstellt und somit gegenüber dem der entwicklungsgeschichtlichen Vorläufer abgewandelt sein kann. Daß die Extremitätenmorphogenese unter den bislang untersuchten Tetrapoden relativ einheitlich abläuft, bedeutet nicht, daß hier eine „conservation of developmental patterns“ vorliegt und die Extremitäten der frühen Tetrapoden ontogenetisch nach dem gleichen Muster erstellt worden sein müssen. Dies ist schon deshalb nicht zu erwarten, weil bei der Entstehung der Tetrapoden ein Übergang zwischen dem Erstellungsprozeß einer Fischflosse und dem einer Tetrapodenextremität stattgefunden haben muß. In Kapitel 5.5.2 wurde gezeigt (Abb. 5.39), wie eine solche sukzessive Abwandlung des Morphogenese-prozesses möglicherweise evolutionär erfolgen konnte.¹⁰⁸ Zur Bestimmung des dort nachgezeichneten Verlaufs ist es jedoch notwendig, zuvor die evolutionäre Entwicklung der zu erstellenden Struktur, also die des Extremitätenskeletts, auf der Ebene der Nutzungszusammenhänge des jeweiligen adulten Zwischenstadiums zu rekonstruieren. Erst wenn die zu erstellenden Strukturen der Zwischenstadien bekannt sind, kann deren Erstellungsprozeß und die evolutionäre Abwandlung dieser Erstellungsprozesse auf der Grundlage der Kenntnisse über die Morphogenesemechanismen rezenter Fische und Tetrapoden prinzipiell nachgezeichnet werden. Nur anhand eines solchen Modells als Standard lassen sich dann Aussagen darüber machen, ob

und inwieweit ein Morphogenese-prozeß ursprünglich oder abgeleitet ist. Die Morphogenese-prozesse rezenter Tetrapoden geben von sich aus weder Auskunft über ihre evolutionäre Entstehung noch über ihre vermeintliche Ursprünglichkeit. Es ist also sehr fragwürdig, wenn die bekannten Morphogenese-prozesse rezenter Tetrapoden direkt, ohne zuvorige Rekonstruktion des evolutionären Ablaufs, auf fossile Formen übertragen werden oder wenn behauptet wird, diese würden von sich aus Kriterien liefern, nach denen bestimmt werden könne, welche Teile der Tetrapodenextremität aus Strukturen der Flosse des evolutionären Vorläufers hervorgegangen seien und bei welchen es sich um Neuentwicklungen (neomorphe Strukturen) handele. Die angebliche Ableitbarkeit der Tetrapodenextremität von einer Flosse des *Eusthenopteron*- bzw. *Panderichthys*-Typs kann daher auch nicht damit begründet werden, daß die distal noch fehlenden Skelettelemente aufgrund der Extremitätenmorphogenese neomorph entstanden sein müßten. Die Entscheidung, von welchem Flostyp sich die Tetrapodenextremität ableiten läßt, kann weder auf der morphogenetischen Ebene noch auf der Grundlage von Homologien getroffen werden, sondern nur durch den Nachweis der evolutionären Transformierbarkeit der betreffenden Struktur über funktionstüchtige Zwischenstadien. Danach läßt sich die Tetrapodenextremität, wie in Kapitel 5.4.2 gezeigt wurde, nicht von einer Flosse des *Eusthenopteron*- bzw. *Panderichthys*-Typs ableiten. Das Hauptproblem besteht dabei darin, daß durch die bei diesen Formen geringe Zahl der Flossenskelettelemente (bei der Brustflosse bzw. Bauchflosse von *Eusthenopteron* 9 bzw. 7, bei der Brustflosse von *Panderichthys* 5 und bei der Bauchflosse vermutlich noch weniger) eine nahezu komplette Neuentstehung des Autopodiums (Carpalia, Metacarpalia u. Digniti bzw. Tarsalia, Metatarsalia u. Digniti) im Zusammenhang mit einer Verbesserung des Substratkontaktes begründet werden müßte. Dabei stellt vor allem die Inkorporation des ersten praeaxialen Skelettelements (Radius/Tibia), das distal nicht mit dem restlichen Extremitätenskelett in Verbindung steht und daher keine Kraft auf die distalen Skelettelemente übertragen kann, ein Problem dar. Es konnte gezeigt werden, daß auf dieser Grundlage eine sukzessive funktionelle Einbindung des ersten praeaxialen Skelettelements in den Carpal- bzw. Tarsalbereich, wie sie im Fall der Tetrapodenextremität beim Radius bzw. bei der Tibia vorliegt, evolutionär über funktionstüchtige Zwischenstadien nicht entstehen kann. Das Problem der Inkorporation des ersten praeaxialen Skelettelements wird zwar, wie das folgende Zitat von RACKOFF (1980, S. 278) belegt, von einigen Autoren erkannt: „Incorporation of the free distal end of the radius into the carpus was a necessary sequel“, doch wird auch von diesen kein entsprechendes Transformationsmodell vorgelegt, bei dem die evolutionären Zwischenstadien funktionstüchtig und nutzbringend sind und bei dem die Positionierung der neuen Skelettelemente im Rahmen des Nutzungszusammenhangs biomechanisch begründet wird. Dies gilt auch für die in der Einleitung des 5. Ka-

¹⁰⁸ Der dort rekonstruierte Verlauf soll nur zeigen, daß eine sukzessive Abwandlung des Extremitätenmorphogenese-prozesses formulierbar ist. Es wird nicht behauptet, daß dies die einzige Möglichkeit darstellt, denn der Spielraum alternativer Wege ist aufgrund der geringen Anhaltspunkte, nach denen der Morphogenese-prozeß nicht mehr existierender Formen rekonstruiert werden kann, ungeheuer groß.

pitels zitierten Transformationsmodelle von GREGORY (1935, 1949, 1951), GREGORY & RAVEN (1941), WESTOLL (1943 a, 1961), EATON (1951) und JARVIK (1964, 1980 b).

Bei der in Kapitel 5.5.2 dargelegten Ableitung der Tetrapodenextremität von der rhipidistiiden Ausgangsflosse (Abb. 4.28 Ac, Bc, Cc) besteht das Problem der Inkorporation des ersten praeaxialen Skelettelements (Radius) nicht, da dieses über die sich daran distal anschließenden Skelettelemente bereits mit den distalen Skelettelementen des restlichen Flossenskeletts in Kontakt steht und gemeinsam mit diesen Kraft auf das Substrat übertragen kann. Die Digits können hier leicht im Zusammenhang mit einer Verbesserung der Bodenverankerung durch eine sukzessive Verlängerung der strahlig angeordneten distalen Endglieder des Extremitätenskeletts entstehen, indem neue Elemente distal angefügt werden, die morphogenetisch durch eine einfache distale Abgliederung (Kapitel 5.4.1, Abb. 5.30) von den bereits vorhandenen Chondrifikationszentren der distalen Endglieder gebildet werden können (Abb. 5.39 a → b). Auf diese Weise befinden sich die neu entstehenden Digits in einer Position, in der sie in jeder Phase ihrer evolutionären Entstehung zur Verankerung am Substrat nutzbar sind. Die evolutionären Zwischenstadien sind in diesem Modell sowohl funktionstüchtig als auch morphogenetisch erstellbar, und der Morphogenese-prozeß läßt sich sukzessive abwandeln. Da bei der rhipidistiiden Ausgangsflosse (Abb. 4.28 Ac, Bc, Cc) zahlreiche distale Endglieder vorliegen (9-11), entsteht nach dem Anfügen der Digits eine primär polydactyle Extremität (Abb. 5.39 b). Danach stellt sich die Entwicklung einer pentadactylen Extremität als ein kontinuierlicher Prozeß der Reduktion von Digits dar, der bei einigen Tetrapodenformen bis zu deren völligem Verlust fortschreiten kann. Nach diesem Modell kann die erst vor relativ kurzer Zeit entdeckte Polydactylie der Extremitäten von *Ichthyostega*, *Acanthostega* und *Tulerpeton*, die von den meisten Paläontologen als Überraschung gewertet wurde, nicht sonderlich verwundern. Dies ist nur dann verwunderlich, wenn von reduzierten Flosstypen¹⁰⁹ ausgegangen wird, wie sie bei *Eusthenopteron* und *Panderichthys* zu finden sind. Auf der Grundlage dieser Flosstypen müßte dann nämlich zunächst eine Vermehrung von distalen Endgliedern erfolgen (einschließlich des ersten praeaxialen Skelettstabes liegen bei der Brustflosse von *Eusthenopteron* fünf und bei der von *Panderichthys* sogar nur drei vor), durch die dann mehr als fünf Digits entstehen könnten. Danach müßte dann deren Zahl wieder auf fünf verringert werden. Diese Zu- und Abnahme von Skelettelementen ist freilich nicht so leicht zu begründen. Nach dem in Kapitel 4.4.2 dargelegten Flossenevolutionsmodell der Sarcopterygierflossen (Abb. 4.28) stellt sich auch die Entwicklung der Flossen vom *Eusthenopteron*- und *Panderichthys*-

Typ als kontinuierlicher Reduktionsprozeß von Skelettelementen dar, so daß diese nicht als Ausgangspunkte, sondern als Endpunkte einer evolutionären Entwicklung betrachtet werden müssen. Insgesamt gliedert sich das hier vorgeschlagene Modell zur evolutionären Entstehung der Tetrapodenextremität harmonisch in die Gesamtentwicklung der Sarcopterygierflossen und das Flossenevolutionsmodell der Gnathostomen ein. Dadurch ist das hier vorgeschlagene Modell, im Gegensatz zu einer Ableitung der Tetrapodenextremität von einer Flosse des *Eusthenopteron*- bzw. *Panderichthys*-Typs, nicht von zahlreichen Hilfsannahmen abhängig.

Die inzwischen häufiger vertretene Auffassung, daß die Polydactylie der bislang ältesten Tetrapoden den konservativen Verlauf der Extremitätenmorphogenese bestätige (COATES & CLACK 1990, COATES 1991, GOULD 1991, AHLBERG & MILNER 1994, VOROBYEVA & HINCHLIFFE 1996 u.a.), kann hier nicht geteilt werden. Die dieser Auffassung zugrundeliegende Argumentation läßt sich wie folgt rekonstruieren: Da die Reihenfolge der morphogenetischen Erstellung der Digits bei rezenten Tetrapoden, mit Ausnahme der urodelen Amphibien, in Form eines von posterior nach anterior verlaufenden Digitalbogens (digital arch) erfolgt (Abb. 5.31, 5.53), könne eine evolutionäre Reduktion der Digits daher nur in der umgekehrten Reihenfolge ihrer morphogenetischen Erstellung stattfinden (ALBERCH & GALE 1985, SHUBIN & ALBERCH 1986). GOULD (1991, S. 27) drückt dies als das „natural analog of the economic maxim: last hired, first fired“ aus. Da nun die anterioren Digits bei *Ichthyostega* und *Acanthostega* kleiner seien als die restlichen, würde dies das genannte Reduktionsmuster widerspiegeln. Dieser Schluß findet sich etwa in folgendem Zitat (COATES & CLACK 1990, S. 68): „Thus in *Acanthostega* and *Ichthyostega*, the smallest and shortest digits in the array are closest to the anterior edge. This pattern could have been predicted and is elegantly explained by the new morphogenetic model [gemeint ist die Arbeit von SHUBIN & ALBERCH 1986, d.A.] (Fig. 2e, f). Pentadactyly would therefore be derived by loss of the most terminal digits.“ Diese Interpretation setzt zum einen voraus, daß bei *Ichthyostega* und *Acanthostega* der gleiche Morphogenese-prozeß wie bei den nicht-urodelen Tetrapoden vorlag, und zum anderen, daß sich die Extremität evolutionär in Rückbildung befindet. Die Frage, ob dies zutrifft, kann jedoch weder auf der Ebene rezenter Morphogenese-prozesse noch auf der Grundlage des Fossils beurteilt werden, denn keines der beiden liefert ein Lesrichtungskriterium. Erst die Rekonstruktion der evolutionären Entwicklung der betreffenden Struktur und deren morphogenetischem Erstellungsprozeß unter Berücksichtigung der Nutzungszusammenhänge läßt eine Interpretation zu, in welchem Verhältnis die fossile Struktur zu den rezenten Morphogenese-prozessen steht. Dies wird jedoch, wie erwähnt, allgemein nicht für nötig befunden. Sofern sich die Extremität von *Ichthyostega* tatsächlich evolutionär in Rückbildung befände, so scheint mir, daß nicht der am weitesten anterior liegende

¹⁰⁹ Reduziert, gemessen an dem Flossenevolutionsmodell der Sarcopterygier (Kapitel 4.4.2, Abb. 4.28).

Finger als nächstes reduziert würde, sondern der fünfte, der bei weitem der kleinste ist (Abb. 5.9 b). Danach würde sich das für rezente Tetrapoden als zwingend erachtete Reduktionsmuster, nach dem der morphogenetisch zuletzt erstellte Finger immer der erste sein soll, der verlorengelht, bei *Ichthyostega* nicht wiederfinden. Zweifellos bestimmen die Morphogenesemechanismen, was potentiell erstellt bzw. zurückgebildet werden kann, doch erscheint mir die Vorstellung, daß der Morphogenese-prozeß von sich aus Vorhersagen über die Reihenfolge der Reduktion von Fingern unabhängig von ihrem Nutzungszusammenhang zuläßt, genauso unsinnig zu sein wie die in diesem Zusammenhang von GOULD (1991) als Analogon erwähnte „ökonomische Maxime“, daß der letzte, der kommt, derjenige sein müsse, der als erster entlassen würde. Wenn die evolutionäre Reduktion der Digits nur in umgekehrter Reihenfolge stattfinden könnte, wie sie morphogenetisch erstellt wurden, so müßte beim Pferd, da bei Säugetieren eine Digitalbildungssequenz (digital sequenz) in der Folge 4-5-3-2-1 vorliegt, der vierte Zeh evolutionär zurückbleiben und nicht, wie allgemein angenommen, der dritte. Dies ließe sich funktionell wohl kaum begründen. In diesem Zusammenhang könnten noch zahlreiche weitere Beispiele angeführt werden. Die Kenntnis der Morphogenesemechanismen läßt einzig und allein Vorhersagen zu, welche Strukturen morphogenetisch nicht erstellt bzw. nicht zurückgebildet werden können. Insofern werden durch die Morphogenesemechanismen die evolutionären Optionen einer Konstruktion eingeschränkt. Welche der verbleibenden Entwicklungsoptionen, also alles was potentiell morphogenetisch erstellt bzw. zurückgebildet werden kann, im evolutionären Verlauf verwirklicht wird, entscheidet sich auf der Ebene der Nutzungszusammenhänge im Rahmen der kohärenten Bionomie durch den evolutionären Erfolg oder Mißerfolg der Konstruktion, der über die Weitergabe oder Nichtweitergabe einer morphogenetischen Abänderung entscheidet (siehe Kapitel 5.4.2). Das heißt, nicht alles, was potentiell morphogenetisch erstellt werden kann, ist auch evolutionär entwickelbar. Der Versuch, die evolutionäre Entwicklung von Extremitäten allein auf der Ebene des Erstellungszusammenhangs rekonstruieren zu wollen, kann hier nur als absurd empfunden werden, da dies einer Gleichsetzung von ontogenetischer und evolutionärer Entwicklung gleichkäme (zur Kritik an dieser Gleichsetzung innerhalb morphogenetischer Konzepte siehe auch M. GUTMANN & VOSS 1995). Dazu kommt, daß der Gesamtorganismus mit all seinen Wechselwirkungen bei dieser Vorstellung gar nicht mehr in Erscheinung tritt und nur noch die Ontogenese von bestimmten Teilen betrachtet wird. Da die evolutionäre Entwicklung einer Struktur also nicht einmal dann allein auf der Grundlage des Erstellungszusammenhangs rekonstruiert werden kann, wenn der Morphogenese-prozeß bekannt ist, wie sollen dann auf dieser Basis Aussagen über evolutionäre Zusammenhänge von fossilen Organismen machbar sein, deren Erstellungszusammenhang erst rekonstruiert werden müßte. Die polydactylen Extremitäten der ältesten

bekannten Tetrapoden können weder von sich aus den ihnen unterstellten Morphogenese-prozeß bestätigen, noch läßt der Morphogenese-prozeß rezenter Tetrapoden Prognosen zu, ob die ursprüngliche Tetrapodenextremität polydactyl war oder nicht. Auf der Grundlage der von den Extremitäten rezenter Tetrapoden bekannten Morphogenese-prozesse läßt sich nur sagen, daß, wenn die Extremitäten der frühen Tetrapoden in gleicher Weise, nämlich in Form eines Digitalbogens (digital arch), erstellt wurden, eine ursprüngliche Polydactylie prinzipiell möglich ist. Letzteres kann jedoch auch nicht ausgeschlossen werden, wenn ein Morphogenese-prozeß ohne die Bildung eines Digitalbogens, wie er bei Fischen auftritt, angenommen wird. In diesem Zusammenhang soll auf ein erst vor kurzem entdecktes Brustflossenskelett eines rhizodontiden Crossopterygiers (ANSP 20581) aus der Catskill Formation in Pennsylvania aufmerksam gemacht werden (Abb. 6.2), deren distale Skelettelemente von DAESCHLER & SHUBIN (1998) als fingerähnliche Strukturen gedeutet werden. Da die Flosse über etwa 11-15 distale Endglieder verfügt hat, von denen 8 überliefert sind, würde es sich dabei nach dieser Interpretation um eine „polydactyle“ Fischflosse handeln. Es erscheint mir sehr unwahrscheinlich, daß dieser Flossentyp morphogenetisch nach dem für die rezenten Tetrapoden typischen Muster eines Digitalbogens (digital arch) erstellt wurde. Wenn also eine Fischflosse „polydactyl“ sein kann, muß nicht der Extremitätenmorphogenese-prozeß der rezenter Tetrapoden herangezogen werden, um wahrscheinlich zu machen, daß die Tetrapodenextremität ursprünglich polydactyl war. Nach der in Kapitel 4.2 erfolgten Konstruktionsanalyse und dem Evolutionsmodell der Sarcopterygierflosse (Kapitel 4.4.2) entspricht die von DAESCHLER & SHUBIN (1998) beschriebene, bislang unbenannte Flosse dem rhizodontiden Flossentyp (Abb. 4.28 Ad). Dabei ist sie vor allem der Brustflosse von *Sauripterus* (AMNH 3341) sehr ähnlich. Auch diese seit 1843 bekannte Flosse besaß nach THOMSON (1994) mindestens 11 strahlig angeordnete distale Endglieder. Es ist daher verwunderlich, daß man erst jetzt, 150 Jahre später, durch die neu entdeckte Flosse auf die strahlige, an Finger erinnernde, Anordnung des rhizodontiden Flossentyps aufmerksam geworden ist. Nach dem in Kapitel 4.4.2 vorgestellten Flossen-evolutionsmodell kommt der rhizodontide Flossentyp (Abb. 4.28 Ad) in seiner Skelettstruktur der rhipidistiden Ausgangsflosse (Abb. 4.28 Ac, Bc, Dc), von der sich auch die Tetrapodenextremität, der eusthenopteride und der panderichthyide Flossentyp ableiten läßt (Abb. 5.38 e, f, 4.28 Bd, Ce), am nächsten. Nur die Flossenstrahlen sind hier anders gebaut. Sie sind außerordentlich massiv und im proximalen Teil ungegledert und bedecken einen großen Teil des Flossenskeletts (siehe Kapitel 4.4.2), was auch für die neu entdeckte Flosse aus der Catskill Formation zutrifft. In Kapitel 5.4.2 wurde darauf hingewiesen, daß dieser Flossenstrahlentyp, aufgrund seiner bewegungslimitierenden Wirkung, die den Substratkontakt des distalen Extremitätenbereichs in starkem Maße behindert, die Möglichkeit einer evolu-

tionären Transformation des rhizodontiden Flossentyps zu einer Tetrapodenextremität verhindert. Außerdem spricht die hoch am Schultergürtel ansetzende Brustflosse und der vermutlich neutrale Auftrieb des Körpers beim rhizodontiden Formtyp gegen eine Nutzung der Flossen zur Fortbewegung auf festem Substrat (siehe Kapitel 4.4.2). Auch in anderen Punkten, etwa im Schädelbau, läßt sich der rhizodontide Formtyp nicht in eine Tetrapoden-Konstruktion überführen. Gegen eine Überführbarkeit spricht allein schon die zum Teil gewaltige Körpergröße von bis zu sieben Metern.

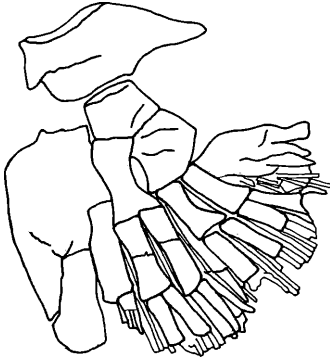


Abb. 6.2 Brustflosse eines rhizodontiden Crossopterygiers (ANSP 20581) aus der Catskill Formation in Pennsylvania. (Umgezeichnet nach DAESCHLER & SHUBIN 1998).

Die massiven Flossenstrahlen der rhizodontiden Crossopterygier werden allgemein als abgeleitet betrachtet, was mit den hier vorgestellten Flossenevolutionsmodellen (Kapitel 3.3.5 u. 4.4.2) in Einklang steht. Bestückt man die Brustflosse eines rhizodontiden Crossopterygiers mit dem allgemein als ursprünglich angesehenen Flossenstrahlentyp, der bei allen anderen Rhipidistiern zu finden ist, entspricht diese konstruktiv der rhipidistiiden Ausgangsflosse (Abb. 4.28 Ac). Es ist also trivial, daß die Vorläufer der rhizodontiden Crossopterygier eine Brustflosse besessen haben müssen, die der rhipidistiiden Ausgangsflosse gleichkommt. Obwohl bislang kein solches Fossil bekannt ist, gibt es keinen Grund daran zu zweifeln. Unter der allgemein akzeptierten Voraussetzung, daß die Ausgangsflosse der Gnathostomen multiradial und breitbasig war, ist es auch unwahrscheinlich, daß die multiradiale, reich verzweigte rhipidistiide Ausgangsflosse und damit auch der rhizodontide Flossentyp von einem gering verzweigten und mit wenigen Radien bestückten Flossentyp abzuleiten ist, wie er bei *Eusthenopteron* oder *Panderichthys* vorliegt. Die umgekehrte Entwicklung, die Ableitung des eusthenopteriden und panderichthyiden Flossentyps von der rhipidistiiden Ausgangsflosse, ist, wie ausführlich diskutiert wurde, wesentlich einfacher begründbar. Der Grund, warum dieser eigentlich naheliegende Entwick-

lungsweg im allgemeinen nicht wahrgenommen wird, liegt nach meiner Auffassung an der Vermischung methodischer Ebenen und der Vorstellung, die verwendeten Kategorien seien nicht erzeugt, sondern in der Natur vorfindbar. Dies läßt sich an folgendem Zitat über den neuen angeblich mit Fingern versehenen Flossenfund zeigen, das beispielhaft für die zur Zeit vorherrschende Denkweise gelten kann (DAESCHLER & SHUBIN 1998, S. 133): „Phylogenetic comparisons with other sarcopterygians are complicated by missing data but current hypotheses place rhizodontids just outside a group containing ‘osteolepiforms’, elpistostegids and tetrapods. This suggests two possibilities: fingers are either primitive to stem tetrapods, or digit-like structures evolved independently in a closely related group of Devonian fish. Either phylogenetic interpretation force us to question the use of digits as a key innovation associated with the origin of tetrapods. [...] The presence of digit-like structures in the paddle of an aquatic fish suggests that digits could have evolved for reasons other than bearing weight during terrestrial locomotion.“ Dieses Zitat macht deutlich, warum die Ableitung der Tetrapodenextremität von einer Flosse, wie sie für die rhipidistiide Ausgangskonstruktion rekonstruiert wurde, nicht als Möglichkeit gesehen wird, obwohl die Brustflosse der rhizodontiden Crossopterygier, abgesehen von den Flossenstrahlen, dieser sehr nahe kommt und ihre distalen Endglieder sogar als fingerähnlich bezeichnet werden. Der Hauptgrund für diese Einschätzung besteht darin, daß die osteolepiformen und elpistostegiden Crossopterygier aufgrund von Schädelmerkmalen als die nächsten Verwandten der Tetrapoden angesehen werden. Da diese Formen Flossen vom *Eusthenopteron*- bzw. *Panderichthys*-Typ aufweisen, wird angenommen, daß die Tetrapodenextremität aus einem solchen Flossentyp evolutionär hervorgegangen ist. Entsprechend wird der Flossentyp der rhizodontiden Crossopterygier, trotz seiner an Finger erinnernde distalen Endglieder, als Vorläufer der Tetrapodenextremität ausgeschlossen, weil diese Gruppe ebenfalls aufgrund von Schädelmerkmalen in ein entfernteres Verwandtschaftsverhältnis zu den Tetrapoden gestellt wird. Die Ableitbarkeit bzw. Nichtableitbarkeit der genannten Flossentypen wird also mit der systematischen Kategorie begründet, nicht aber nach dem Kriterium der evolutionären Transformierbarkeit über funktionsstüchtige Zwischenstadien. Ein weiterer Grund, warum die Ableitung der Tetrapodenextremität von einer dem rhizodontiden Flossentyp ähnlichen Flosse nicht in Erwägung gezogen wird, liegt darin, daß die Flossen vom *Eusthenopteron*- bzw. *Panderichthys*-Typ traditionell als ursprünglich gelten. In diesem Zusammenhang wird die *Eusthenopteron*-Flosse bis heute häufig als biseriales Archipterygium bezeichnet, die sich direkt aus einer breitbasigen Flosse entwickelt haben soll. Die Ursprünglichkeit der beiden Flossentypen wird also nicht rekonstruiert, sondern mit einem als ursprünglich unterstellten Archetyp begründet (hierzu siehe auch Kapitel 5.4.2). Da die Flossen von *Eusthenopteron* und *Panderichthys* keine strahlig angeordneten distalen Endglieder

besitzen, werden diese bei Tetrapoden, aber auch bei den rhizodontiden Crossopterygiern, als Neuentwicklungen betrachtet und mit *Digiti* gleichgesetzt. Nur aufgrund dieser Gleichsetzung stellt sich dann die oben zitierte Frage, ob sich Finger noch vor der Entstehung der Tetrapoden entwickelt haben oder ob diese unabhängig voneinander in verschiedenen nahe verwandten Fischgruppen entstanden seien. Aufgrund der phylogenetischen Zuordnung bleibt nur die zweite Alternative. Da die distalen Endglieder der Rhizodontidenflosse als *Digiti* betrachtet werden, ergibt sich dann auch der Schluß, daß der Besitz von Fingern keine mit der Entwicklung der Tetrapoden verbundene Schlüsselinnovation (*key innovation*) darstelle und daß fingerähnliche Strukturen wegen ihrer angeblichen Präsenz in einer Fischflosse auch anders als im Zusammenhang mit dem Tragen des Körpergewichts während der Landfortbewegung entstanden sein könnten.

Wenn dagegen die distalen Endglieder der Rhizodontidenflosse nicht als Finger bzw. *Digiti* interpretiert werden, ergeben sich jedoch weder die von DAESCHLER & SHUBIN (1998) aufgeworfenen Fragen noch deren evolutionäre Schlußfolgerungen. Interpretiert nach dem in Kapitel 4.4.2 vorgestellten Flossenevolutionsmodell ergibt sich das stark verzweigte Flossenskelett und die strahlige („fingerförmige“) Anordnung der distalen Endglieder der rhipidistiiden Ausgangsflosse und damit auch die Struktur der Rhizodontidenflosse durch die Verengung der Flossenbasis und die Flexibilisierung der Flossenhinterkante im Zusammenhang mit der Nutzung der paarigen Flossen als Antriebs- und Manövriereinrichtungen. Die Strukturen, die bei den Tetrapoden als Finger oder *Digiti* bezeichnet werden, entstehen nach dem Extremitätenevolutionsmodell (siehe Kapitel 5.5.2) auf der Grundlage der strahlig angeordneten Endglieder der rhipidistiiden Ausgangsflosse nach erfolgter Reduktion der Flossenstrahlen im Zusammenhang mit einer Verbesserung des Substratkontaktes während der Lokomotion im Flachwasser. Topographisch entsprechen nach diesem Modell nicht die *Digiti* den distalen Endgliedern der rhipidistiiden Ausgangsflosse, sondern die *Metacarpalia* bzw. *Metatarsalia*. Da sich beim rhizodontiden Formtyp aus den oben genannten Gründen keine Lokomotion auf festem Substrat entwickeln kann, besteht auf der Grundlage der Rhizodontidenflosse auch keine Möglichkeit, evolutionär zu fingerförmigen Verankerungsstrukturen zu gelangen. Es kann somit weder ein evolutionärer Zusammenhang zwischen den distalen Endgliedern der Rhizodontidenflosse und den *Digiti* der Tetrapodenextremität hergestellt werden noch macht es unter den genannten Voraussetzungen Sinn, diese beiden Strukturen gleichzusetzen.

Im Unterschied zu der evolutionären Interpretation von DAESCHLER & SHUBIN (1998) erfolgt der Vergleich der Rhizodontidenflosse mit der Tetrapodenextremität bei der hier vertretenen alternativen Deutung nach einem einheitlichen Interpretationsstandard. Dieser besteht in

Form der erarbeiteten Ablaufmodelle, die sich alle auf der gleichen Modellebene befinden. Die zu vergleichenden Strukturen werden also im Rahmen einer entwicklungstheoretischen Zielsetzung als Transformationsgegenstände interpretiert und danach auf der Modellebene bestimmten Konstruktionsstadien zugeordnet. DAESCHLER & SHUBIN (1998) nehmen dagegen beim Vergleich der Rhizodontidenflosse mit der Tetrapodenextremität zuerst eine Identifikation der Bestandteile vor, ohne jedoch einen Vergleichsstandard anzugeben. So werden die Skelettelemente der Rhizodontidenflosse vermeintlich als Humerus, Radius, Ulna, Ulnare, Intermedium und „Finger“ identifiziert. Tatsächlich findet jedoch keine Identifikation, sondern eine Zuweisung von Identitäten nach dem Kriterium der Lage und der geometrischen Ähnlichkeit gemessen an der Tetrapodenextremität statt. „Finger“ werden hier also nicht funktionell definiert, sondern geometrisch im Sinne strahlig angeordneter distaler Skelettelemente aufgefaßt. Die Abhängigkeit von diesem geometrischen Vergleichsstandard vergessend, werden die strahlig angeordneten distalen Skelettelemente der Rhizodontidenflosse und der Tetrapodenextremität als Identitäten unter dem Begriff „Finger“ behandelt. Mit Hilfe dieser Identitäten, den vermeintlich als „Finger“ identifizierten Strukturen, wird dann auf der Grundlage von „Verwandtschaftsverhältnissen“ taxonomisch-phylogenetischer, also ordnungstheoretischer Kategorien auf evolutionäre und somit entwicklungstheoretische Zusammenhänge zurückgeschlossen. Es wird also versucht, mehr zu sagen, als auf der Basis der verwendeten Methode eigentlich möglich ist, denn anhand von geometrischen Ähnlichkeiten lassen sich keine evolutionären Schlüsse ziehen. Das Verhältnis, wie die beiden miteinander verglichenen Strukturen, die „fingerähnlichen“ distalen Endglieder der Rhizodontidenflosse und die *Digiti* der Tetrapodenextremität, evolutionär zueinander stehen, kann auf diese Weise nicht bestimmt werden. Dadurch wird auch nicht in Erwägung gezogen, daß die Tetrapodenextremität auf einen bislang unbekanntem Flossentyp zurückführbar sein könnte, von dem sich sowohl der rhizodontide als auch der eusthenopteride und panderichthyide Flossentyp evolutionär ableiten ließe. Statt dessen wird daran festgehalten, daß ein Flossentyp, wie er bei *Eusthenopteon* und *Panderichthys* zu finden ist, als Vorläufer der Tetrapodenextremität in Frage käme. Um dies zu bestätigen, wird, wie gezeigt wurde, in letzter Zeit sehr weit ausgeholt, indem auf morphogenetische Zusammenhänge zurückgegriffen wird, die bis in den Bereich der Expressionsmuster homöotischer Gene (*Hox*-Gene) reichen. Es konnte jedoch deutlich gemacht werden, daß auf der Ebene der Kenntnisse morphogenetischer Prozesse rezenter Organismen nicht entschieden werden kann, von welchem Flossentyp sich die Tetrapodenextremität ableiten läßt.

Bei den hier kritisierten Ansätzen, die sich mit der Evolution der Tetrapodenextremität befassen, besteht das vorrangige Erkenntnisziel in der Ermittlung eines fossil überlieferten Flossentyps, aus dem die Tetrapo-

denextremität hervorgegangen sein soll. Der transformative Weg wird dabei meistens nicht beleuchtet, er stellt in taxonomisch-phylogenetisch ausgerichteten Ansätzen im allgemeinen auch kein Kriterium zur Bestimmung der Ableitbarkeit dar. Da man sich also mit dem „Finden“ der Vorläuferstruktur begnügt, wird meist auch gar nicht zu ergründen versucht, welche Umstände dazu führten, daß die Tetrapoden-Konstruktion so und nicht anders aufgebaut ist. Gerade dies steht jedoch im Erkenntnisinteresse der vorliegenden Arbeit. Bei dem hier vertretenen Ansatz stellt die Entstehung der Tetrapodenextremität ein Ergebnis der Evolution der Gesamtkonstruktion dar. Das in Kapitel 5.5.2 vorgestellte Evolutionsmodell liefert daher nicht nur den Nachweis, daß sich die Tetrapodenextremität von der als Vorläufer rekonstruierten rhipidistiiden Ausgangsflosse ableiten läßt, es erklärt auch, wie und unter welchen Bedingungen es zur Entwicklung der Tetrapodenextremität kam und in welchem Zusammenhang diese Entwicklung mit der Evolution der Gesamtkonstruktion steht. So konnte etwa gezeigt werden, wie es im Rahmen der Verbesserung der Lokomotion auf festem Substrat evolutionär zu der bekannten Gliederung der Tetrapodenextremität in drei gegeneinander abwinkelbare Abschnitte und zur weiteren Strukturierung von diesen gekommen ist. Die zu diesem Thema von PETERS & W.F. GUTMANN (1978) bzw. PETERS (1985 b, 1993) in einer eher allgemeinen Form entworfenen Erklärungsmodelle konnten hierbei in vielen Punkten erweitert und konkretisiert werden. Diese Konkretisierungen machen jedoch an einigen Stellen auch Revisionen der dort vertretenen Ansichten notwendig. So wurden die strukturellen Voraussetzungen, die eine Flosse erfüllen muß, um in eine Tetrapodenextremität transformieren zu können, von den genannten Autoren als relativ irrelevant betrachtet. Es hat sich jedoch gezeigt, daß sich hierzu nur ein bestimmter Flossentyp eignet, nämlich einer, der die konstruktiven Bedingungen der rhipidistiiden Ausgangskonstruktion erfüllt. Der Spielraum der strukturellen Voraussetzungen ist hier offenbar wesentlich enger, als zunächst angenommen. Unter anderen strukturellen Voraussetzungen könnten prinzipiell auch andere zur Lokomotion auf festem Substrat fähige Extremitätenformen entstehen. Wenn in der Ausgangsflosse weniger als drei Gelenke oder Knickstellen vorliegen, kommt es evolutionär auch nicht zu einer in drei Abschnitte geteilten Extremität. Dies zeigen etwa die Schlammpringer (*Periophthalmus*, Gobidae), bei denen die Brustflosse während der Landlokomotion nur an einer Stelle abknickbar ist. Da sich in dem distalen, nur aus Flossenstrahlen bestehenden Extremitätenabschnitt keine weitere Knickstelle bilden kann, besteht hier auch nicht die Möglichkeit, eine dreigliedrige Extremität zu entwickeln. Außerdem ist die Entwicklung einer „Schreitgliedmaße“ nicht davon abhängig, daß die Verbindung zwischen dem Schulter- bzw. Hüftgelenk und der Extremität über nur ein einziges Skelettelement erfolgt. Beim Sargassofisch (*Histrio*, Antennariidae), der zur Unterwasserlokomotion auf festem Substrat fähig ist und über „Schreitgliedmaßen“

verfügt (siehe Kapitel 5.4.1), besteht das Brustflossenskelett aus drei zueinander parallelen Radien, die über einen gemeinsamen Gelenkkopf in einer Gelenkpfanne inserieren (EDWARDS 1989, Fig. 17). Ein weiterer Punkt betrifft die beiden Skelettelemente des medialen Extremitätenabschnitts (Radius/Ulna bzw. Tibia/Fibula). Es ist sicher richtig, daß die Verdrillung des medialen Extremitätenabschnitts, die bei Tetrapoden mit lateral ausgestellten Extremitäten während der Lokomotion auftritt, mit geringerem Aufwand betrieben werden kann, wenn diese über zwei umeinander rotierende Skelettstäbe erfolgt, als wenn nur ein Skelettstab vorhanden wäre, der an beiden Enden kugelgelenkähnliche Verbindungen aufweisen würde. Es muß jedoch eingeräumt werden, daß, wenn die Vorkonstruktion nicht schon über zwei solche umeinander rotierbare Skelettstäbe verfügt, die ökonomischere Variante evolutionär nicht realisierbar wäre und somit nur die unökonomischere Variante entstehen könnte. Die Verdrillung des medialen Extremitätenabschnitts kann aber unter bestimmten Umständen auch dann mit geringem Aufwand erfolgen, wenn sie nicht über die Rotation zweier Skelettstäbe erfolgt. Dies ist der Fall, wenn die Verdrillung nicht über eine kugelgelenkähnliche Verbindung erfolgt, sondern mit Hilfe eines entsprechend geformten Gelenks, das nur bestimmte Freiheitsgrade zuläßt. Im Fall der Hinterextremitäten von lacertilen Reptilien sind Tibia und Fibula fest mit dem Tarsus verbunden, so daß sie mechanisch wie ein einziges Skelettelement wirken. Bei diesen erfolgt die Rotation um die Extremitätenlängsachse intratarsal über ein schraubiges Gelenk, das nur die für die Lokomotion notwendigen Freiheitsgrade zuläßt (REWCATLE 1980, 1983). Die Lokomotion mit lateral abgepreizter Beinstellung muß also evolutionär nicht zwangsläufig dazu führen, daß die Verdrillung der Extremität über ein Umeinanderrotieren der beiden Skelettelemente des medialen Extremitätenabschnitts (Radius/Ulna bzw. Tibia/Fibula) erfolgt. Prinzipiell könnten sich also unter bestimmten strukturellen Bedingungen der Ausgangsflosse zur terrestrischen Lokomotion taugliche Extremitäten entwickeln, die über nur ein Skelettelement im medialen Extremitätenabschnitt verfügen. Daß bei den Tetrapoden im medialen Extremitätenabschnitt zwei Skelettelemente auftreten, kann daher nicht rein funktionell, ohne die Berücksichtigung der genauen Struktur der Vorkonstruktion begründet werden. Diese Konfiguration sowie die Fähigkeit des Umeinanderrotierens der beiden Skelettelemente muß schon bei der Flosse des evolutiven Vorläufers vorhanden gewesen sein. Nur unter der Voraussetzung einer Vorkonstruktion, die über eine Flosse vom Typ der rhipidistiiden Ausgangskonstruktion verfügt, treffen die von PETERS & W.F. GUTMANN (1978) bzw. PETERS (1985 b, 1993) genannten biomechanischen Zwänge zu, die dann evolutionär zu den strukturellen Verhältnissen der Tetrapodenextremität führen. Aber auch hierbei scheint noch ein gewisser, wenn auch nicht hoher, konstruktiver Spielraum zu bestehen. So erfolgt die Verdrillung der Extremitätenlängsachse bei den verschiedenen Tetrapoden-

konstruktionen nicht immer auf die gleiche Weise und an derselben Stelle, und es ist bei den Tetrapoden auch nicht einheitlich verwirklicht, wie und wo der mit dem Substrat Kontakt aufnehmende Extremitätenteil gegenüber dem senkrecht stehenden Extremitätenteil abgelenkt wird. Wahrscheinlich haben sich schon während des Übergangs von einer Flosse zu einer Tetrapodenextremität verschiedene dieser Realisierungsformen entwickelt. Die unterschiedlichen konstruktiven Lösungen zeigen sich aber auch bei ein und derselben Konstruktion, beim Vergleich der beiden Extremitätenpaare (siehe Kapitel 5.3.3 u. 5.5.2). Hier bestehen nicht nur Unterschiede in der skelettalen Struktur, im Gelenkaufbau und in der Skelettmechanik, sondern es liegt auch ein unterschiedlicher Aufbau der Extremitätenmuskulatur vor. In Kapitel 5.5.2 konnte gezeigt werden, daß sich diese Unterschiede schon während der Entstehung der Vorder- und Hinterextremität ergeben. Nach RACKOFF (1980) resultiert der differente Aufbau der beiden Extremitätenpaare zum einen aus dem Umstand, daß die Brustflosse bei dem von diesem als Modell eines Tetrapoden-vorläufers angesehenen Rhipidistiers *Sterropterygion* mit der Vorderkante nach dorsal an den Körper angelegt wurde, während die Vorderkante der Bauchflosse nach ventral zeigte (siehe auch ROMER & BYRNE 1931), und zum anderen in dem unterschiedlichen skelettalen und muskulären Aufbau der beiden Flossenpaare. Da eine Flosse vom *Eusthenopteron*-Typ, die der *Sterropterygion*-Flosse entspricht, wie gezeigt wurde, nicht in eine Tetrapodenextremität überführbar ist, sind auch die daran vorgenommenen Interpretationen, die die Unterschiedlichkeit der beiden Beinpaare begründen soll, irrelevant. Es ist auch methodisch zweifelhaft, wenn die Muskelansatzstellen des fossilen Flossenskeletts, nach dem für Tetrapoden bekannten muskulären Aufbau interpretiert werden und diese Interpretation dann verwendet wird, um die angebliche Ähnlichkeit der *Sterropterygion*-Flosse zur Tetrapodenextremität zu belegen. Es wird hier auch bezweifelt, daß die Art und Weise, wie die Flossenpaare an den Körper angelegt werden, einen entscheidenden Einfluß auf die Entwicklung einer Tetrapodenextremität hat.

Nach dem in Kapitel 5.5.2 vorgelegten Extremitätenevolutionsmodell sind die evolutionären Ausgangsbedingungen bei der Vorder- und Hinterextremität ähnlich. Brust- und Bauchflossen müssen prinzipiell die in Kapitel 5.4.1 erarbeiteten strukturellen Voraussetzungen erfüllen, die für die rhipidistiide Ausgangsflosse rekonstruiert wurden, um in eine Tetrapodenextremität transformieren zu können. Nach dem hier vertretenen Modell ergeben sich die Unterschiede zwischen Vorder- und Hinterextremität im wesentlichen aus deren Position relativ zum Rumpf. Hierbei spielt vor allem der unterschiedliche Aufbau des Körpers an den Ansatzstellen der beiden Beinpaare, aber auch deren Lage zum Körperschwerpunkt eine Rolle. Aus diesem Zusammenhang ergibt sich auch die gegensätzliche Ausrichtung der Knie- und Ellbogengelenke. Der Grund, warum erstere

nach cranial und letztere nach caudal weisen und nicht umgekehrt, liegt nach diesem Modell an den primär nach caudal ausgerichteten Glenoiden. Diese Ausrichtung erklärt sich wiederum im Rahmen des in Kapitel 3.3.3 und 3.3.4 ausgearbeiteten Flossen- und Gürtel-evolutionsmodells aus der innen am dermalen Schultergürtel ansetzenden Position der Scapulocoracoide, die sich ihrerseits wiederum aus der Verspannungsweise der Gnathostomen-Konstruktion ergibt. Die Ausrichtung der Knie- bzw. Ellbogengelenke hat wiederum Folgen für die Strukturierung der beiden Extremitätenpaare. Durch das vorliegende Modell können zahlreiche Unterschiede in der Strukturierung der Vorder- und Hinterextremität erklärt werden. Dazu gehört etwa die starke Skulpturierung des Humerus (*Crista ventralis*, *Entepicondylus*, *Ectepiconylus*) im Vergleich zur schwachen Skulpturierung des Femur, die unterschiedliche Ausbildung des Ellbogen- und Kniegelenks, die Möglichkeit der Entstehung eines Olecrans bei der Vorderextremität, die Nichtreduzierbarkeit der Humero-Ulnar-Verbindung im Gegensatz zur Verdrängung des Femoro-Fibular-Gelenks durch das Femoro-Tibialgelenk, die unterschiedliche Rotationsfähigkeit um die Längsachse der beiden Extremitätenpaare, die unterschiedliche Mechanik der Elemente des medialen Extremitätenabschnitts, die ungleiche Länge von Humerus und Femur und der unterschiedliche Abstand der Gelenkpfannen sowie die unterschiedliche Differenzierung der Muskulatur der beiden Extremitätenpaare. In diesem Zusammenhang kann auch begründet werden, warum ein Teil der Muskulatur der Vorderextremität auf den Körper rücken kann, während dies bei der Hinterextremität in gleichem Maße nicht möglich ist, und es kann erklärt werden, wie es bei der Vorderextremität evolutionär zu einer Dreigliederung der Muskulatur im Gegensatz zu einer primären Zweigliederung bei der Hinterextremität kam. Schließlich kann die Verlagerung von Bestandteilen der Muskulatur der Hinterextremität (*Mm. caudales*) auf den Schwanz im Zusammenhang mit der Entstehung des Tetrapodenbeckens begründet werden. Bei der evolutionären Umstrukturierung von Schultergürtel und Becken kann die sukzessive Vergrößerung der Scapulocoracoide und die Verdrängung der Cleithra und Clavicula sowie die Vergrößerung der Interclavicula und die Entstehung eines Sternums biomechanisch erklärt werden. Außerdem kann der skelettale Zusammenhang zwischen Extremitäten, Gürteln und Axialskelett über die Kontinuität der Interseptalräume der gekammerten hydraulischen Konstruktion begründet werden (siehe auch Kapitel 5.3.1). Daraus ergibt sich auch eine Erklärung, wie und warum es beim Becken zu einem Kontakt mit der Wirbelsäule kommen konnte und beim Schultergürtel nicht. Wenn im Gegensatz hierzu, wie allgemein üblich, die septale Kammerung der Konstruktion nicht berücksichtigt wird, sondern nur das Skelett im Vordergrund steht, kann der interseptale Zusammenhang gar nicht erkannt werden, so daß häufig evolutionäre Übergangsformen rekonstruiert werden, bei denen sich das Becken gar nicht in die septale Gliederung des Weichkörpers integrieren ließe

(siehe etwa ROMER 1971, Abb. 125, HINCHLIFFE & JOHANSON 1980, Fig. 1.20). Durch die Sichtweise, Wirbeltiere als kohärente, gekammerte hydraulische Konstruktionen aufzufassen (siehe Kapitel 2.2), muß der Zusammenhang zwischen muskulärer und skelettaler Entwicklung sowie der zwischen der Entwicklung der Tragkonstruktion und der Extremitätenevolution nicht erst hergestellt werden.

Im allgemeinen wird die Entstehung der Tetrapoden und insbesondere die Entwicklung von Beinen in direktem Zusammenhang mit dem Landgang, dem dritten noch zu diskutierenden Schwerpunkt, betrachtet. Die Rekonstruktion hat jedoch gezeigt, daß zahlreiche Konstruktionseigenschaften der Tetrapoden schon im Was-

ser entstanden sind, während sich andere erst im Flachwasser oder im Zusammenhang mit Landaufenthalten ergeben haben (Kapitel 5.5.3). Dabei wurde deutlich, daß die Entwicklung von Tetrapoden-Konstruktionen nicht mit dem Landgang gleichzusetzen ist und daß es sich bei diesem nicht um ein singuläres evolutionäres Ereignis eines bestimmten Konstruktionstyps handelt, sondern um eine von zahlreichen tetrapoden Konstruktionstypen ausgehende Ausbreitung in einen neuen Lebensraum, die zum Teil heute noch erfolgt. Man muß sich dabei jedoch von dem Gedanken befreien, daß es bei der Evolution der Tetrapoden darum ginge, das Land zu erobern. Vom Organismus aus betrachtet, stellt sich der Wechsel des Lebensraums nicht als zielstrebig, sondern als ungerichteter Vorgang dar, der sich durch

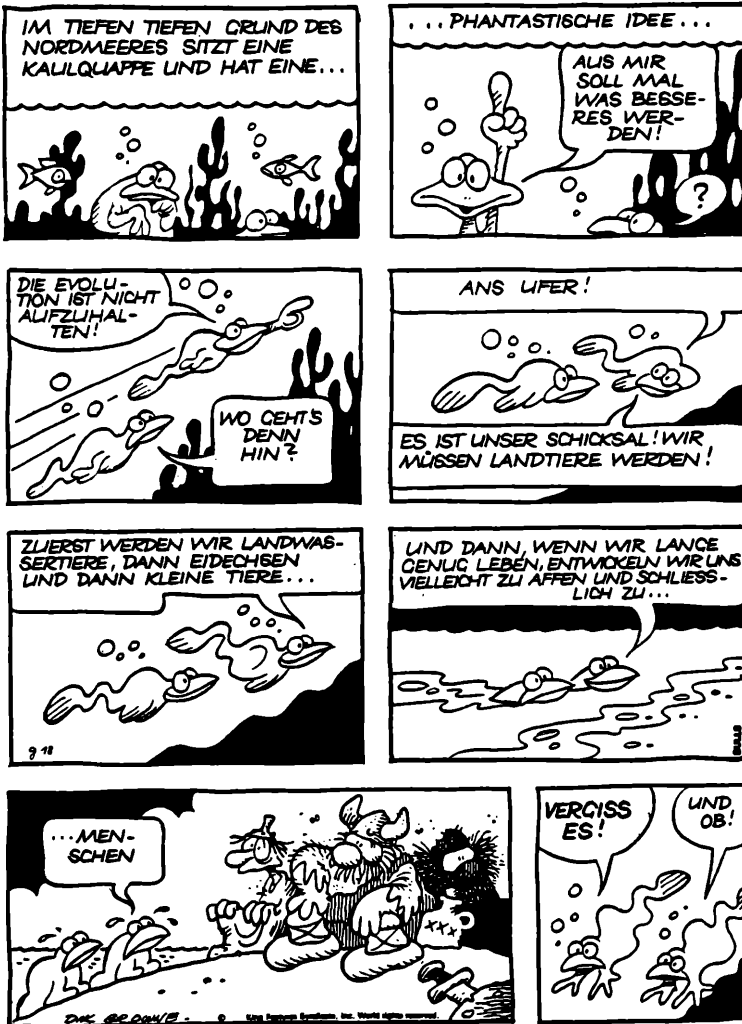


Abb. 6.3 Der Cartoon von Dik Browne enthält zwei weit verbreitete Klischees, die im Zusammenhang mit der Evolution der Tetrapoden die Denkweise beeinflussen, die Höherentwicklung und den zielstrebigem Landgang.

eine Verschiebung der Nutzungsoptionen der Konstruktion ergibt (siehe Kapitel 5.4.1). Für den Organismus existiert die vom Standpunkt des externen Beobachters gemachte Unterteilung in einen aquatischen und einen terrestrischen Lebensraum gar nicht. Er hat nur einen einzigen Lebensraum, nämlich den, der sich aus seinen Nutzungsoptionen ergibt. Strukturelle Veränderungen können im Verlauf von Generationen zu einer Verschiebung dieser Nutzungsoptionen der Konstruktion führen, die es ihr ermöglichen, bestimmte Aspekte des vom externen Beobachter als terrestrischen Lebensraum bezeichneten Terrains zu nutzen. Auf der Grundlage dieser konstruktiven Abwandlungen können wiederum strukturelle Veränderungen auftreten, die der Konstruktion ermöglichen, weitere Aspekte des terrestrischen Lebensraums zu nutzen. Es können sich aber auch auf derselben Grundlage strukturelle Veränderungen ergeben, die der Konstruktion neue Optionen für die Nutzung des aquatischen Lebensraums eröffnen. Da sich die Nutzungsoptionen einer Konstruktion also in verschiedene Richtungen verschieben können, muß die evolutionäre Entwicklung der Tetrapoden daher nicht zwangsläufig mehr und mehr zu einer terrestrischen Lebensweise führen. Es ist eigentlich nur aus einer anthropozentrischen Sichtweise heraus zu erklären, daß die Evolution der Tetrapoden trotzdem im allgemeinen als Prozeß einer zunehmenden Terrestrialisierung verstanden wird, bei der die Amnioten - die „richtigen“ Landwirbeltiere - als diejenigen angesehen werden, die es geschafft haben, und die angeblich primitiveren Amphibien als die diesen entscheidenden Schritt in der Evolution der Tetrapoden (noch) nicht vollständig vollzogen haben. Dabei werden die Amphibien, den Namen wörtlich nehmend, als Prototypen für eine amphibische Lebensweise betrachtet, obwohl diese bekannterweise auch voll terrestrische Formen hervorbringen. Meistens wird deren Terrestrialität dann als „Sonderanpassung“ behandelt, so als ob diese einem „richtigen“, nämlich amphibischen Amphib gar nicht zustünde. Für diejenigen, die die Amnioten als Maßstab nehmen, muß der Landgang zwangsläufig als ein zielstrebiges Ereignis empfunden werden, das über die Entwicklung amphibischer Zwischenstadien mit der Entstehung von voll terrestrischen Formen eben „richtigen“ Landwirbeltieren endet. Terrestrialität wird häufig als Fortschritt mißverstanden, eine semiaquatische Lebensweise dagegen als unvollkommenes Übergangsstadium.

Obwohl sicherlich viele mit mir darüber übereinstimmen, daß die geäußerte Kritik angebracht ist, gelingt es oft nicht, sich der kritisierten Denkweise zu entziehen. Dies ist sicherlich auch einer der Gründe, warum der Frage nach der treibenden Kraft für das Verlassen des Wassers soviel Aufmerksamkeit gewidmet wurde und immer noch wird, während sich kaum jemand für die Ursache sekundärer Aquatik interessiert. Der Wechsel vom Medium Luft ins Medium Wasser ist nicht weniger radikal und spektakulär als der umgekehrte Weg vom Medium Wasser ins Medium Luft. Viele der in der

Historie als Ursache für den Landgang vorgebrachten Gründe (siehe Einleitung Kapitel 5) könnten auch für die sekundäre „Eroberung“ des Wassers genannt werden. So etwa das Ausweichen in einen Lebensraum mit geringerem Feinddruck, die Nutzung neuer Nahrungsgründe oder die Vermeidung von Konkurrenz durch die Besiedlung eines von Artgenossen freien Lebensraums. Wenn also die angeblichen Ursachen für den Landgang so allgemein sind, daß sie für jeden Lebensraumwechsel angeführt werden könnten, sogar für den in die umgekehrte Richtung, stellt sich die Frage, welchen Erklärungswert diese dann überhaupt haben. Ebenso gering ist der Erklärungswert, wenn als treibende Kraft für den Landgang periodisch austrocknende Gewässer angenommen werden, denn diese Bedingung kann auch zu ganz anderen Verhaltensweisen als zum Verlassen des verlorenen Lebensraums und Aufsuchen eines neuen Wasserkörpers führen. So gräbt sich der afrikanische Lungenfisch (*Protopterus*) statt dessen in den Boden ein und überdauert die Trockenheit enzystiert in einer Schleimkapsel, obwohl er, wie experimentell gezeigt werden konnte (Kapitel 4.3.2), zur gerichteten Lokomotion an Land fähig ist. Selbst wenn also die genannte ökologische Bedingung während der Entstehung der Tetrapoden vorgelegen hätte, wäre damit immer noch nicht die Ursache für den Landgang der Tetrapoden gefunden. Dazu kommt, daß die Landaufenthalte der rezenten Fischtypen, die regelmäßig das Wasser verlassen, in den seltensten Fällen im Zusammenhang mit dem Austrocknen ihres Gewässers stehen (siehe Kapitel 5.4.1). Vor diesem Hintergrund ist es erstaunlich, daß die Theorie einer periodischen Austrocknung von Gewässern als Ursache für den Landgang so populär ist. Niemand würde vermutlich auf die Idee kommen, periodische Überflutungen von bestimmten Landstrichen oder das regelmäßige Durchschwimmen von Gewässern als Ursache für eine sekundär aquatische Lebensweise anzugeben.

Es stellt sich ohnehin die Frage, ob überhaupt eine Ursache für einen Lebensraumwechsel angegeben werden muß bzw. angegeben werden kann. Der Grund, warum nach der Ursache für den Landgang gefragt wird, ergibt sich möglicherweise aus einem methodischen Problem, nämlich daraus, daß nicht zwischen dem Rekonstruieren einer evolutionären Entwicklung und dem Vorgang des zu rekonstruierenden evolutionären Prozesses unterschieden wird. Vom Organismus aus betrachtet, ist der Lebensraumwechsel wie erwähnt nicht zielgerichtet, sondern er widerfährt der Konstruktion durch eine Verschiebung ihrer Nutzungsbedingungen, die sich wiederum auf der Grundlage von strukturellen Veränderungen ergeben. Veränderungen sind ihrerseits unvermeidliche Folgen des Reproduktionsprozesses (siehe Kapitel 1.3.3). Durch die Irreversibilität bestimmter konstruktiver Abwandlungen erhält der Veränderungsprozeß insofern eine Richtung, daß er nicht umkehrbar ist. In welche Richtung sich der evolutionäre Prozeß jedoch im Rahmen der potentiell realisierbaren

Entwicklungsoptionen bewegt, ist meiner Meinung nach nicht prognostizierbar, da der Möglichkeitsspielraum, trotz konstruktiver Entwicklungsrestriktionen, immer noch immens groß ist (siehe Kapitel 1.4). Bezogen auf den historischen Prozeß der Evolution von Organismen, kann nur im nachhinein rekonstruiert werden, welche internen und externen Voraussetzungen erfüllt sein mußten, damit der jeweils betrachtete evolutionäre Prozeß ablaufen konnte. Da wir die Ergebnisse der evolutionären Entwicklung in Form rezenter und fossiler Organismen kennen, können wir bei der Rekonstruktion des Ablaufes mit Hilfe eines Transformationsmodells auf ein bestimmtes Ziel hinarbeiten. Um dabei bestimmen zu können, von welcher Ausgangskonstruktion eine evolutionäre Transformation zur Zielkonstruktion erfolgen kann, wird ein operationales Lesrichtungskriterium, etwa in Form des Ökonomieprinzips, benötigt. Es darf dabei jedoch nicht vergessen werden, daß das Ökonomieprinzip zwar eine Entscheidung zuläßt, ob die Entwicklung in die eine oder die andere Richtung verläuft, daß aber auch dieses methodische Werkzeug kein Kriterium liefert, nach dem beurteilt werden kann, welche der unzähligen organismischen Leistungen evolutionär ökonomisiert wird. Wohin die Reise innerhalb des konstruktiven Möglichkeitsspektrums geht, entscheidet sich auf einer Ebene, die, wenn überhaupt, dann nur sehr schwer und unvollständig rekonstruierbar ist. Nach welchem Kalkül sollte man hier eine Prognose stellen? Die Zusammenhänge, die dazu führen, daß eine bestimmte Entwicklungsoption realisiert wird, sind oft äußerst komplex. Dies zeigt sich etwa im Fall bestimmter Dipteren, die Ameisenlarven so ähnlich sehen und sich auch entsprechend verhalten, daß sie von den adulten Arbeiterinnen versorgt werden und infolgedessen ihre Lokomotionsfähigkeit völlig aufgeben konnten (WEISSFLOG et al. 1995). Obwohl man eine solche Entwicklung auf der Grundlage einer Dipteren-Konstruktion nicht ausschließen könnte, würde wohl kaum jemand, dem dieser tatsächlich realisierte Fall nicht bekannt wäre, diesen evolutionären Weg prognostizieren. Andererseits würde vermutlich auch niemand davon ausgehen, daß diese Entwicklung evolutionär unvermeidlich war. Trotzdem müßte man bei der Rekonstruktion der Voraussetzungen, die zur Entwicklung des genannten Dipterentyps notwendig waren, methodisch so vorgehen, als ob es evolutionär ein Ziel zu verwirklichen gebe. Im Fall des Landgangs der Tetrapoden wird ebenso aus methodischen Gründen die Entwicklung von voll terrestrischen Formen als Ziel gesetzt. Wenn man sich dieser methodisch notwendigen Setzung nicht bewußt ist und vergißt, daß die Entwicklung von voll terrestrischen Formen im konstruktiven Möglichkeitsspektrum der Tetrapoden und der Tetrapodenvorläufer nur eine von zahlreichen verwirklichten und unzähligen unverwirklichten Entwicklungsoptionen darstellt, glaubt man sich genötigt, eine Ursache für diese nur scheinbar zielgerichtete Entwicklung angeben zu müssen. In der vorliegenden Arbeit wird es daher nicht als sinnvoll erachtet, nach Ursachen für den Landgang zu suchen. Statt dessen wurden

die notwendigen Voraussetzungen für einen Landgang rekonstruiert.

Zur Frage, ob der Landgang vom Süß- oder Seewasser ausgegangen ist (siehe Einleitung Kapitel 5), kann auf der Grundlage der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit nur wenig gesagt werden. Auf dem momentanen Kenntnisstand ist beides nicht auszuschließen. Denkbar wäre auch, daß der Landgang bei bestimmten Konstruktionstypen unter limnischen und bei anderen unter marinen Bedingungen erfolgte. Bei rezenten Fischen treten sowohl im Süßwasser als auch im Seewasser Formen auf, die regelmäßig an Land gehen (siehe Kapitel 5.4.1). Die Tatsache, daß es unter den rezenten Amphibien keine marinen Formen gibt und eine Besiedlung von marinen Biotopen aus physiologischen Gründen vermutlich ausgeschlossen ist, spricht dafür, daß zumindest diese Gruppe vom Süßwasser aus das Land besiedelt hat. Bei anderen Konstruktionstypen, die den Landgang vollzogen haben, etwa bei der zu den Amnioten führenden Linie, ist ein mariner Ursprung jedoch bislang noch nicht auszuschließen. Auch über den Zeitpunkt des Landgangs kann nur spekuliert werden. Eine genaue Angabe wird schon dadurch erschwert, daß es keinen allgemeingültigen Maßstab gibt, nachdem bestimmt werden kann, ab welchem Grad der Terrestrialität von einem Landgang gesprochen werden kann. Das gleiche Problem liegt auch bei der Bestimmung des Zeitpunkts der Entstehung der Tetrapoden vor. Auch hier müßte erst festgelegt werden, welche Kriterien eine Konstruktion erfüllen muß, um als Tetrapode bezeichnet zu werden. Die allgemein als Tetrapoden betrachteten Fossilien *Ichthyostega*, *Acanthostega* und *Tulerpeton* aus dem oberen Famennium (o. Oberdevon) waren vermutlich aquatische bis semiterrestrische Organismen, die zur Lokomotion an Land fähig waren. Sie wurden in der vorliegenden Arbeit als Ergebnisse einer im Flachwasser erfolgten konstruktiven Radiationsphase interpretiert. Aus diesem Zeitraum sind bislang noch keine Fossilien bekannt, die auf eine voll terrestrische Lebensweise schließen ließen. Die bislang ältesten Tetrapodenfossilien, die in terrestrischen Ablagerungen gefunden werden, stammen aus dem oberen Viséum (oberstes Unterkarbon). Da zwischen diesen und den ältesten Tetrapoden eine Fundlücke von 20 Mio. Jahren besteht, ist es jedoch denkbar, daß auch schon vorher terrestrische Tetrapoden auftraten. Wenn *Ichthyostega*, *Acanthostega* und *Tulerpeton* nicht als Übergangsstadien angesehen werden (siehe oben), kann grundsätzlich nicht einmal ausgeschlossen werden, daß es noch vor diesen Formen terrestrische Tetrapoden gab. Es soll hier jedoch nicht weiter spekuliert werden, da nicht mehr gesagt werden kann, als auf der Grundlage der verwendeten Methode möglich ist.

Die Diskussion der drei behandelten thematischen Schwerpunkte hat an vielen Stellen gezeigt, daß sich die Differenzen zwischen den hier vorgelegten Ergebnissen und den kritisierten Sichtweisen meist nicht aus biologi-

schen, sondern aus methodischen Gründen ergeben. Außerdem wurde deutlich, daß bei den kritisierten Ansichten zahlreiche Mißinterpretationen auf methodischen Fehlern beruhen. Diese Fehler ergeben sich im wesentlichen aufgrund der Vermischung methodischer Ebenen und der verbreiteten Vorstellung, die verwendeten Kategorien seien in der Natur vorfindbare reale Einheiten. Das Grundproblem stellt dabei die dieser Denkweise zugrundeliegende naturalistische Weltanschauung dar, denn hierdurch wird es nicht als nötig empfunden, das methodische Vorgehen bis auf die Begriffsebene zu reflektieren und einen Gegenstandsbereich anzugeben in dem die wissenschaftlichen Aussagen Geltung haben (in Kapitel 1.1 wurden die Konsequenzen dieser Weltanschauung ausführlich diskutiert). Im Methodenteil konventioneller Arbeiten finden sich daher meist nur Angaben zum technischen Vorgehen bei den durchgeführten Experimenten oder über Typ und Marke der verwendeten Geräte. Entsprechend wird bei der Interpretation der sogenannten (experimentellen) Ergebnisse, die als nackte Fakten behandelt werden, in der Regel kein Interpretationsstandard angegeben, so als ob Interpretationen unabhängig von methodischen Setzungen seien. So werden etwa, wie in Kapitel 5.3.3 gezeigt wurde, elektromyographische Ergebnisse häufig so gedeutet, als könne man die Aufgabe eines Muskels direkt am Erregungsmuster erkennen. Es wird dabei vergessen, daß die Deutung der als Erregungsmuster interpretierten elektrische Impulse, die auf dem Schreiber als „peaks“ erscheinen, von der Vorstellung abhängig ist, wie Muskeln und Skelett zusammenarbeiten, also von einer Theorie. Allein schon die Auswahl eines bestimmten Experiments sowie das experimentelle Vorgehen ist nicht unabhängig von der jeweils verfolgten Zielsetzung und von dem jeweiligen theoretischen Hintergrund, den man glaubt nicht angeben zu müssen, weil er angeblich allgemeiner Standard sei. Problematisch wird es vor allem dann, und dies ist leider all zu oft der Fall, wenn vergessen wird, daß es sich dabei um einen theoriebedingten Standard handelt und das theoretische Gebäude daraufhin als gesichertes, allgemeingültiges Wissen behandelt wird. Als Folge dieses naturalistischen Kurzschlusses wird nicht mehr danach gefragt, auf welcher theoretischen Grundlage die gezogenen Schlüsse, etwa bei der Interpretation experimenteller Ergebnisse, beruhen. Den methodischen Bezug verlierend, kommt es dann unweigerlich zur Vermischung methodischer Ebenen und daraufhin oft zu Aussagen, die den Geltungsbereich des nicht mehr bewußten methodischen Ansatzes überschreiten. So werden etwa, wie unter anderem im Fall der „Metapterygiumachse“ gezeigt werden konnte, Vergleiche zwischen Strukturen angestellt, die sich auf der Grundlage unterschiedlicher methodischer Ebenen ergeben und die somit nicht nach demselben Maßstab miteinander verglichen werden können. Dabei wird vergessen, daß Strukturen nicht vorgefunden werden, sondern daß wie auch immer beschaffene Gegenstände nach bestimmten Kriterien begrifflich strukturiert werden, die der Reproduzierbarkeit willen angegeben werden müßten, da Struk-

turierungen nach unterschiedlichen Maßstäben vorgenommen werden können. Es muß dabei klar sein, daß die auf einer solchen Strukturierung beruhenden Schlüsse nicht über das auf der Grundlage der angelegten Strukturierungskriterien Sagbare hinausgehen können, wenn eine Überschreitung des Geltungsbereichs des methodischen Ansatzes vermieden werden soll. Dieser Zusammenhang wird oft nicht erkannt oder einfach ignoriert. So glaubt man etwa homologe, also auf gemeinsame Abstammung zurückzuführende Strukturen identifiziert zu haben, die Aussagen über evolutionäre Zusammenhänge zuließen, obwohl man eigentlich nur einen Gegenstand nach geometrischen und topographischen Kriterien strukturiert hat. Ob Strukturen (konstruktiv) einen gemeinsamen evolutionären Ursprung haben, läßt sich jedoch nur auf einer entwicklungstheoretischen, nicht aber auf einer ordnungstheoretischen Ebene entscheiden (siehe Kapitel 1.4). Dabei ergibt sich die Strukturierung aus dem anhand eines begründeten Transformationsmodells rekonstruierten evolutionären Verlauf, wobei die Strukturen als Transformationsgegenstände gefaßt werden müssen. Die Strukturierungskriterien, nach denen Strukturen methodisch konstituiert werden, liefern in der vorliegenden Arbeit die drei der Organismustheorie zugrundeliegenden Modelle: das Maschinenmodell, das Hydraulikmodell und das Reproduktionsmodell (siehe Kapitel 1.3). Durch die Angabe dieses Modellstandards können Überschreitungen des Geltungsbereichs und Vermischungen der methodischen Ebenen vermieden werden.

Die Notwendigkeit eines entwicklungstheoretisch gefaßten Strukturbegriffs anstelle eines ordnungstheoretischen ergibt sich aus der Zielsetzung, evolutionäre Zusammenhänge rekonstruieren zu wollen. Im allgemeinen wird diese Notwendigkeit jedoch nicht gesehen und trotz evolutionstheoretischer Zielsetzung, wie etwa bei der Rekonstruktion der Evolution der Tetrapoden, an einem vorevolutionären Strukturbegriff festgehalten. Hierbei drängt sich der Verdacht auf, der auch bei vielen anderen Zusammenhängen angebracht ist, daß mit der Entwicklung von Evolutionstheorien im 19. Jahrhundert (LAMARCK 1809, DARWIN 1859, WALLACE 1870) bis heute kein wirklicher Paradigmawechsel im Sinne KUHNS (1962) stattgefunden hat. Der Grund hierfür liegt in der Nichtreflexion des methodischen Vorgehens bis auf die Begriffsebene. Da aufgrund der naturalistischen Sichtweise es nicht für notwendig empfunden wird, Strukturierungskriterien anzugeben, weil die „richtige“ Strukturierung durch die „reale“ Struktur des Gegenstands bereits vorgegeben sei, bleibt verdeckt, daß es sich in Wirklichkeit bei diesen Strukturen um ordnungstheoretisch gefaßte Strukturen handelt. Sich dessen nicht bewußt, wurden den vorevolutionären Strukturbegriffen einfach evolutionäre Deutungen übergestülpt, was methodisch nicht nur unkorrekt ist, sondern auch zu fatalen Fehlinterpretationen führt. Die dadurch erfolgte Vermischung der methodischen Ebenen wird am Beispiel der

Bezeichnungen für die Skelettelemente der Tetrapodenextremität deutlich.

Vorevolutionär wurden die Begriffe Humerus, Ulna, Radius etc. rein topographisch im Rahmen des ordnungstheoretisch typologisch gefaßten Tetrapodenbegriffs als morphologische Identitäten verwendet. Der Humerus bezeichnete damit das proximale Skelettelement der vorderen Tetrapodenextremität und nicht wie heute üblich gleichzeitig eine auf monophyletische Abstammung zurückzuführende homologe Struktur. Wenn heute ein Skelettelement als Humerus bezeichnet wird, steht dahinter nicht nur eine topographische Angabe, sondern auch eine phylogenetische Aussage. Darin besteht zunächst noch kein methodischer Fehler. Problematisch ist jedoch, daß die evolutionäre Interpretation des Humerus traditionell nicht nach entwicklungstheoretischen Gesichtspunkten etwa mit Hilfe des Kriteriums der Transformierbarkeit erfolgt, sondern nach wie vor nach vorevolutionären Homologiekriterien, also nach rein ordnungstheoretischen Gesichtspunkten. Auf dieser Grundlage lassen sich jedoch keine evolutionären Schlüsse ziehen (siehe Kapitel 1.4), so daß sich der monophyletische Ursprung des Humerus als bloße Unterstellung erweist, die aus einer ebenfalls unterstellten Monophylie der Tetrapoden resultiert. „Die Homologiekriterien erlauben nämlich im günstigsten Falle lediglich die Äußerung des Verdachtes, daß zwei oder mehrere miteinander verglichene Strukturen irgendwie stammesgeschichtlich zusammenhängen. Über die Entwicklungsrichtung und die tatsächlichen Verwandtschaftsverhältnisse ist damit aber noch nichts gesagt.“ (PETERS 1973 c, S. 174). Wenn also eine Homologisierung nach ordnungstheoretischen Kriterien, etwa nach den Homologiekriterien REMANES (1954), erfolgt, liegt in Wahrheit gar kein phylogenetischer, sondern eine vorevolutionärer Homologiebegriff zugrunde, der einfach nur phylogenetisch beladen wird. Dem vorevolutionären Humerusbegriff ist damit lediglich eine phylogenetische Deutung übergestülpt worden. Eine phylogenetische Rekonstruktion nach ordnungstheoretischen Kriterien (z.B. Homologiekriterien) erweist sich damit als pseudophylogenetische Pseudorekonstruktion, denn sie kann zum einen nur Ordnungsschemata produzieren, statt entwicklungstheoretische Zusammenhänge aufzuklären und zum anderen liegt gar keine Rekonstruktion vor, weil die angebliche phylogenetische Rekonstruktion mit der angeblichen phylogenetischen Homologisierung methodisch zusammenfällt. Auf letzteres macht ebenfalls PETERS (1973 c, S. 174) aufmerksam: „Es ergibt sich also die kuriose Situation, daß eine konsequent phylogenetische Homologisierung mit den sogenannten Homologiekriterien gar nicht abgeschlossen werden kann. Das phylogenetische Homologisieren fällt nämlich mit der phylogenetischen Rekonstruktion zusammen; es gibt kein Zuerst und kein Danach dieser Verfahren, beide sind ein und dasselbe. Wenn man diese Folgerungen verneint, leugnet man gleichzeitig einen phylogenetischen Homologie-Begriff. Ein nicht phylogenetischer

Homologie-Begriff aber ist für phylogenetische Überlegungen irrelevant.“

Im Falle eines tatsächlich phylogenetisch gefaßten Homologiebegriffs müßte der Nachweis, daß die betrachteten Strukturen auf einen gemeinsamen Vorläufer zurückzuführen sind, auf der Basis eines entwicklungstheoretisch begründeten Modells erst erbracht werden. Erst dann ließe sich entscheiden, ob die proximalen Elemente der unterschiedlichen Tetrapodenextremitäten eine Bezeichnung erhalten können, die einen gemeinsamen evolutionären Vorläufer markiert, wie es bei dem heutigen Humerusbegriff unterstellt wird. Da man sich in der gegenwärtigen Forschungspraxis jedoch aufgrund des Nichtgetrennthaltens der methodischen Ebenen (ordnungstheoretische und entwicklungstheoretische Ebene) nicht darüber klar ist, daß man gar nicht über einen phylogenetisch gefaßten Homologiebegriff (das gleiche gilt für den Strukturbegriff) verfügt, wird der Geltungsbereich des methodischen Ansatzes häufig überzogen und man gerät leicht in zirkuläre Argumentationen. So glaubt man phylogenetische Zusammenhänge zu rekonstruieren, produziert jedoch lediglich Ordnungsschemata nach ordnungstheoretischen Kriterien. Dies wäre jedoch auch völlig ohne Evolutionstheorie möglich. Es ist kein Zufall, daß von Conodonten Stammbäume (Ordnungsschemata) erstellt werden konnten, obwohl nicht bekannt war, um welche Teile es sich in welchem Organismus handelt. Bezeichnenderweise können auf der Grundlage der gängigen cladistischen Methoden, beispielsweise der weit verbreiteten PAUP-Analyse, auch Stammbäume von Gebrauchsgegenständen erstellt werden, etwa von Schrauben, die nachweislich keine Genealogie aufweisen. Dies wäre auf der Grundlage eines entwicklungstheoretisch gefaßten Strukturbegriffs und anhand des Kriteriums der evolutionären Transformierbarkeit nicht möglich. Bei Schrauben handelt es sich zweifellos nicht um autoreproduktive Einheiten, die sich über Generationen kontinuierlich verändern können¹¹⁰. Ebenso wäre es auf der Grundlage einer entwicklungstheoretischen Organismustheorie nicht möglich, eine Genealogie von Teilen eines Organismus zu erstellen, ohne den Organismus zu kennen oder ihn rekonstruiert zu haben, da eine Entscheidung über eine kontinuierliche evolutionäre Transformierbarkeit nur anhand des sich reproduzierenden Gesamtorganismus in der Generationenfolge getroffen werden kann. Hier wird ein weiterer Mangel der gängigen phylogenetischen Methoden deutlich, nämlich das Fehlen einer Organismustheorie. Bei der Analyse dieser Methoden zeigt sich, daß Organismen, ob bewußt oder unbewußt, als Merkmalsensembles aufgefaßt werden. Der Organismus stellt hier quasi die Summe aller Merkmale dar. Dabei wird keine Theorie vorgelegt, nach der bestimmt werden kann, wie diese Merkmale im organismischen Gesamtzusammen-

¹¹⁰ Nach der in Kapitel 1.3.4 vorgelegten Organismustheorie ergibt sich eine evolutionäre Entwicklung als zwangsläufige Folge des bionomen Reproduktionsprozesses.

hang stehen bzw. welche biologische Bedeutung diese im Rahmen des Organismus haben oder in welchem Zusammenhang die Merkmale zueinander stehen. Letztlich wird also nicht die Phylogenie von Organisationsformen rekonstruiert, sondern es werden Ordnungsschemata von Merkmalsensembles erstellt. Darüber sind sich die Mehrzahl der Phylogenetiker, die ordnungstheoretische Kriterien zur Rekonstruktion angeblich phylogenetischer Zusammenhänge verwenden, aufgrund der mangelnden Reflexion des methodischen Vorgehens bis auf die Begriffsebene offenbar nicht bewußt. Eine Methode, nach der Phylogenie rekonstruiert werden kann, müßte erst noch erarbeitet werden und zwar auf der Basis eines entwicklungstheoretischen Modells. Das größte Problem stellt dabei meiner Meinung nach die Bestimmung der evolutionären Einheiten und der Verwandtschaftseinheiten dar. Da die verwandtschaftlichen Verhältnisse bei einer phylogenetischen Zielsetzung nicht zwischen Individuen, sondern zwischen Gruppen von Individuen ermittelt werden sollen, müßte ein Verfahren entwickelt werden, nach dem ein überindividueller Verwandtschaftsgrad bestimmt werden kann. Es würde sich dann jedoch um eine andere Art von Verwandtschaft als bei der genealogischen Verwandtschaft zwischen Individuen handeln. Es ist fraglich, ob bei diesem überindividuellen Verwandtschaftsbegriff die genealogische Kontinuität der sich über Generationen fortpflanzenden Individuen integriert bleiben kann. Hier sehe ich massive methodische Probleme, die möglicherweise ein phylogenetisch-genealogisches Rekonstruieren unmöglich machen. Die Rekonstruktion von phylogenetischen Zusammenhängen ist in dieser Arbeit jedoch weder das verfolgte Ziel noch läßt die hier verwendete Methode phylogenetische Aussagen zu. Es sollte an den angeführten Beispielen nur gezeigt werden, wie wichtig das Auseinanderhalten der methodischen Ebenen durch die Reflexion des methodischen Vorgehens bis auf die Begriffsebene ist.

Um Fehlinterpretationen, die sich aufgrund von Überschreitungen des Geltungsbereichs der verwendeten Methode ergeben, zu vermeiden und der besseren Kommunizierbarkeit willen, werden hier folgende methodische Forderungen gestellt, die sich an dem Prinzip der methodischen Ordnung orientieren (zum Prinzip der m. O. siehe LORENZEN 1987): 1. Darlegung des wissenschaftstheoretischen Ansatzes, 2. Angabe der Zielsetzung, 3. Begriffsbestimmung unter Nutzung empirisch reproduzierbarer Modelle, 4. Gegenstandskonstitution

mit Hilfe der normierten Begriffe und Angabe des Gegenstandsbereichs, 5. Formulierung einer reproduzierbaren Theorie auf der Grundlage von operational erschließbaren Tatsachen (zum Tatsachenbegriff siehe Kapitel 1.1). Diese Vorgehensweise würde meiner Meinung nach dazu beitragen, daß man sich bei der Verfolgung wissenschaftlicher Ziele klar ist, was man eigentlich tut und worüber man reden bzw. nicht reden kann. Wenn man jedoch tatsächlich nur das sagt, was auf der Grundlage der Methode möglich ist, bleibt leider allzuoft nicht mehr viel zu sagen. Dies ist vermutlich auch einer der Gründe, warum der Geltungsbereich der methodischen Ansätzen so häufig überschritten wird. Hier wird offenbar nach dem Leitsatz verfahren „worüber man nicht schweigen kann, darüber muß man reden“, was einer Umkehrung des WITTGENSTEIN-Zitats „worüber man nicht reden kann, darüber muß man schweigen“ gleichkommt.

Bei der hier vorliegenden Arbeit wurde sehr großen Wert auf methodische Genauigkeit gelegt. Neben dem Ziel, die evolutionäre Entwicklung von Tetrapoden-Konstruktionen zu rekonstruieren, war es auch ein erklärtes Ziel, die Methode weiterzuentwickeln und die verwendete Organismus- und Evolutionstheorie auszubauen. Ein nicht geringer Teil der Arbeit beschäftigte sich daher mit methodischen Gesichtspunkten. Es hat sich dabei gezeigt, daß sich auf der Grundlage der drei Fundamente, auf der die Organismus- und Evolutionstheorie stehen, das Hydraulikmodell, das Maschinenmodell und das Reproduktionsmodell, zahlreiche neue Aspekte ergeben, die zum Teil weit über den Bereich der Tetrapodenevolution hinausgehen und hier gar nicht mehr im einzelnen diskutiert werden können. Prinzipiell erlauben es die Modelle, einen entwicklungstheoretisch und funktionell gefaßten allgemeinbiologischen Gegenstandsbereich zu konstituieren, der so aufgebaut ist, daß die Einheit der biologischen Teildisziplinen insbesondere von Morphologie, Physiologie, Embryologie und Genetik, ja sogar zwischen Zoologie und Botanik gewahrt bleiben kann, statt wie im gegenwärtigen Wissenschaftsbetrieb auseinanderzufallen. Obwohl die Evolutionstheorie heute allgemein als die basale Theorie der Biologie angesehen wird, hat jedoch eine solche Neuformulierung des Gegenstandsbereichs, wie sie eigentlich mit der Entwicklung von Evolutionstheorien hätte erfolgen müssen, bislang nicht stattgefunden, so daß kein wirklicher Paradigmawechsel zu verzeichnen ist.

Zusammenfassung:

Entsprechend der Zielsetzung dieser Arbeit wurde ein umfassendes Transformationsmodell zur evolutionären Entwicklung des tetrapoden Lokomotionsapparates erstellt, das bei der Entstehung der Chordaten beginnt und über die Entwicklung der Gnathostomen zu den Sarcopterygiern überleitet und schließlich bei der Entstehung von Tetrapoden-Konstruktionen endet. Nach der Analyse aller bekannten rezenten und fossilen Sarcopterygier konnte festgestellt werden, daß keiner dieser Formen alle Voraussetzungen für eine evolutionäre Transformation in eine Tetrapoden-Konstruktion erfüllt. Weder Konstruktionen vom *Eusthenopteron*-Typ noch Formen, die dem in neuerer Zeit zunehmend als Tetrapodenvorfahre favorisierten *Panderichthys* nahekommen, können als Vorläufer in Betracht gezogen werden, vor allem weil sich die Flossen in beiden Fällen nicht über funktionstüchtige Zwischenstadien in eine Tetrapodenextremität transformieren lassen. Die von morphogenetischer Seite vorgebrachten Argumente, daß die Tetrapodenextremität von einer Flosse des *Eusthenopteron*- bzw. *Panderichthys*-Typs ableitbar seien, konnten entkräftet werden, da sie auf einer Überinterpretation der experimentellen Ergebnisse beruhen, die sich aus einer Vermischung der methodischen Ebenen ergibt. Die Tetrapoden lassen sich jedoch von einem gemeinsamen Vorfahren der Rhipidistier ableiten, der als hypothetische Form mit Hilfe der vorgenommenen Konstruktionsanalyse der bekannten Rhipidistierfossilien und den erstellten Gnathostomen- und Sarcopterygier-Evolutionsmodellen bestimmt werden konnte (hiermit ist jedoch keine Monophylieaussage verbunden). Es konnte gezeigt werden, daß auf der Grundlage dieser rhipidistiiden Ausgangskonstruktion zahlreiche Entwicklungsoptionen existieren, die je nach den Nutzungsbedingungen der Konstruktion über verschiedene Entwicklungslinien zu unterschiedlichen Formen führen. Während ein konstruktiver Weg zu den Tetrapoden überleitet, ergeben sich aus den anderen Entwicklungslinien die unterschiedlichen Formen der Rhipidistier, unter denen sich auch *Eusthenopteron* und *Panderichthys* finden. Konstruktiv bestehen innerhalb der zu den Tetrapoden führenden Linie schon in der frühen Entwicklungsphase noch vor dem Landgang mehrere Realisierungsmöglichkeiten, die eine parallele Entstehung zahlreicher unterschiedlicher Tetrapodenformen erlaubt. Von diesen Entwicklungswegen wurden zwei in ihrem transformativen Verlauf rekonstruiert. Der eine führt zu Konstruktionen, von denen sich die Amnioten ableiten lassen, der andere zu solchen Formen, die zu den rezenten Amphibien überleiten. Die unterschiedlichen Konstruktionseigenschaften der Amnioten und rezenten Amphibien ergeben sich nach dem Transformationsmodell schon in einer frühen Phase der Tetrapodenenstehung auf der Grundlage zweier Körpergrößenkategorien, wobei die großen Formen zu den Amnioten, die kleinen zu den rezenten Amphibien überleiten. Da-

bei konnte gezeigt werden, daß sich die rezenten Amphibien nicht als Modell für ein Übergangsstadium zu den Amnioten eignen. Danach muß das häufig anzutreffende anthropozentrische Bild von einer kontinuierlichen „Höherentwicklung“, die sich von Fischen über Amphibien zu Reptilien vollzieht und schließlich bei den Säugetieren endet, revidiert werden. Die oberdevonischen Tetrapoden *Ichthyostega*, *Acanthostega* und *Tulerpeton* können keinem der beiden evolutionären Wege direkt zugeordnet werden. Sie stellen jedoch ebenfalls Ergebnisse der genannten konstruktiven Radiationsphase dar, in der wahrscheinlich noch zahlreiche weitere Entwicklungsoptionen realisiert wurden, die aber bislang noch nicht fossil dokumentiert sind. Möglicherweise können zahlreiche Karbontetrapoden auf diese noch unbekannt devonischen Formen zurückgeführt werden.

Auf der Grundlage des rekonstruierten Ablaufmodells kann erklärt werden, wie es, ausgehend von den frühen Chordaten, über die Entwicklung von Gnathostomen, evolutiv zu dem strukturellen Aufbau des Tetrapodenkörpers kam. Dabei ergibt sich die Körpergliederung sowie die Lage der Organe und Skelettelemente aus dem Verspannungsprinzip der als hydraulische Konstruktionen aufgefaßten Organismen im Zusammenhang mit den Aspekten der assimilativen Arbeit, insbesondere der Lokomotion und der Ernährungsweise. Bei der Rekonstruktion des transformativen Verlaufs wurde außer den morphologischen und biomechanischen Gesichtspunkten auch die Physiologie und zum Teil die Ontogenese der kohärenten Gesamtkonstruktion in die Betrachtung integriert. So finden sich neben Modellen zur skelettalen und muskulären Entwicklung auch Theorien zur Entstehung der Lunge, der Respirationmechanismen und des Kreislaufsystems. Der Schwerpunkt der Rekonstruktion lag jedoch bei der Entstehung der Tetrapodenextremität und der Tragkonstruktion. Hierzu konnte auf die zuvor erarbeiteten Modelle zum Verspannungsprinzip von Fisch-Konstruktionen und zur evolutionären Entstehung der Flossen, des Axialskeletts und der Gürtel unter Berücksichtigung ihrer Integration in die gekammerte Gesamtkonstruktion zurückgegriffen werden. Nach dem erstellten Ablaufmodell entstand die Tetrapodenextremität und die Tragkonstruktion im Flachwasser im Zusammenhang mit einer Effektivierung der Lokomotion auf festem Substrat. Auf der Grundlage des Flossenevolutionsmodells konnte die Tetrapodenextremität von einer stenobasalen Flosse mit stark verzweigtem und distal vielstrahlig aufgebautem Extremitätenskelett transformativ abgeleitet werden. Danach muß die Tetrapodenextremität als primär polydactyl betrachtet werden. Neben dieser läßt sich von der rhipidistiiden Ausgangsflosse auch der Flossentyp der rhizodontiden Crossopterygier sowie der von *Eusthenopteron* und *Panderichthys* ableiten. Auf der Grundlage des Ex-

tremitätenevolutionsmodells kann die Entstehung des skelettalen und muskulären Aufbaus der Tetrapodenextremität über funktionstüchtige Zwischenstadien als Ökonomisierungsprozeß dargestellt werden. Dabei konnten unter anderem Gründe für die Unterschiede zwischen Vorder- und Hinterextremität, insbesondere für die gegensätzliche Ausrichtung des Knie- und Ellbogengelenks angegeben werden. Die Tragkonstruktion der Tetrapoden wurde als hydraulisch gestützt interpretiert. Der Landgang erfolgte bei den verschiedenen Tetrapoden-Konstruktionen jeweils zu einem unter-

schiedlichen Grad. Er vollzog sich in der Entwicklungsgeschichte mehrfach im Sinne eines kontinuierlichen Lebensraumwechsels, der durch eine Verschiebung der Nutzungsoptionen der Konstruktion ermöglicht wurde. Neben dem Ziel, die Evolution des tetrapoden Lokomotionsapparates zu rekonstruieren, wurde ebenso die Rekonstruktionsmethode sowie die verwendete Organismus- und Evolutionstheorie auf der Grundlage der methodischen Philosophie der Erlanger Schule weiterentwickelt.

Danksagung:

Zunächst möchte ich Herrn Prof. Peters für die Annahme des Themas und die Überlassung eines Arbeitsplatzes während der ersten zweieinhalb Jahre meiner Arbeit in der Sektion Ornithologie des Forschungsinstituts Senckenberg danken. Außer für die Diskussion und die kritische Durchsicht einiger Manuskripte möchte ich ihm aber auch für seine Geduld und vor allem für die gute Arbeitsatmosphäre (abgesehen vom Naphtalingeruch, der noch immer in meinen Büchern steckt) in seiner Abteilung danken, an der seine Assistentin Frau Dagmar Baumann, der ich an dieser Stelle ebenfalls danken möchte, einen großen Anteil hatte. Ich denke gerne an diese Zeit zurück. Zudem danke ich Herrn Prof. Peters für die Beantragung eines Stipendiums, das mir zwei Jahre lang die Existenz sicherte. In diesem Zusammenhang sei der FAZIT-Stiftung der Frankfurter Allgemeine Zeitung für ihre finanzielle Unterstützung gedankt. Herrn Prof. Rietschel danke ich für die mir zur Verfügung gestellten Freiräume, die mir erlaubten, trotz meines Arbeitsvertrages am Staatlichen Museum für Naturkunde Karlsruhe an meiner Dissertation weiterarbeiten zu können und die Einrichtungen des Hauses auch außerhalb meiner vertraglichen Bindung nutzen zu dürfen. Vor allem danke ich ihm für seine Geduld und sein Verständnis für meine persönliche Situation.

Ohne die Hilfe und Unterstützung zahlreicher Personen, die hier nun genannt werden sollen, hätte diese Arbeit nicht durchgeführt werden können. Dies gilt besonders für meinen Freund und Kollegen Manfred Verhaagh, dem „Ersatzpapa“ meiner Tochter Aline, der mir während der Zeit meiner Doktorarbeit in allen Lebenslagen eine große Stütze war. Ihm sei hier besonders gedankt. Seine Hilfe betraf nicht nur seine Bereitschaft, mir zu jeder Zeit als wichtiger Diskussionspartner zur Verfügung zu stehen, meine gesamte Arbeit Korrektur zu lesen und für mich Texte aus dem Französischen und dem Spanischen zu übersetzen, sie betraf auch Lebensumstände, die von der Hilfe bei Computerproblemen bis zum Babysitten reichten. Ich danke ihm für seine stete uneigennützigste Hilfsbereitschaft, die er mir oft trotz großer eigener Belastung zukommen ließ, und nicht zuletzt für sein Engagement, mir immer wieder Mut zu machen, nicht aufzugeben. Tobias Voß, der mein wichtigster Diskussionspartner war und sicherlich zusammengerechnet Stunden mit mir am Telefon verbracht hat, danke ich außer für diese Hilfe auch für Literaturrecherchen in der Senckenbergbibliothek Frankfurt sowie für wichtige Literaturtips und das Tragen des gemeinsamen Leides, eine konstruktionsmorphologische Doktorarbeit zu schreiben, aber auch für tröstende Worte. Für Diskussionen und Literaturrecherchen in der Bibliothek der ETH-Zürich und für Literaturtips danke ich auch David Cook, der es verstand, mich immer wieder aufzumuntern. Dr. Cornelius Schilling sei für wertvolle

Literaturtips gedankt, Dr. Winfried Peters für Diskussionen über evolutionstheoretische Zusammenhänge. Für Diskussionen in der Anfangsphase meiner Arbeit danke ich ebenso Ingrid Reisinger und Dr. Mathias Gutmann sowie Dr. Eberhard „Dino“ Frey. Letzterem danke ich auch für Möglichkeit, seinen Scanner benutzen zu dürfen und vor allem für die Fotos von Fossilien, die er für mich in mühevoller Arbeit im Royal Scots Museum of Edinburgh aufgenommen hat.

Dr. Peter Forey vom Britischen Museum London danke ich für die Erlaubnis, das Sammlungsmaterial der paläoichthyologischen Abteilung zu sichten, sowie für zwei Pints in der Mittagspause. Für die Möglichkeit, Literaturrecherchen in der Bibliothek des Paläontologischen Instituts und Museums Zürich durchführen zu können, und die überaus großzügige Erlaubnis, den Institutskopierer benutzen zu dürfen sei Herrn Prof. Rieber gedankt. Mein später Dank gilt auch Elisabeth Biber für ihre aufopferungsvollen Literaturrecherchen im Britischen Museum. Für Übersetzungen aus dem Französischen danke ich Steven Cardona und Añes Martinez, für Übersetzungen aus dem Polnischen Dr. Krzysztof Rościszewski und für Übersetzungen aus dem Russischen Prof. Trunkó und Frau Svetlana Becker. Für Hilfe in Computerangelegenheiten sei auch Heiko Metzner und Jürgen Schroth gedankt. Ebenso gilt mein Dank all denen, die bei dem Protopterusversuch mitgeholfen haben: Gedankt sei in diesem Zusammenhang Hannes Kirchhauser für die Überlassung seiner Videokamera und des Versuchstiers sowie die Hilfe bei der Durchführung des Experiments, Andreas Kirchner für die Kameraführung und die Hilfe beim Auf- und Abbau des Experiments. Für das Korrekturlesen meiner gesamten Arbeit danke ich Frau Barbara Zoberst. Gedankt sei auch Dr. Thorsten Roßmann und Dr. „James T.“ Michael Rauhe für die Zurverfügungstellung ihrer Literatursammlung und für Diskussionen über Gott und die Welt, Jürgen Hirth für die Belieferung mit Fischmaterial, Dr. Silke Linder für Mittel zur Lösung von Schreibblockaden, Petra Benz für die Hilfe bei einer mathematischen Formel, Uwe Grotjans, Dr. Vladislav Kolarik und Dr. Maria Juez-Lorenzo für die Hilfe bei physikalischen Problemen, Jürgen Strentzsch für wertvolle Literaturtips aus dem Internet und schließlich all denen, die mir den Rücken freihielten und Verständnis für meine Situation zeigten.

Mein größter Dank gilt jedoch meiner Lebensgefährtin und Mutter meiner beiden Kinder, Christine Hemm, vor allem für ihre unermeßliche Geduld, die ich über alle Maßen strapaziert habe, aber auch für ihre tatkräftige Unterstützung, etwa bei der Tuscheausführung der Grafiken, der Bibliotheksarbeit, dem Fotokopieren von Literatur und vielen anderen Tätigkeiten.

Literaturverzeichnis

- ABEL, O. (1919): Die Stämme der Wirbeltiere. - 914 S. (Gruyter, Berlin).
- ADAMS, D. (1979): The hitchhiker's guide to the galaxy. - 159 S. (Pan Books, London).
- AGASSIZ, L. (1833-43): Recherches sur les poissons fossiles. Atlas. (Nicolet, Neuchatel).
- AGASSIZ, L. (1833-44): Recherches sur les poissons fossiles. I-V (Petitpierre, Neuchatel).
- AGASSIZ, L. (1844-45): Monographie des poissons fossiles du vieux grès rouge du système Dévonien (Old Red Sandstone) des Iles Britanniques et de Russie. - (Sonrel, Neuchatel).
- AHLBERG, P.E. (1989): Paired fin skeletons and relationships of the fossil group Porolepiformes (Osteichthyes: Sarcopterygii). *Zool. J. Linn. Soc.* 96: 119-166.
- AHLBERG, P.E. (1991 a): A re-examination of sarcopterygian interrelationships, with special reference to the Porolepiformes. *Zool. J. Linn. Soc.* 103: 241-287.
- AHLBERG, P.E. (1991 b): Tetrapod or near-tetrapod fossils from the Upper Devonian of Scotland. - *Nature* 354: 298-301.
- AHLBERG, P.E. (1992): Coelacanth fin and evolution. *Nature* 358: 459.
- AHLBERG, P.E. (1995): *Elginerpeton pancheni* and the earliest tetrapod clade. - *Nature* 373: 420-425.
- AHLBERG, P.E. & JOHANSON, Z. (1997): Second tristichopterid (Sarcopterygii, Osteolepiformes) from the Upper Devonian of Canowindra, New South Wales, Australia, and phylogeny of the Tristichopteridae. - *J. Vert. Paleont.* 17(4): 653-673.
- AHLBERG, P.E., LUKŠEVIČS, E. & LEBEDEV, O.A. (1994): The first tetrapod finds from the Devonian (Upper Famennian) of Latvia. - *Phil. Trans. R. Soc. Lond. (B)* 343: 303-328.
- AHLBERG, P.E. & MILNER, A.R. (1994): The origin and early diversification of tetrapods. - *Nature* 368: 507-514.
- AHLBERG, P.E. & TREWIN, N.H. (1995): The postcranial skeleton of the Middle Devonian lungfish *Dipterus valenciennesi*. *Trans. R. Soc. Edinb., Earth Sci.* 85: 159-175.
- ALBERCH, P. (1987): Evolution of a developmental process: irreversibility and redundancy in amphibian metamorphosis. - S. 23-46 in: RAFF, R.A. & RAFF, E. (eds.): Development as an evolutionary process. (Alan R. Liss, New York).
- ALBERCH, P. (1989): Development and the evolution of amphibian metamorphosis. - *Fortschr. Zool.* 35: 163-173.
- ALBERCH, P. & GALE, E.A. (1985): A developmental analysis of an evolutionary trend: digital reduction in amphibians. - *Evolution*, 39(1): 8-23.
- ALBERTS, B., BRAY, D., LEWIS, J., RAFF, M., ROBERTS, K. & WATSON, J.D. (1986): *Molekularbiologie der Zelle*. - 1310 S. (VCH, Weinheim).
- ALDRIDGE, R.J., BRIGGS, D.E.G., CLARKSON, E.N.K. & SMITH, M.P. (1986): The affinities of conodonts - new evidence from the carboniferous of Edinburgh Scotland. - *Lethaia* 19: 279-291.
- ALEEY, Y.G. (1969): Function and gross morphology in fish. - 268 S. (Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem).
- ALEXANDER, R.McN. (1973): Jaw mechanisms of the coelacanth *Latimeria*. - *Copeia* 1973(4): 156-158.
- ALEXANDER, R.McN. (1977): Swimming. - S. 222-248 in: ALEXANDER, R.McN. & GOLDSPIK, G. (eds.): Mechanics and energetics of animal locomotion. (Chapman & Hall, London).
- ALEXANDER, R.McN. (1984): Elastic energy stores in running vertebrates. - *Amer. Zool.* 24: 85-94.
- ALEXANDER, R.McN. & JAYES, A.S. (1978): Optimal walking techniques for idealized animals. - *J. Zool., Lond.* 186: 61-81.
- ALEXANDER, R.McN., MALOY, G.M.O., KER, R.F., JAYES, A.S. & WARUL, C.N. (1982): The role of tendon elasticity in the locomotion of the camel (*Camelus dromedarius*). *J. Zool., Lond.* 198: 293-313.
- ALEXANDER, R.McN., MALOY, G.M.O., NJAU, R. & JAYES, A.S. (1979): Mechanics of running of ostrich (*Strutio camelus*). - *J. Zool., Lond.* 187: 169-178.
- ALEYEV, Y.G. (1977): Nekton. - 435 S. (Junk, The Hague).
- AL-GHAMDI, M.S., JONES, J.F.X. & TAYLOR, E.W. (1995): Central control of respiration and the heart in the anesthetized agamid lizard, *Uromastix microlepidus*. - *J. Physiol., Lond.* 483: 6P.
- ANDREWS, S.M. (1973): Interrelationships of crossopterygians. S. 137-177 in: GREENWOOD, P.H., MILES, R.S. & PATTERSON, C. (eds.): Interrelationships of fishes. (Academic Press, London).
- ANDREWS, S.M. (1977): The axial skeleton of the coelacanth *Latimeria*. S. 271-288 in: ANDREWS, S.M., MILES, R.S. & WALKER, A.D. (eds.): Problems in vertebrate evolution. (Academic Press, London).
- ANDREWS, S.M. (1985): Rhizodont crossopterygian fish from the Dinantian of Foulden Berwickshire Scotland with a re-evaluation of this group. - *Trans. R. Soc. Edinb.* 76: 67-95.
- ANDREWS, S.M. & WESTOLL, T.S. (1970 a): The postcranial skeleton of *Eusthenopteron foordi* Whiteaves. - *Trans. R. Soc. Edinb.* 68: 207-329.
- ANDREWS, S.M. & WESTOLL, T.S. (1970 b): The postcranial skeleton of rhizodont fishes excluding *Eusthenopteron*. *Trans. R. Soc. Edinb.* 68: 391-489.
- ARAMBOURG, C. (1958): Sous-classe des crossoptérygiens (Crossopterygii). S. 2541-2552 in: GRASSÉ, P.P. (ed.): *Traité de zoologie. XIII(3)*. (Masson, Paris).
- ARAMBOURG, C. & GUBÉ, J. (1958): Sous-classe des dipneustes (Dipneusti). S. 2522-2540 in: GRASSÉ, P.P. (ed.): *Traité de zoologie. XIII(3)*. (Masson, Paris).
- ASHLEY-ROSS, M.A. (1992): The comparative myology of the thigh and crus in the salamanders *Ambystoma tigrinum* and *Dicamptodon tenebrosus*. - *J. Morph.* 211: 147-163.
- ASHLEY-ROSS, M.A. (1994 a): Hindlimb kinematics during terrestrial locomotion in a salamander (*Dicamptodon tenebrosus*). - *J. exp. Biol.* 193: 255-283.
- ASHLEY-ROSS, M.A. (1994 b): Metamorphic and speed effects on hindlimb kinematics during terrestrial locomotion in the salamander *Dicamptodon tenebrosus*. - *J. exp. Biol.* 193: 285-305.
- ASHLEY-ROSS, M.A. (1995): Patterns of hind limb motor output during walking in the salamander *Dicamptodon tenebrosus*, with comparisons to other tetrapods. - *J. comp. Physiol. (A)* 177: 273-285.
- ATEMA, J. (1987): Aquatic and terrestrial chemoreceptor organs: morphological and physiological designs for interfacing with chemical stimuli. S. 304-316 in: DEJOUR, P., BOLIS, L., TAYLOR, C.R. & WEIBEL, E.R. (eds.): *Comparative physiology: life in water and on land*. (Liviana Press, Padova).
- ATTENBOROUGH, D. (1979): *Life on earth*. - 319 S. (Collins, London).
- ATTENBOROUGH, D. (1989): *Das Leben auf unserer Erde. Die Eroberung des Festlands*. Fernsehfilm, BBC, Warner Bros, RM Productions & Bayerischer Rundfunk.
- AVERY, R.A., MUELLER, C.F., SMITH, J.A. & BOND, D.J. (1987): The movement patterns of lacertid lizards: speed, gait and pauses in *Lacerta vivipara*. - *J. Zool., Lond.* 211: 47-63.
- AYERS, H. (1885): Beiträge zur Anatomie und Pylogenie der Dipnoer. - *Z. Naturw. Jena* 18: 479-527.
- BAKKER, R.T. (1971): Dinosaur physiology and the origin of mammals. - *Evolution* 25: 636-658.
- BALCUNS, A., GASSELING, M.T. & SAUNDERS, J.W., Jr. (1970): Spatio-temporal distribution of a zone that controls antero-posterior polarity in the limb bud of chick and other bird embryos. - *Amer. Zool. (Abstr.)* 10: 323.
- BALFOUR, F.M. (1876): The development of elasmobranch fishes. *J. Anat. Physiol., Lond.* 11: 128-172.
- BALINSKY, B.I. (1933): Das Extremitätenfeld seine Ausdehnung und Beschaffenheit. - *Arch. Entw. Mech. Org.* 130: 704-746.
- BALINSKY, B.I. (1937): Über die zeitlichen Verhältnisse bei der Extremitäteninduktion. - *Arch. Entw. Mech. Org.* 136: 250-285.

- BARCLAY, O.R. (1946): The mechanics of amphibian locomotion. - J. exp. Biol. 23: 177-203.
- BARNETT, C.H., DAVIS, D.V. & MACCONALL, M.C. (1961): Synovial joints: their structure and mechanics. 304 S. (Longmans, London).
- BARRELL, J. (1916): Influence of Silurian-Devonian climates on the rise of air-breathing vertebrates. - Bull. Geol. Soc. Am. 27: 387-436.
- BARTLETT, A.D. (1856): Letter addressed to Dr. Gray respecting the living African *Lepidosiren* in Crystal Palace. Proc. Zool. Soc. Lond. 1856: 346-347.
- BAUR, G. (1896): The Stegocephali. A phylogenetic study. Anat. Anz. 11(22): 657-673.
- DE BEER, G.R. (1937): The development of the vertebrate skull. - 554 S. (Reprint 1985 by University of Chicago Press, Chicago).
- BEKLEMITSHEV, W.N. (1969): Principles of comparative anatomy of invertebrates. 1. Promorphology. - 490 S. (Oliver & Boyd, Edinburgh).
- BELLES-ISLES, M. (1987): La nage et l'hydrodynamique de deux agnathes du Paléozoïque: *Alaspis macrotuberculata* et *Pteraspis rostrata*. - N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 175(3): 347-376.
- BELLES-ISLES, M. (1992): The modes of swimming of sarcopterygians. - S. 117-130 in: MARK-KURIK, E. (ed.): Fossil fishes as living animals. (Academy of Science of Estonia, Tallinn).
- BELLOTTI, C. (1857): Descrizione di alcune nuove specie di pesci fossili di Perledo e di altre località Lombarde. - S. 419-438 in: STOPPANI, A. (ed.): Studii geologici e paleontologici sulla Lombardia. (Turati, Milano).
- BELS, V.L., THEYS, J.-P., BENNETT, M.R. & LEGRAND, L. (1992): Biomechanical analysis of jumping in *Anolis carolinensis* (Reptilia: Iguanidae). - Copeia 1992: 492-504.
- BEMIS, W.E. (1980): Paedomorphosis and the evolution of lungfishes (Dipnoi). - Amer. Zool. 20: 757.
- BEMIS, W.E. (1984): Paedomorphosis and the evolution of the Dipnoi. - Paleobiol. 10(3): 293-307.
- BEMIS, W.E. (1986): Feeding systems of living dipnoi: anatomy and function. - J. Morph. Suppl. 1: 249-275.
- BEMIS, W.E. & LAUDER, G.V. (1986): Morphology and function of the feeding apparatus of the lungfish, *Lepidosiren paradoxa* (Dipnoi). - J. Morph. 187: 81-108.
- BENDIX-ALMGREEN, S.E., CLACK, J.A. & OLSEN, H. (1988): Upper Devonian and Upper Permian vertebrates collected in 1987 around Kejser Franz Josef Fjord, central East Greenland. Rapp. Grønlands geol. Unders. 140: 95-102.
- BENDIX-ALMGREEN, S.E., CLACK, J.A. & OLSEN, H. (1990): Upper Devonian tetrapod palaeoecology in the light of new discoveries in East Greenland. - Terra Nova 2: 131-137.
- BENL, G. (1965): Seltsame Erscheinungen an einem Lungenfisch. DATZ 18: 142-144.
- BENL, G. & STERBA, G. (1964): Über einen mekwürdigen Fall dopelseitiger, partieller Mehrfachbildung bei *Protopterus dolloi* Blgr. (Pisces, Dipnoi). - Zool. Anz. 173(5): 360-363.
- BENTON, M.J. (1988 a): The phylogeny and classification of tetrapods. I. Amphibians, reptiles, birds. 377 S. (Clarendon Press, Oxford).
- BENTON, M.J. (1988 b): The phylogeny and classification of the tetrapods. II. Mammals. - 329 S. (Clarendon Press, Oxford).
- BENTON, M.J. (1990): Vertebrate palaeontology. Biology and evolution. - 377 S. (Unwin Hyman, London).
- BENTON, M.J. (1993 a): The fossil record 2. 845 S. (Chapman & Hall, London).
- BENTON, M.J. (1993 b): Mit vier Füßen auf dem Boden. - S. 78-125 in: GOULD, S.J. (Hrsg.): Das Buch des Lebens. (VGS, Köln).
- BERG, L.S. (1940): Systema ryboobraznykh i ryb, nyne živuščich i iskopaemykh (Zusammenfassung in englisch: Classification of fishes, both recent and fossil). - Trav. Inst. Zool. Acad. Sci. URSS 5(2): 346-517.
- BERG, L.S. (1955): Systema ryboobraznykh i ryb, nyne živuščich i iskopaemykh (System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische). - Trav. Inst. Zool. Acad. Sci. URSS 20: 1-286.
- BERG, L.S. (1958): System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. - 310 S. (Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin).
- BERJEICK, W.A. van (1966): The evolution of the sense of hearing in vertebrates. - Amer. Zool. 6: 371-379.
- BERRILL, N.J. (1955): The origin of vertebrates. 257 S. (Oxford University Press, Oxford).
- BERRY, E.W. (1929): Paleontology. 225 S. (McGraw-Hill, New York) (Zitiert nach GUNTER, G. 1956).
- BERTIN, L. (1958 a): Squelette appendiculaire. S. 710-747 in: GRASSÉ, P.P. (ed.): Traité de Zoologie. XIII(1). (Masson, Paris).
- BERTIN, L. (1958 b): Organes de la respiration aérienne. - S. 1363-1398 in: GRASSÉ, P.P. (ed.): Traité de zoologie. XIII(3). (Masson, Paris).
- BERTMAR, G. (1968 a): Phylogeny and evolution in lungfishes. - Acta Zool. 49: 189-201.
- BERTMAR, G. (1968 b): Lungfish phylogeny. - S. 259-283 in: ØRVIG, T. (ed.): Current problems of lower vertebrate phylogeny. (Almqvist & Wiksell, Stockholm).
- BEURTON, P. (1987): Historische und methodologische Probleme der Entwicklung des Darwinismus. 238 S. (Dissertation [B], Pädagogische Hochschule „Karl Liebknecht“, Potsdam).
- BIERI, P. (1987): Evolution, Erkenntnis und Kognition. Zweifel an der evolutionären Erkenntnistheorie. S. 117-147 in: LÜTTERFELDS, W. (Hrsg.): Transzendente oder evolutionäre Erkenntnistheorie? (Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt).
- BINNEY, E.W. (1841): On the fossil fishes of the Pendleton coal field. - Trans. Manchester. Geol. Soc. 1: 153-178.
- BISCHOFF, T.L.W. (1840): *Lepidosiren Paradoxa* anatomisch untersucht und beschrieben. - 34 S. (Voss, Leipzig).
- BISHOP, I.R. & FOXON, G.E.H. (1968): The mechanism of breathing in the South American lungfish, *Lepidosiren paradoxa* a radiological study. - J. Zool., Lond. 154: 263-271.
- BJERRING, H.C. (1967): Does a homology exist between the basicranial muscle and the polar cartilage? - Coll. Int. C.N.R.S. 163: 225-267.
- BJERRING, H.C. (1972): Morphological observations on the exoskeletal skull roof of an Osteolepiform from the Carboniferous of Scotland. - Acta Zool. 53: 73-92.
- BJERRING, H.C. (1975): Contribution à la connaissance de la neuro-épiphyse chez les Urodèles et leurs ancêtres Porolèpiformes, avec quelques remarques sur la signification évolutive des muscles striés parfois présents dans la région neuro-épiphyssaire des Mammifères. - Coll. Int. C.N.R.S. 218: 231-256.
- BJERRING, H.C. (1985): Facts and thoughts on piscine phylogeny. - S. 31-57 in: FOREMAN, R.E., GORBMAN, A., DODD, J.M. & OLSSON, R. (eds.): Evolutionary biology of primitive fishes. (Plenum Press, New York).
- BJERRING, H.C. (1988): Armar och ben i utvecklingshistorisk belysning. - Fauna och Flora 83(2): 58-74.
- BLICKHAN, R. (1993): Biomechanik der axialen aquatischen und der pedalen terrestrischen Lokomotion. 191 S. (Habilitationsschrift Universität des Saarlandes, Saarbrücken).
- BOCK, W.J. & WAHLERT, G. von (1965): Adaptation and the form-function complex. - Evolution 19: 269-299.
- BÖKER, H. (1927): Die Entstehung der Wibelertiypen und der Ursprung der Extremitäten. - Z. Morph. Anthropol. 26: 1-58.
- BONAPARTE, C.L. Principe (1832-1841): Inconografia della Fauna Italica per le quattro Classi delgi Animali Vertebrati. III. Pesci. - ohne Seitenzählung (Salviucci, Roma).
- BONIK, K. (1978): Die Evolution der Tetrapoden als Problemlage - Zur Kritik an einem Modell. - Natur u. Museum 108(5): 133-136.
- BONIK, K. (1985): Homologieforschung und phylogenetische Rekonstruktionen - Eine Antwort auf JÜRGEN REMANE. - Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges. 35: 179-188.
- BONIK, K., GRASSHOFF, M. & GUTMANN, W.F. (1976 a): Die Evolution der Tierkonstruktionen. I u. II. - Natur u. Museum 106: 129-143.

- BONIK, K., GRASSHOFF, M. & GÜTMANN, W.F. (1976 b): Die Evolution der Tierkonstruktionen. III. Natur u. Museum 106: 178-188.
- BONIK, K., GÜTMANN, W.F. & PETERS, D.S. (1977): Optimierung und Ökonomisierung im Kontext der Evolutionstheorie und phylogenetischer Rekonstruktionen. - Acta Bioth. 26(2): 75-119.
- BOPP, P. (1954): Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren. Beitrag zur vergleichenden Biologie und Psychologie der Wirbeltiere. Rev. Suisse de Zool. 31(3): 83-151.
- BORELLI, G.A. (1680/1681): De motu animalum (I+II). Englische Übersetzung (1989), 469 S. (Springer-Verlag, Berlin).
- BORKHARDT, V.G. (1994): Developmental mechanisms and origin of the urodele limb. - J. Morph. 220: 328.
- BOULANGER, G.A. (1909): Catalogue of the fresh-water fishes of Africa. I - 529 S. (British Museum Nat. Hist., London).
- BOUTILIER, R.G., STIFFLER, D.F. & TOES, D.P. (1992): Exchange of respiratory gases, ions, and water in amphibious and aquatic amphibians. S. 81-124 in: FEDER, M.E. & BURGGREN, W.W. (eds.): Environmental physiology of the amphibians. (University of Chicago Press, Chicago).
- BRAINERD, E.L., DITELBERG, J.S. & BRAMBLE, D.M. (1993): Lung ventilation in salamanders and the evolution of vertebrate air-breathing mechanisms. - Biol. J. Linn. Soc. 49: 163-183.
- BRAINERD, E.L., LIEM, K.F. & SAMPER, C.T. (1989): Air ventilation by recoil aspiration in polypterid fishes. - Science 246: 1593-1595.
- BRAINERD, E.L. (1994): The evolution of lung-gill bimodal breathing and the homology of vertebrate respiratory pumps. Amer. Zool. 34(2): 289-299.
- BRAUS, H. (1901): Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse: ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie der freien Gliedmaße bei niederen Fischen und zur Archipterygiumtheorie. - Denkschr. Med.-Nat. Ges. Jena 4: 137-300.
- BRAY, A.A. (1985): The evolution of the terrestrial vertebrates: environmental and physiological considerations. - Phil. Trans. R. Soc. Lond. (B) 309: 289-322.
- BREDER, C.M. (1926): The locomotion of fishes. Zoologica 4(5): 159-312.
- BREGER, H. (1985): Naturwissenschaftlicher Energiebegriff und historische Kritik. - S. 75-94 in: HESSE, H. (Hrsg.): Natur und Wissenschaft (Konkursbuchverlag Claudia Gehrke, Tübingen).
- BRIEN, P. (1938): La plaine du Komolondo. Son aspect naturel sa faune ses feux de brousse. Ann. Soc. R. Zool. Belg. 69: 119-137.
- BRIEN, P. (1967): The African Protoptera: living fossils. - Afr. Wild Life 21(3): 213-233.
- BRIGGS, D.E.G., CLARKSON, E.N.K. & ALDRIDGE, R.J. (1983): The conodont animal. - Lethaia 16: 1-14.
- BRINKMAN, D. (1980 a): The hindlimb step cycle of *Caiman sclerops* and the mechanics of the crocodile tarsus and metatarsus. - Can. J. Zool. 58: 2187-2201.
- BRINKMAN, D. (1980 b): Structural correlations of tarsal and metatarsal functioning in *Iguana* (Lacertilia; Iguanidae) and other lizards. - Can. J. Zool. 58: 277-289.
- BRINKMAN, D. (1981): The hind limb step cycle of *Iguana* and primitive reptiles. - J. Zool., Lond. 191: 91-103.
- BROOM, R. (1913): On the origin of the cheiropterygium. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 32: 459-464.
- BRUTON, M.N. (1987): Observations on the living coelacanth. - Ichthos 15: 6.
- BRUTON, M.N. & COUTOUVIDIS, S.E. (1991): An inventory of all known specimens of the coelacanth *Latimeria chalumnae*, with comments on trends in the catches. - Env. Biol. Fishes 32: 371-390.
- BRUTON, M.N., COUTOUVIDIS, S.E. & POTE, J. (1991): Bibliography of the living coelacanth *Latimeria chalumnae*, with comments on publication trends. - Env. Biol. Fishes 32: 403-433.
- BRYANT, W.L. (1934): New fishes from the Triassic of Pennsylvania. - Proc. Am. Phil. Soc. 73: 319-326.
- BUCHER, O. & WARTENBERG, H. (1989): Cytologie, Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen. (11. Aufl.). - 679 S. (Huber, Bern).
- BURGGREN, W.W. (1989): Lung structure and funktion: amphibians. - S. 153-192 in: WOOD, S.C. (ed.): Comparative pulmonary physiology. Current concepts. (Dekker, New York).
- BURGGREN, W.W., FEDER, M.E. & PINDER, A.W. (1983): Temperature and the balance between aerial and aquatic respiration in larvae of *Rana berlandieri* and *Rana catesbeiana*. - Physiol. Zool. 56(2): 263-273.
- BURGGREN, W.W. & JOHANSEN, K. (1986): Circulation and respiration in lungfishes (Dipnoi). - J. Morph. Suppl., 1: 217-236.
- BURGGREN, W.W. & JUST, J.J. (1992): Developmental changes in physiological systems. S. 467-530 in: FEDER, M.E. & BURGGREN, W.W. (eds.): Environmental physiology of the amphibians. (University of Chicago Press, Chicago).
- BURGGREN, W.W. & ROBERTS, J. (1991): Respiration and metabolism. S. 353-435 in: PROSSER, C.L. (ed.): Environmental and metabolic animal physiology. (Wiley & Sons, New York).
- BURGGREN, W.W. & WEST, N.H. (1982): Changing respiratory importance of gills, lungs, and skin during metamorphosis in the bullfrog, *Rana catesbeiana*. - Resp. Physiol. 47: 151-164.
- BUTTS, R.E. & BROWN, J.R. (eds.) (1989): Constructivism and science. Essays in recent German philosophy. 287 S. (Kluwer, Dordrecht).
- CAMERON, J.N. (1989): The respiratory physiology of animals. 353 S. (Oxford University Press, New York).
- CAMPBELL, K.S.W. & BARWICK, R.E. (1983): Early evolution of dipnoan dentition and a new genus *Speonesydron*. - Mem. Ass. Austr. Palaeont. 1: 17-49.
- CAMPBELL, K.S.W. & BARWICK, R.E. (1986): Paleozoic lungfishes - a review. - J. Morph. Suppl. 1: 93-131.
- CAMPBELL, K.S.W. & BARWICK, R.E. (1990): Paleozoic dipnoan phylogeny: functional complexes and evolution without parsimony. - Paleobiol. 16(2): 143-169.
- CAMPBELL, K.S.W. & BELL, M.W. (1977): A primitive amphibian from the late Devonian of New South Wales. - Alcheringa 1: 369-381.
- CARLSON, H., HALBERTSMA, J. & ZOMLEFER, M. (1979): Control of the trunk during walking in the cat. Acta Physiol. Scand. 105: 251-253.
- CARRIER, D.R. (1987 a): Lung ventilation during walking and running in four species of lizards. - Exp. Biol. 47: 33-42.
- CARRIER, D.R. (1987 b): The evolution of locomotor stamina in tetrapods: circumventing a mechanical constraint. Paleobiol. 13(3): 326-341.
- CARROLL, R.L. (1980): The hyandibular as a supporting element in the skull of primitive tetrapods. - S. 293-317 in: PANCHEN, A.L. (ed.): The terrestrial environment and the origin of land vertebrates. (Academic Press, London).
- CARROLL, R.L. (1988): Vertebrate paleontology and evolution. - 698 S. (Freeman, New York).
- CARROLL, R.L. (1993): Paläontologie und Evolution der Wirbeltiere. - 684 S. (Thieme, Stuttgart).
- CARROLL, R.L. (1995): Between fish and amphibian. Nature 373: 389-390.
- CARROLL, R.L. (1996): Elongate early tetrapods: why "Lizzie" had little limbs. - Spec. Pap. Palaeont. 52: 139-148.
- CARVALHO, M.S.S. de (1982): O gênero *Mawsonia* na ictiofauna do Cretáceo do Estado da Bahia. Anais Acad. Brasil. Ciênc. 54(3): 519-539.
- CASTELNAU, F. de (1876): Remarques au sujet du genre *Neoceratodus*. - J. de Zool. 5: 342-343.
- CAVAGNA, G.A., HEGLUND, N.C. & TAYLOR, R. (1977): Mechanical work in terrestrial locomotion: two basic mechanisms for minimizing energy expenditure. Amer. J. Physiol. 233(5): R243-R261.
- CHALINE, J. (1990): Paleontology of vertebrates. 186 S. (Springer-Verlag, Berlin).

- CHANG, M.-M. (1991): "Rhipidistians", dipnoans, and tetrapods. - S. 3-28 in: SCHULTZE, H.P. & TRUEB, L. (eds.): Origin of the higher groups of tetrapods. Controversy and consensus. (Comstock Publ., Ithaca).
- CHANG, M.-M. & YU, X.B. (1981): A new crossopterygian, *Youngolepsis praecursor*, gen. et sp. nov., from Lower Devonian of E. Yunnan, China. - Sci. Sin. 24(1): 89-97.
- CHANG, M.-M. & YU, X.B. (1984): Structure and phylogenetic significance of *Diabulichthys speratus* gen. et sp. nov., a new dipnoan-like form from the Lower Devonian of Eastern Yunnan, China. - Proc. Linn. Soc. New South Wales 107(3): 171-184.
- CHANG, M.-M. & YU, X.B. (1987): A nomen novum for *Diabulichthys* CHANG et YU, 1984. - Vertebr. Palasiatica 25: 79.
- CHANG, M.-M. & ZHU, M. (1993): A new Middle Devonian osteolepidid from Qujing, Yunnan. - Mem. Ass. Austr. Palaeont. 15: 183-198.
- CHARIG, A.J. (1972): The evolution of the archosaur pelvis and hind-limb: an explanation in functional terms. S. 121-155 in: JOYSEY, K.A. & KEMP, T.S. (eds.): Studies in vertebrate evolution. (Oliver & Boyd, Edinburgh).
- CHORN, J. & SCHULTZE, H.-P. (1988): A complete specimen of *Sagenodus* (Dipnoi) from the Upper Pennsylvanian of the Hamilton quarry, Kansas. - KGS Guidebook Series 6: 173-176.
- CHRISTIAN, A. (1995): Zur Biomechanik der Lokomotion vierfüßiger Reptilien (besonders der Squamata). Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges. 180: 1-58.
- CLACK, J.A. (1988 a): New material of the early tetrapod *Acanthostega* from the Upper Devonian of East Greenland. - Palaeont. 31: 699-724.
- CLACK, J.A. (1988 b): Pioneers of the land in East Greenland. - Geol. Today. 4: 192-194. CLACK, J.A. (1989): Discovery of the earliest-known tetrapod stapes. - Nature 342: 425-427.
- CLACK, J.A. (1990): Nos ancêtres respiraient-ils par les oreilles? - La Recherche 222: 770-771.
- CLACK, J.A. (1992): The stapes of *Acanthostega gunnari* and the role of the stapes in early tetrapods. - S. 405-420 in: WEBSTER, D.B., FAY, R.R. & POPPER, A.N. (eds.): The evolutionary biology of hearing. (Springer-Verlag, New York).
- CLACK, J.A. (1994 a): *Acanthostega gunnari*, a Devonian tetrapod from Greenland; the snout, palate and ventral parts of the braincase, with a discussion of their significance. Meddr. Grønland, Geosci. 31: 1-24.
- CLACK, J.A. (1994 a): Earliest known tetrapod braincase and the evolution of the stapes and fenestra ovalis. Nature 369: 392-394.
- CLACK, J.A. (1997): Devonian tetrapod trackways and trackmakers; a review of the fossils and footprints. - Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 130: 227-250.
- CLACK, J.A. & COATES, M.I. (1993): *Acanthostega gunnari*: our present connection. - S. 39-42 in: HOCH, E. & BRANTSEN, A.K. (eds.): Deciphering the natural world and the rôle of collections and museums. (Geologisk Museum, København).
- CLACK, J.A. & COATES, M.I. (1995): *Acanthostega gunnari*, a primitive, aquatic tetrapod? Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris (4)17: 359-372.
- CLOUTIER, R. (1996 a): Dipnoi (Akinetia: Sarcopterygii). S. 198-226 in: SCHULTZE, H.P. & CLOUTIER, R. (eds.): Devonian fishes and plants of Miguasha, Quebec, Canada. (Pfeil, München).
- CLOUTIER, R. (1996 b): The primitive actinistian *Miguashaia bureaui* Schultze (Sarcopterygii). - S. 227-247 in: SCHULTZE, H.P. & CLOUTIER, R. (eds.): Devonian fishes and plants. (Pfeil, München).
- CLOUTIER, R. (1996 c): Taxonomic review of *Eusthenopteron foordi*. - S. 271-284 in: SCHULTZE, H.P. & CLOUTIER, R. (eds.): Devonian fishes and plants of Miguasha, Quebec, Canada. (Pfeil, München).
- CLOUTIER, R. & FOREY, P.L. (1991): Diversity of extinct and living actinistian fishes (Sarcopterygii). - Env. Biol. Fishes 32: 59-74.
- CLOUTIER, R. & SCHULTZE, H.-P. (1996): Porolepiform fishes (Sarcopterygii). - S. 248-270 in: SCHULTZE, H.P. & CLOUTIER, R. (eds.): Devonian fishes and plants of Miguasha, Quebec, Canada. (Pfeil, München).
- COATES, M.I. (1991): New palaeontological contributions to limb ontogeny and phylogeny. - S. 325-337 in: HINCHLIFFE, J.R., HURLE, J.M. & SUMMERBELL, D. (eds.): Developmental patterning of the vertebrate limb. (Plenum Press, New York).
- COATES, M.I. (1993 a): *Hox* genes, fin folds and symmetry. - Nature 364: 195-196
- COATES, M.I. (1993 b): Ancestors and homology (the origin of the tetrapod limb). - Acta Bioth. 41(4): 411-424.
- COATES, M.I. (1994): The origin of vertebrate limbs. - Development, Supplement: 169-180.
- COATES, M.I. (1995): Fish fins or tetrapod limbs - a simple twist of fate? - Curr. Biol. 5(8): 844-848.
- COATES, M.I. & CLACK, J.A. (1990): Polydactyly in the earliest known tetrapod limbs. - Nature 347: 66-69.
- COATES, M.I. & CLACK, J.A. (1991): Fish-like gills and breathing in the earliest known tetrapod. - Nature 352: 234-236.
- COATES, M.I. & CLACK, J.A. (1995): Romer's gap: tetrapod origins and terrestriality. Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris (4)17: 373-388.
- COGGER, H.G. & ZWEIFEL, R.G. (Hrsg.) (1992): Reptilien & Amphibien. - 240 S. (Jahr-Verlag, Hamburg).
- COLBERT, E.H. (1955): Scales in the Permian amphibian *Trimerorhachis*. - Amer. Mus. Nov. 1740: 1-17.
- COLBERT, E.H. (1965): Die Evolution der Wirbeltiere. Eine Geschichte der Wirbeltiere durch die Zeit. - 426 S. (Gustav Fischer Verlag, Stuttgart).
- COLBERT, E.H. & MORALES, M. (1991): Evolution of the vertebrates. (4th ed.). - 470 S. (John Wiley & Sons, New York).
- CONANT, E. B. (1970): Regeneration in the African lungfish, *Protopterus*. I. Gross aspects. - J. Exp. Zool. 174: 15-31.
- CONANT, E.B. (1986): Bibliography of lungfishes, 1811-1985. J. Morph. Suppl. 1: 305-373.
- COOKE, J. (1990): Proper names for early fingers. - Nature 347: 14-15.
- COPE, E.D. (1880): Second contribution to the history of the Permian formation of Texas. - Trans. Amer. Phil. Soc. 19: 38-58.
- COPE, E.D. (1883): Forth contribution to the history of the Permian formation of Texas. - Proc. Am. Phil. Soc. 20: 628-636.
- COPE, E.D. (1884): Note on the phylogeny of the Vertebrata. - Amer. Nat. 18: 1255-1257.
- COPE, E.D. (1889): Synopsis of the families of Vertebrata. Amer. Nat. 23: 849-877.
- COPE, E.D. (1892): On the phylogeny of the Vertebrata. - Proc. Am. Phil. Soc. 30: 278-281.
- COWLES, R.B. (1958): Additional notes on the origin of the tetrapods. - Evolution 12: 419-421.
- COX, C.B. (1967): Cutaneous respiration and the origin of the modern Amphibia. - Proc. Linn. Soc., London 178: 37-47.
- COX, B., DIXON, D., GARDINER, B.G. & SAVAGE, R.J.G. (1989): Dinosaurier und andere Tiere der Vorzeit. 312 S. (Mosaik Verlag, München).
- CURRY-LINDAHL, K. (1956): On the ecology, feeding behaviour and territoriality of the African lungfish, *Protopterus aethiopicus* Heckel. - Ark. Zool. 9(23): 479-497.
- CZIHAK, G., LANGER, H. & ZIEGLER, H. (Hrsg.) (1981): Biologie. 944 S. (Springer-Verlag, Berlin).
- CZOPEK, J. (1962): Vascularization of respiratory surfaces in some Caudata. - Copeia 1962: 576-587.
- DAAN, S. & BELTERMAN, T. (1968 a): Latreal bending in locomotion of some lower tetrapods I. - Proc. Ned. Akad. Weten. (C) 71: 245-258.
- DAAN, S. & BELTERMAN, T. (1968 b): Latreal bending in locomotion of some lower tetrapods II. - Proc. Ned. Akad. Weten. (C) 71: 259-266.
- DAESCHLER, E. & SHUBIN, N. (1995): Tetrapod origins. Paleobiol. 21(4): 404-409.
- DAESCHLER, E.B. & SHUBIN, N. (1998): Fish with fingers? - Nature 391: 133.
- DAESCHLER, E.B., SHUBIN, N.H., THOMSON, K.S. & AMARAL, W.W. (1994): A Devonian tetrapod from North America. - Science 265: 639-642.

- DART, R. (1924): The anterior end of the neural tube and the anterior end of the body. - *J. Anat.* 58: 182-205.
- DARWIN, C. (1859): On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. - 502 S. (Murray, London).
- DAS, B.K. (1927): The bionomics of certain air-breathing fishes of India, together with an account of development of air-breathing organs. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. (B)* 216(3): 183-219.
- DAVIDOFF, M. v. (1884): Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmaße der Fische. III. - *Morph. Jb.* 9: 117-162.
- DEAN, B. (1895): Fishes, living and fossil. An outline of their forms and probable relationships. - 300 S. (Macmillan, New York).
- DEAN, B. (1896): The fin-fold origin of the paired limbs in the light of the ptychopterygia of palaeozoic sharks. *Anat. Anz.* 11: 673-679.
- DEAN, B. (1906): Notes on the living specimen of the Australian lungfish, *Ceratodus forsteri*, in the Zoological Society's collection. - *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1906: 168-178.
- DEAN, B. (1912): Additional notes on the living specimen of the Australian lung-fish (*Ceratodus forsteri*) in the collection of the Zoological Society of London. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1912: 607-612.
- DEJOURS, P. (1976): Water versus air as the respiratory media. - S. 1-15 in: HUGHES, G.M. (ed.): Respiration of amphibious vertebrates. (Academic Press, London).
- DEJOURS, P. (1987): Water and air. Physical characteristics and their physiological consequences. - S. 3-11 in: DEJOUR, P., BOLIS, L., TAYLOR C.R. & WEIBEL, E.R. (eds.): Comparative physiology: Life in water and on Land. (Liviana Press, Padova).
- DEJOURS, P. (1989): Current concepts in comparative physiology of respiration: an overview. S. 1-10 in: WOOD, S.C. (ed.): Comparative pulmonary physiology. Current concepts. (Dekker, New York).
- DEJOURS, P. (1994): Environmental factors as determinants in bimodal breathing: an introductory overview. - *Amer. Zool.* 34(2): 178-183.
- DEL PINO, E.M. (1989): Marsupial frogs. - *Sci. Amer.* 260(5): 76-84.
- DEL PINO, E.M. & ELINSON, R.P. (1983): A novel development pattern for frogs: gastrulation produces an embryonic disk. *Nature* 306: 589-591.
- DEL PINO, E.M. & ESCOBAR, B. (1981): Embryonic stages of *Gastrotheca riobambae* (Fowler) during maternal incubation and comparison of development with that of other egg-brooding hylid frogs. - *J. Morph.* 167: 277-295.
- DENISON, R.H. (1968 a): Early Devonian lungfishes from Wyoming, Utah, and Idaho. - *Fieldiana, Geol.* 17(4): 353-413.
- DENISON, R.H. (1968 b): The evolutionary significance of the earliest known lungfish, *Uranolophus*. S. 247-257 in: ØRVIG, T. (ed.): Current problems of lower vertebrate phylogeny. (Almqvist & Wiksell, Stockholm).
- DENISON, R.H. (1969): New Pennsylvanian lungfishes from Illinois. - *Fieldiana, Geol.* 12(12): 193-211.
- DEVILLERS, C. (1954): Origine et évolution des nageoires et des membres. S. 710-790 in: GRASSÉ, P.P. (ed.): *Traité de Zoologie*. XII. (Masson, Paris).
- DIAMOND, J.M. (1985): The biology of the coelacanth. - *Nature* 315: 18.
- DICKMANN, P. (1997): Die galoppierenden Fische Sabahs: Verhaltensweisen von Borneo-Flossensaugern. *DATZ* 50(12): 771-776.
- DIMERY, N.J. & ALEXANDER, R.McN. (1985): Elastic properties of the hind foot of the donkey *Equus asinus*. - *J. Zool., Lond.* 207: 9-20.
- DOBZHANSKY, Th., AYALA, F.J., STEBBINS, G.L. & VALENTINE, J.W. (1977): Evolution. - 572 S. (Freeman, San Francisco).
- DOHRN, A. (1884): Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VI. Die paarigen und unpaarigen Flossen der Selachier. - *Mitt. zool. Stat. Neapel* 5: 161-195.
- DOLLÉ, P. & DIERICH, A., LeMEUR, M., SCHIMMANG, T., SCHUBAUR, B., CHAMBON, P. & DUBOULE, D. (1993): Disruption of the *Hoxd-13* gene induces localized heterochrony leading to mice with neotenic limbs. - *Cell* 75: 431-441.
- DOLLÉ, P., IZPISUA-BELMONTE, J.-C., FALKENSTEIN, H., RENUCCI, A. & DUBOULE, D. (1989): Coordinate expression of the murine Hox-5 complex homoeobox-containing genes during limb pattern formation. - *Nature* 342: 767-772.
- DOLLO, L. (1895): La phylogénie des dipneustes. - *Bull. Soc. Belge Géol. Paléont. Hydrol.* 9: 79-128.
- DRAENERT, K. (1986): Der Knochen als hydraulisches System. - *Konzepte SFB* 230 14: 63-71.
- DRUŽININ, A. (1933): Ähnlichkeiten im Bau der Extremitäten der Dipnoi und Quadrupeda. *Trav. Lab. Morph. évol.* 1(1): 1-68.
- DUBOULE, D. (1992): The vertebrate limb: a model system to study the *Hox/HOM* gene network during development and evolution. - *BioEssays* 14(6): 375-384.
- DUELLMAN W.E. & TRUEB, L. (1986): Biology of the amphibia. - 670 S. (McGraw-Hill, New York).
- DUNCKER, H.-R. (1978 a): Funktionsmorphologie des Atemapparates und Coelomgliederung bei Reptilien, Vögeln und Säugern. - *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1978: 99-132.
- DUNCKER, H.-R. (1978 b): Coelom-Gliederung der Wirbeltiere Funktionelle Aspekte. - *Verh. Anat. Ges.* 72: 91-112.
- DUNCKER, H.-R. (1992): Funktionelle Morphologie und ihre methodischen Grundlagen. - *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 85(2): 339-348.
- EATON, T.H. (1951): Origin of tetrapod limbs. - *Amer. Midl. Nat.* 46: 245-251.
- EATON, T.H. (1953): Pedomorphosis: an approach to the chordate-echinoderm problem. - *Syst. Zool.* 2: 1-6.
- EATON, T.H. (1960): The aquatic origin of tetrapods. *Trans. Kans. Acad. Sci.* 63: 115-120.
- ECHOLS, J. (1963): A new genus of Pennsylvanian fish (Crossopterygii, Coelacanthiformes) from Kansas. *Univ. Kansas Publ.* 12(10): 475-501.
- ECKERT, R., RANDALL, D. & AUGUSTINE, G. (1993): Tierphysiologie. (2. Aufl.). - 724 S. (Thieme, Stuttgart).
- EDWARDS, J.L. (1977): The evolution of terrestrial locomotion. - S. 553-578 in: HECHT, M.K., GOODY, P.C. & HECHT, B.M. (eds.): Major patterns in vertebrate evolution. (Plenum Press, New York).
- EDWARDS, J.L. (1989): Two perspectives on the evolution of the tetrapod limb. - *Amer. Zool.* 29: 235-254.
- EGERTON, P. (1861): *Holophagus gulo*. *Mem. Geol. Surv. U.K.*, Dec. 10: 19.
- EGERTON, P. (1861): *Tristichopterus alatus*. *Mem. Geol. Surv. U.K.*, Dec. 10: 51-55.
- EKMANN, S. (1941): Ein laterales Flossensaumrudiment bei Haiembryonen. - *Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal.* 4(12)(7): 1-43.
- ELINSON, R.P. (1987): Change in developmental patterns: embryos of amphibians with large eggs. S. 1-21 in: RAFF, R.A. & RAFF, E. (eds.): Development as an evolutionary process. (Alan R. Liss, New York).
- EMERY, C. (1887): Über die Beziehung des Cheiropterygium zum Ichthyopterygium. - *Zool. Anz.* 10: 185-189.
- ENGELS, E.-M. (Hrsg.) (1995): Die Rezeption von Evolutionstheorien im 19. Jahrhundert. - 448 S. (Suhrkamp, Frankfurt/M.).
- ENGLISH, A.W. (1980): The functions of the lumbar spine during stepping in the cat. - *J. Morph.* 165: 55-66.
- EVANS, D.H. (1987): Acid-base balance and nitrogenous waste excretion in fishes: the aquatic to amphibious transition. - S. 121-129 in: DEJOUR, P., BOLIS, L., TAYLOR, C.R. & WEIBEL, E.R. (eds.): Comparative physiology: life in water and on land. (Liviana Press, Padova).
- EVANS, F.G. (1946): The anatomy and function of the foreleg in salamander locomotion. - *Anat. Record* 95: 257-281.
- EWER, D.W. (1955): Tetrapod limb. - *Science* 122: 467-468.
- FÄNGE, R. (1976): Gas exchange in the swimbladder. - S. 189-211 in: HUGHES, G.M. (ed.): Respiration of amphibious vertebrates. (Academic Press, London).
- FARLEY, C.T. & KO, T.C. (1997): Mechanics of locomotion in lizards. - *J. exp. Biol.* 200: 2177-2188.
- FEDER, M.E. (1992): A perspective on environmental physiology of the amphibians. S. 1-6 in: FEDER, M.E. & BURGGREN, W.W. (eds.): Environmental physiology of the amphibians. (University of Chicago Press, Chicago).

- FEDER, M.E. & BURGGREN, W.W. (1985 a): The regulation of cutaneous gas exchange in vertebrates. - S. 99-113 in: GILLES, R. (ed.): Circulation, respiration, and metabolism. Current comparative approaches. (Springer-Verlag, Berlin).
- FEDER, M.E. & BURGGREN, W.W. (1985 b): Cutaneous gas exchange in vertebrates: design, patterns, control and implications. *Biol. Rev.* 60: 1-45.
- FEDER, M.E. & BURGGREN, W.W. (1985 c): Skin breathing in vertebrates. - *Sci. Amer.* 253(5): 126-142.
- FEDUCCIA, A. (1971): The origin of terrestrial Amphibia. *Texas J. Sci.* 22: 255-263.
- FICK, R. (1911): Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke unter Berücksichtigung der bewegenden Muskeln. 688 S. (Gustav Fischer, Jena).
- FIEDLER, K. (1991): 2. Fische - S. 498 in: STARCK, D. (Hrsg.): Lehrbuch der Speziellen Zoologie. II. Wirbeltiere. (Gustav Fischer, Jena).
- FISCHER, M.S. (1986): Die Stellung der Schliefer (Hyracoidea) im phylogenetischen System der Eutheria. - *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* 84: 1-132.
- FITZINGER, L.J. (1837): Vorläufiger Bericht über eine höchst interessante Entdeckung Dr. Natterers in Brasilien. - *Isis* 1837: 379-380.
- FOREY, P.L. (1980): *Latimeria*: a paradoxical fish. *Proc. R. Soc. Lond. B* 208: 369-384.
- FOREY, P.L. (1981): The coelacanth *Rhabdoderma* in the Carboniferous of the British isles. - *Palaeont.* 24: 203-229.
- FOREY, P.L. (1984): L'origine des tétrapodes. *La Recherche* 154: 476-487.
- FOREY, P.L. (1988): Golden jubilee for the coelacanth *Latimeria chalumnae*. - *Nature* 336: 727-732.
- FOREY, P.L. (1990): The coelacanth fish: progress and prospect. - *Sci. Progress Oxford* 74: 53-67.
- FOREY, P.L. (1991): *Latimeria chalumnae* and its pedigree. *Env. Biol. Fishes* 32: 75-97.
- FOREY, P.L. GARDINER, B.G. & PATTERSON, C. (1991): The lungfish, the coelacanth, and the cow revisited. S. 145-172 in: SCHULTZE, H.P. & TRUEB, L. (eds.): Origin of the higher groups of tetrapods. Controversy and consensus. (Cornstock Publ., Ithaca).
- FORSTER-COOPER, M.A. (1937): The Middel Devonian fish fauna of Achanararas. - *Trans. R. Soc. Edinb.* 59(7): 223-239.
- Forum für Philosophie Bad Homburg (Hrsg.) (1992): Realismus und Antirealismus. - 348 S. (Suhrkamp, Frankfurt/M.).
- FOX, H. (1965): Early development of the head and pharynx of *Neoceratodus* with a consideration of its phylogeny. *J. Zool., Lond.* 146: 470-554.
- FRANZEN, J.L. (1972): Wie kam es zum aufrechten Gang des Menschen? - *Natur u. Museum* 102(5): 161-172.
- FRANZEN, J.L. (1973 a): Versuch einer Rekonstruktion der Evolution des Menschen. - *Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges.* 24: 113-127.
- FRANZEN, J.L. (1973 b): Stellungnahme zur Diskussion des Vortrages. - *Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges.* 24: 176-178.
- FRANZEN, J.L. (1982): Die Primaten als stammesgeschichtliche Basis des Menschen. - S. 557-597 in: WENDT, H. & LOACKER, N. (Hrsg.): Kindlers Enzyklopädie „Der Mensch“ Bd. I: Im Vorfeld des Menschen. (Kindler, Zürich).
- FRANZEN, J.L. (1997): Eine begründete Rekonstruktion der Evolution des Menschen. - *Natur u. Museum* 127(8): 245-263.
- FREY, E. (1982): Der Bau des Bewegungsapparates der Krokodile und seine Funktion bei der aquatischen Lokomotion. 204 S. (Diplomarbeit Fachb. Biol. Univ. Tübingen).
- FREY, E. (1988): Das Tragsystem der Krokodile - eine biomechanische und phylogenetische Analyse. *Stuttg. Beitr. Naturk.* (A) 426: 1-60.
- FREY, E. & HERKNER, B. (1992): Mit heißem Blut und scharfen Ohren die ersten Schritte der Säugetiere. *Veröff. Übersee-Mus. Nat. Wiss.* 11: 53-77.
- FREY, E. & HERKNER, B. (Hrsg.) (1993): Artbegriff versus Evolutionstheorie? - *Carolinae Beiheft* 8: 1-86.
- FREY, E. & RIESS, J. (in Vorbereitung): Amphibian osteoderms: biomechanical evaluation.
- FRICKE, H. (1988 a): Coelacanths: the fish that time forgot. - *Nation. Geogr. Mag.* 173(6): 824-838.
- FRICKE, H. (1988 b): Der Quastenflosser ein lebendes Fossil im indischen Ozean. Fernsehfilm, ZDF/ORF.
- FRICKE, H. (1990): Natural habitat of coelacanths. - *Nature* 346: 323-324.
- FRICKE, H. (1993): Quastenflosser. Der Fisch der aus der Tiefe kam. Fernsehfilm, ZDF.
- FRICKE, H. & HISSMANN, K. (1990): Natural habitat of coelacanths. - *Nature* 346: 323-324.
- FRICKE, H. & HISSMANN, K. (1992): Locomotion, fin coordination and body form of the living coelacanth *Latimeria chalumnae*. - *Env. Biol. Fishes* 34: 329-356.
- FRICKE, H., HISSMANN, K., SCHAUER, J., REINICKE, O., KASANG, L. & PLANTE, R. (1991): Habitat and population size of the coelacanth *Latimeria chalumnae* at Grand Comoro. - *Env. Biol. Fishes* 32: 287-300.
- FRICKE, H. & PLANTE, R. (1988): Habitat requirements of the living coelacanth *Latimeria chalumnae* at Grande Comore, Indian Ocean. - *Naturwissensch.* 75: 149-151.
- FRICKE, H., REINICKE, O., HOFER, H. & NACHTIGALL, W. (1987): Locomotion of the coelacanth *Latimeria chalumnae* in its natural environment. - *Nature* 329: 331-333.
- FRICKE, H. & SCHAUER, J. (1987): Im Reich der lebenden Fossilien. - *Geo* 1987(10): 14-34.
- FRICKE, H., SCHAUER, J., HISSMANN, K., KASANG, L. & PLANTE, R. (1991): Coelacanth *Latimeria chalumnae* aggregates in caves: first observation on their resting habitat and social behavior. - *Env. Biol. Fishes* 30: 281-285.
- FRICKINGER, K.A. (1991): Fossilienatlas: Fische. - 1088 S. (Mergus, Melle).
- FRICKINGER, K.A. (1994): Die Fossilien von Solnhofen. 336 S. (Goldschneek-Verlag, Korb).
- FRIEND, P.F., ALEXANDER-MARRAK, P.D., NICHOLSON, J. & YEATS, A.K. (1976): Devonian sediments of East Greenland II: sedimentary structures and fossils. - *Meddr. Grønland* 206(2): 1-91.
- FRITSCH, A. (1888): Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. II. Stegocephali (Schluss) - Dipnoi, Selachii (Anfang). 114 S. (Selbstverlag Comm. Růvnáč, Prag).
- FRITZSCH, B. (1990): Evolution of tetrapod hearing. *Nature* 344: 116.
- FRITZSCH, B. (1992): The water-to-land transition: evolution of the tetrapod basilar papilla, middle ear, and auditory nuclei. - S. 351-375 in: WEBSTER, D.B., FAY, R.R. & POPPER, A.N. (eds.): The evolutionary biology of hearing. (Springer-Verlag, New York).
- FROLICH, L.M. & BIEWENER, A.A. (1992): Kinematic and electromyographic analysis of the functional role of the body axis during terrestrial and aquatic locomotion in the salamander *Ambystoma tigrinum*. - *J. exp. Biol.* 162: 107-130.
- GAFFNEY, E.S. (1979): Tetrapod monophyly: a phylogenetic analyses. - *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.* 13: 92-105.
- GALVIS-VERGARA, G. (1977): Notas sobre el esqueleto de los peces *Neoceratodus forsteri* y *Protopterus annectens*. *Caldasia* 12: 103-125.
- GAMBARYAN, P.P. (1974): How mammals run: anatomical adaptations. - 367 S. (Übersetzung der russischen Ausgabe von 1972, John Wiley & Sons, New York).
- GANS, C. (1962): Terrestrial locomotion without limbs. - *Amer. Zool.* 2: 167-182.
- GANS, C. (1970 a): Respiration in early tetrapods - the frog is a red herring. - *Evolution* 24: 723-734.
- GANS, C. (1970 b): Strategy and sequence in the evolution of the external gas exchangers of ectothermal vertebrates. - *Forma et functio* 3: 61-104.
- GANS, C. & CLARK, B. (1976): Studies on ventilation of *Caiman crocodilus* (Crocodylia: Reptilia). - *Resp. Physiol.* 26: 285-301.
- GANS, C. & HUGHES, G.M. (1967): The mechanism of lung ventilation in the tortoise *Testudo graeca* LINNÉ. - *J. exp. Biol.* 47: 1-20.

- GARDINER, B.G. (1984): The relationship of palaeoniscid fishes, a review based on new specimens of *Mimia* and *Moythomasia* from the Upper Devonian of Western Australia. Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.) 37: 173-428.
- GARSTANG, W. (1928): The morphology of the Tunicata and its bearings on the phylogeny of the Chordata. Q. J. Micr. Sci. (New Series) 72: 51-187.
- GATESY, S.M. (1990): Caudofemoralis musculature and the evolution of theropod locomotion. - Paleobiol. 16(2): 170-186.
- GATESY, S.M. (1991): Hind limb movements of the American alligator (*Alligator mississippiensis*) and postural grades. J. Zool., Lond. 224: 577-588.
- GATESY, S.M. (1997): An electromyographic analysis of hindlimb function in *Alligator* during terrestrial locomotion. J. Morph. 234: 197-212.
- GAUDRY, A. (1881): Sur un nouveau genre de poissons primaire. C.R. Acad. Sci. 92: 752-754.
- GAUNT, A.S. & GANS, C. (1969): Mechanics of respiration in the snapping turtle, *Chelydra serpentina* (Linné). J. Morph. 128: 195-222.
- GAUPP, E. (1897): Die Metamerie des Schädels. Erg. Anat. Entwicklungsges. 7: 793-885.
- GEE, H. (1990): Fossil fishes and fashion. - Nature 348: 194-195.
- GEGENBAUR, C. (1865): Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 2. Heft: 1. Schultergürtel der Wirbelthiere. 2. Brustflosse der Fische. - 176 S. (Engelmann, Leipzig).
- GEGENBAUR, C. (1870): Ueber das Skelet der Gliedmaassen der Wirbelthiere im Allgemeinen und der Hintergliedmaassen der Selachier insbesondere. - Jen. Z. Naturw. 5: 397-447.
- GEGENBAUR, C. (1872): Ueber das Archipterygium. - Jen. Z. Naturw. 7: 131-141.
- GEGENBAUR, C. (1876): Zur Morphologie der Gliedmaassen der Wirbelthiere. - Morph. Jb. 2: 396-420.
- GÉRY, J. (1980): Salmier, Zitter- und Messeraale. S. 287-319 in: GRZIMEK, B. (Hrsg.): Grzimeks Tierleben. 4. Fische 1. (DTV, München).
- GILL, T. (1872): Arrangement of the families of fishes, or classes Pisces, Marsipobranchii, and Leptocardii. Smithsonian Misc. Coll. 11 (247): I-XLVI u. 1-49.
- GISLÉN, T. (1930): Affinities between the Echinodermata Enteropneusta, and Chordonia. - Zool. Bidr., Uppsala 12: 199-304.
- GOELDI, E.A. (1898): Further notes on the Amazonian *Lepidosiren*. Proc. Zool. Soc. Lond. 1898: 852-857.
- GOETHE, J.W. (1823[1790]): Bedeutende Fördernis durch ein einziges geistreiches Wort. - S. 37-41 Werkausgabe (1988) Bd. 13. (DTV, München).
- GOIN, C.J. & GOIN, O.B. (1956): Further comments on the origin of the tetrapods. - Evolution 10: 440-441.
- GOODRICH, E.S. (1901): On the pelvic girdle and fin of *Eusthenopteron*. - Q. J. Micr. Sci. 45(2): 311-324.
- GOODRICH, E.S. (1904): On the dermal fin-rays of fishes - living and extinct. - Q. J. Micr. Sci. 47: 465-522.
- GOODRICH, E.S. (1906): Notes on the development, structure and origin of the median and paired fins of fish. - Q. J. Micr. Sci. (New Series) 50: 333-376.
- GOODRICH, E.S. (1909): Vertebrata craniata. 1. Cyclostomes and fishes. - S. 518 in: LANCASTER, R. (ed.): A treatise on zoology. IX. (Black, London).
- GOODRICH, E.S. (1924): The origin of land vertebrates. - Nature 114: 935-936.
- GOODRICH, E.S. (1930): Studies on the structure and development of vertebrates. - 837 S. (Macmillan, London).
- GOODWIN, B. (1993): Homology and a generative theory of biological form. - Acta Bioth. 41: 305-314.
- GORDON, D.M. (1992): Wittgenstein and ant-watching. - Biol. Phil. 7: 13-25.
- GOTTLIEB, G. & JACKSON, D.C. (1976): Importance of pulmonary ventilation in respiratory control in the bullfrog. Amer. J. Physiol. 230: 608-613.
- GOULD, S.J. (1991): Eight (or fewer) little piggies. Why do we and most other tetrapods have five digits on each limb? Nat. Hist. 1991(1): 22-29.
- GRAHAM, J.B. (1970): Preliminary studies on the biology of the amphibious clinid *Mnierpes macrocephalus*. Mar. Biol. 5: 136-140.
- GRAHAM, J.B. (1973): Terrestrial life of the amphibious fish *Mnierpes macrocephalus*. - Mar. Biol. 23: 83-91.
- GRAHAM, J.B. (1976): Respiratory adaptations of marine air-breathing fish. - S. 165-187 in: HUGHES, G.M. (ed.): Respiration of amphibious vertebrates. (Academic Press, London).
- GRAHAM, J.B. (1994): An evolutionary perspective for bimodal respiration: a biological synthesis of fish air breathing. Amer. Zool. 34(2): 229-237.
- GRAHAM-SMITH, W. & WESTOLL, T.S. (1937): On a new long-headed dipnoan fish from the Upper Devonian of Scaumenac Bay, P.Q., Canada. - Trans. R. Soc. Edinb. 59(8): 241-266.
- GRASSÉ, P.-P. (ed.) (1958): Traité de zoologie. Tome XIII: Agnathes et poissons (III). - 1813-2758 S. (Masson, Paris).
- GRAY, J. (1944): Studies of the mechanics of the tetrapod skeleton. - J. exp. Biol. 20: 88-116.
- GRAY, J. (1968): Animal locomotion. - 479 S. (Weidenfeld & Nicolson, London).
- GRAY, J.E. (1856): Observations on living African *Lepidosiren* in the Crystal Palace. - Proc. Zool. Soc. Lond. 1856: 342-346.
- GREENWOOD, P.H. (1986): The natural history of African lungfishes. - J. Morph. Suppl. 1: 163-179.
- GREGORY, W.K. (1911 a): On the limbs of *Eryops* and the origin of limbs from paired fins. - Ann. N.Y. Acad. Sci. 21: 192-193.
- GREGORY, W.K. (1911 b): The limbs of *Eryops* and the origin of paired limbs from fins. - Science 33: 508-509.
- GREGORY, W.K. (1912): Notes on the origin of paired limbs of terrestrial vertebrates. - Ann. N.Y. Acad. Sci. 21: 219-220.
- GREGORY, W.K. (1913): Crossopterygian ancestry of the amphibia. Science 37: 806-808.
- GREGORY, W.K. (1915): Present status of the problem of the origin of the tetrapoda, with special reference to the skull and paired limbs. - Ann. N.Y. Acad. Sci. 26: 317-383.
- GREGORY, W.K. (1935): Further observations on the pectoral girdle and fin of *Sauripterus taylori* Hall a crossopterygian fish from the Upper Devonian of Pennsylvania with special reference to the origin of the pentadactylate extremities of tetrapods. - Proc. Am. Phil. Soc. 75: 673-690.
- GREGORY, W.K. (1937): The bridge-that-walks. The story of nature's most successful design. - Nat. Hist. 39: 33-48.
- GREGORY, W.K. (1946): The roles of motile larvae and fixed adults in the origin of the vertebrates. - Quart. Rev. Biol. 21: 348-364.
- GREGORY, W.K. (1949): The humerus from fish to man. - Amer. Mus. Nov. 1400: 1-54.
- GREGORY, W.K. (1951 a): Evolution emerging. A survey of changing patterns from primate life to man. I. Text. 736 S. (Macmillan, New York).
- GREGORY, W.K. (1951 b): Evolution emerging. A survey of changing patterns from primate life to man. II. Illustrations. - 1013 S. (Macmillan, New York).
- GREGORY, W.K., MINER, R.W. & NOBLE, G.K. (1923): The carpus of *Eryops* and the structure of the primitive chiropterygium. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 48: 279-287.
- GREGORY, W.K. & RAVEN, H.C. (1941): Studies on the origin and early evolution of paired fins and limbs. - Ann. N.Y. Acad. Sci. 42(3): 273-360.
- GRIFFITH, R.W. & THOMSON, K.S. (1973): Observations on a daying coelacanth. - Amer. Zool. 12: 730.
- GROSS, W. (1930): Die Fische des mittleren Old Red Süd-Livlands. - Geol. Palaeont. Abh. N.F. 18(2): 1-36.
- GROSS, W. (1933): Die Fische des baltischen Devons. - Palaeontogr. Abt. A 79: 1-74.
- GROSS, W. (1936): Beiträge zur Osteologie baltischer und rheinischer Devon-Crossopterygier. - Paläont. Z. 18(3/4): 129-155.
- GROSS, W. (1941): Die Fischfaunen des baltischen Devons und ihre biostratigraphische Bedeutung. Korrespondenzbl. Naturf.-Ver. Riga 64: 373-436.
- GROSS, W. (1956): Über die Crossopterygier und Dipnoer aus dem baltischen Oberdevon im Zusammenhang einer vergleichenden Untersuchung des Porenkanalsystems paläozoischer

- Agnathen und Fische. K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. 4(5)(6): 1-140.
- GROSS, W. (1965): *Onychodus jaekeli* GROSS (Crossopterygii, Oberdevon), Bau des Symphysenknochens und seiner Zähne. Senck. leth. 46a: 123-131.
- GRZIMEK, B. (Hrsg.) (1980): Grzimeks Tierleben. 5. Fische 2 & Lurche. - 568 S. (DTV, München).
- GÜNTHER, A. (1871): Description of *Ceratodus*, a genus of ganoid fishes, recently discovered in rivers of Queensland, Australia. - Trans. Zool. Soc. Lond. 161: 511-571.
- GÜNTHER, G. (1976): Die „zweite“ Maschine. S. 91-114 in: GÜNTHER, G.: Beiträge zur Grundlegung einer operationsfähigen Dialektik. I. (Felix Meiner, Hamburg).
- GUIMOND, R.W. & HUTCHISON, V.H. (1973): Aquatic respiration: unusual strategy in the hellbender *Cryptobranchus alleganiensis alleganiensis* (Daudin). - Science 182: 1263-1265.
- GUNTER, G. (1956): Origin of the tetrapod limb. - Science 123: 495-496.
- GUTMANN, M. (1992): Restriktion und Leistung organischer Konstruktionen und das Elend des Funktionalismus. - Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges. 38: 81-97.
- GUTMANN, M. (1993): Der Vergleich als Konstruktion. - Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges. 40: 45-60.
- GUTMANN, M. (1995): Modelle als Mittel wissenschaftlicher Begriffsbildung: Systematische Vorschläge zum Verständnis von Funktion und Struktur. - Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges. 43: 15-38.
- GUTMANN, M. & HERKNER, B. (1992): Konstruktion und Energie oder: Der vermittelte Widerspruch. Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges. 38: 69-79.
- GUTMANN, M. & VOSS, T. (1995): The disappearance of Darwinism - oder: Kritische Aufhebung des Strukturalismus. - Jb. Gesch. Theor. Biol. 2: 195-218.
- GUTMANN, W.F. (1967): Das Dermal skelett der fossilen „Panzerfische“ funktionell und phylogenetisch interpretiert. - Senck. leth. 48: 277-283.
- GUTMANN, W.F. (1968): Die funktionelle Beziehung von Achsen skelett- und Stamm-Muskel-Apparat der fischartigen Vertebraten. - Senck. biol. 49: 265-272.
- GUTMANN, W.F. (1969): Die Entstehung des Vertebraten-Kopfes, ein phylogenetisches Modell. - Senck. biol. 50: 433-471.
- GUTMANN, W.F. (1971): Die Verfestigung des Gefüges und die zunehmend direkte Kraftübertragung im Bewegungsapparat der Cranioten. - Senck. biol. 52: 151-169.
- GUTMANN, W.F. (1972): Die Hydroskelett-Theorie. - Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges. 21: 1-91.
- GUTMANN, W.F. (1975): Das Schuppenhemd der niederen Wirbeltiere und seine mechanische Bedeutung. Natur u. Museum 105(6): 169-185.
- GUTMANN, W.F. (1979): Entwickelt sich ein neues Evolutionsverständnis? Das Analogie-Denken Darwins und die physikalische Evolutionstheorie. - Biol. Rundsch. 17: 84-99.
- GUTMANN, W.F. (1981): Der Eingang essentialistischer Philosophie ins Evolutionsdenken seit DARWIN. - S. 59-95 in: KAISER, P. & PETERS, D.S. (Hrsg.): Evolutionstheorie und ethische Fragestellungen. (Friedrich Pustet, Regensburg).
- GUTMANN, W.F. (1983): Warum mußte die Chorda in der Körpermitte entstehen? - Zool. Jb. Abt. Anat. Ont. 111: 485-500.
- GUTMANN, W.F. & BONIK, K. (1981 a): HENNIGS Theorem und die Strategie des stammesgeschichtlichen Rekonstruierens. Die Agnathen-Gnatostomen-Beziehung als Beispiel. - Paläont. Z. 55(1): 51-70.
- GUTMANN, W.F. & BONIK, K. (1981 b): Kritische Evolutionstheorie. - 227 S. (Gerstenberg, Hildesheim).
- GUTMANN, W.F. & BONIK, K. (1983): Die Entstehung des Dermal skeletts: Biomechanische Grundbedingungen des fossilen Schuppenpanzers. - Senck. leth. 64: 179-197.
- GUTMANN, W.F. & PETERS, D.S. (1973): Das Grundprinzip des wissenschaftlichen Procedere und die Widerlegung der phylogenetisch verbrämten Morphologie. Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges. 24: 7-25.
- GUTMANN, W.F. & PETERS, D.S. (1985): Evolutionary economization of organic constructions. - Konzepte SFB 230 4: 15-26.
- GUTMANN, W.F. & WEINGARTEN, M. (1988): Organismus und Konstruktion. III. Mechanische Arbeit von lebenden Konstruktionen sichert das thermodynamische Nicht-Gleichgewicht. - Natur u. Museum 118(3): 83-92.
- GUTMANN, W.F. & WEINGARTEN, M. (1991): Maschinentheoretische Grundlagen der organischen Konstruktionslehre. Phil. nat. 28: 231-256.
- GUTMANN, W.F. & WEINGARTEN, M. (1992): Gibt es überhaupt eine darwinistische Evolutionstheorie? Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges. 38: 179-184.
- GÉRARD, P. (1931): Les sacs aériens des crossoptérygiens et les poumons des dipneustes. Etudes anatomique et histologique. Arch. Biol. 42: 251-278.
- HADŽI, J. (1963): The evolution of the Metazoa. - 499 S. (Pergamon Press, Oxford).
- HAECKEL, E. (1866 a): Generelle Morphologie der Organismen (Bd. 1). - 574 S. (Reimer, Berlin).
- HAECKEL, E. (1866 b): Generelle Morphologie der Organismen (Bd. 2). - 447 S. (Reimer, Berlin).
- HAECKEL, E. (1889): Natürliche Schöpfungs-Geschichte. (8. Aufl.). 832 S. (Reimer, Berlin).
- HAINES, R.W. (1942): The tetrapod knee joint. - J. Anat. 76: 270-301.
- HAINES, R.W. (1946): A revision of the movements of the forearm in tetrapods. - J. Anat. 80: 1-11.
- HAINES, R.W. (1952): The shoulder joint of lizards and the primitive reptilian shoulder mechanism. - J. Anat. 86: 412-422.
- HALL, B.K. (1991): The evolution of connective and skeletal tissues. - S. 303-311 in: HINCHLIFFE, J.R., HURLE, J.M. & SUMMERBELL, D. (eds.): Developmental patterning of the vertebrate limb. (Plenum Press, New York).
- HALL, B.K. (1994): Homology. The hierarchical basis of comparative biology. - 483 S. (Academic Press, San Diego).
- HALL, J. (1843): Natural history of New York. IV. Geology comprising the survey of the fourth geological district. (Zitiert nach ANDREWS, S.M. 1985).
- HARRIS, V.A. (1960): On the locomotion of the mud-skipper *Periophthalmus koelreuteri* (Pallas): (Gobiidae). Proc. Zool. Soc. Lond. 134: 107-135.
- HASWELL, W.A. (1883): On the structure of the paired fins of *Ceratodus*, with remarks on the general theory of the vertebrate limb. - Proc. Linn. Soc. New South Wales 7: 2-11.
- HEBERER, G. (1959): Die Evolution der Organismen. Ergebnisse und Probleme der Abstammungslehre. (2. Aufl.). 1326 S. (Gustav Fischer, Stuttgart).
- HEBRANK, J.H., HEBRANK, M.R., LONG, J.H. Jr., BLOCK, B.A. & WAINWRIGHT, S.A. (1990): Backbone mechanics of the blue marlin *Makaira nigricans* (Pisces, Istiophoridae). J. exp. Biol. 148: 449-459.
- HECKEL, J. (1845): Bemerkung über *Lepidosiren paradoxa*. Arch. Anat. Physiol. 1845: 534-535.
- HECKEL, J. (1851): Über eine neue Fisch-Spezies aus dem weissen Nil, *Protopterus aethiopicus*. - Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Classe 7: 685-689.
- HEIDTKE, U. (1986): Über Neufunde von *Conchopoma gadiforme* KNER (Dipnoi: Pisces). - Paläont. Z. 60: 299-315.
- HERALD, E.S. (1961): Fische. - 360 S. (Droemersch Verlaganstalt, München).
- HERKNER, B. (1989): Die Entwicklung der saltatorischen Bipedie bei Säugetieren innerhalb der Tetrapoden evolution. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg 111: 1-102.
- HERKNER, B. (1991): Neue Betrachtungen zur Chordaten evolution. - Natur u. Museum 121(7): 193-203.
- HERKNER, B. (1993): Biomechanische Rekonstruktion der Flossen evolution. - Natur u. Museum 123(7): 189-203.
- HERKNER, B. & LÜBBEN, I. (1992): Überlegungen zum Phänomen der „Warmblütigkeit“ und deren evolutionärer Entstehung bei Säugern und Vögeln. Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges. 38: 111-129.
- HERRE, W. (1964): Zum Abstammungsproblem von Amphibien und Tylopoden sowie über Parallelbildungen und zur Polyphyliedfrage. - Anat. Anz. 173: 66-98.

- HERREID, C.F., BRETZ, W.L. & SCHMIDT-NIELSEN, K. (1968): Cutaneous gas exchange in bats. *Amer. J. Physiol.* 215: 506-508.
- HESSE, R. & DOFLEIN, F. (1935): Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet. I. Der Tierkörper als selbständiger Organismus. (2. Aufl.). - S. 878 (Gustav Fischer, Jena).
- HETHERINGTON, T.E. (1992): The effects of body size on the evolution of amphibian middle ear. - S. 421-437 in: WEBSTER, D.B., FAY, R.R. & POPPER, A.N. (eds.): The evolutionary biology of hearing. (Springer-Verlag, New York).
- HIBBERT, S. (1835): On the fresh-water limestone of Burdiehouse in the neighbourhood of Edingburgh, belonging to the Carboniferous group of rocks. With supplementary notes on other fresh-water limestones. - *Trans. R. Soc. Edinb.* 13(1): 169-282.
- HILDEBRAND, M. (1988): Analysis of vertebrate structure. (3rd ed.). 701 S. (John Wiley & Sons, New York).
- HILL, R.W. (1976): Comparative physiology of animals: An environmental approach. - 656 S. (Harper & Row Publ., New York).
- HINCHLIFFE, J.R. (1989): Reconstructing the archetype: Innovation and conservatism in the evolution and development of the pentadactyl limb. - S. 171-189 in: WAKE, D.B. & ROTH, G. (eds.): Complex organisational functions: Integration and evolution in vertebrates. (John Wiley & Sons, Chichester).
- HINCHLIFFE, J.R. (1994): New developmental perspectives on the evolution of the tetrapod limb. *Russ. J. Dev. Biol.* 25(4): 212.
- HINCHLIFFE, J.R. & JOHNSON, D.R. (1980): The development of the vertebrate limb: a approach through experiment, genetics and evolution. - 268 S. (Clarendon Press, Oxford).
- HINCHLIFFE, J.R. & VOROBYEVA, E.I. (1994): Developmental evolutionary approaches to the fin-limb transformation. *J. Morph.* 220: 354.
- HOLLING, E. & KEMPIN, P. (1989): Identität Geist und Maschine. Auf dem Weg zur technologischen Zivilisation. 214 S. (Rowohlt, Hamburg).
- HOLMAN, J.A. (1969): Predation and the origin of tetrapods. - *Science* 164: 588.
- HOLMGREN, N. (1933): On the origin of the tetrapod limb. *Acta Zool.* 14: 185-295.
- HOLMGREN, N. (1939): Contribution to the question of the origin of the tetrapod limb. - *Acta Zool.* 20: 89-124.
- HOLMGREN, N. (1949 a): Contribution to the question of the origin of tetrapods. - *Acta Zool.* 30: 459-484.
- HOLMGREN, N. (1949 b): On the tetrapod limb problem again. *Acta Zool.* 30: 485-508.
- HOPLEY, C.C. (1891): Observations on a remarkable development in the mudfish. - *Amer. Nat.* 25: 487-489.
- HOWELL, A.B. (1935): The primitive carpus. - *J. Morph.* 57: 105-112.
- HOWELL, A.B. (1944): Speed in animals, their specialisation for running and leaping. 270 S. (Faksimile 1965, Hafner Publ., New York).
- HOWES, G.B. (1887): On the skeleton and paired fins of *Ceratodus*. - *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1887: 2-26.
- HUBBS, C.L. (1933): Nature's own seaplanes. - *Ann. Rep. Smithsonian Inst.* 1933: 333-384.
- HUGHES, G.M. (1966): Species variation in gas exchange. - *Proc. R. Soc. Med.* 59: 494-500.
- HUGHES, G.M. & ITAZAWA, Y. (1972): The effect of temperature on the respiratory function of coelacanth blood. *Experientia* 28: 1247.
- HULTKRANTZ, J.W. (1897): Das Ellbogengelenk und seine Mechanik. 151 S. (Gustav Fischer, Jena).
- HUMPHRY, G.M. (1872 a): The muscles of *Ceratodus*. - *J. Anat. Physiol.*, Lond. 6: 279-287.
- HUMPHRY, G.M. (1872 b): The muscles of *Lepidosiren annectens* with the cranial nerves. - *J. Anat. Physiol.*, Lond. 6: 253-270.
- HUSSAKOF, L. (1908): Catalogue of types and figured specimens of fossil vertebrates in the American Museum of Natural History. I. Fishes. - *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 25(1): 1-103.
- HUTCHISON, V.H., WHITFORD, W.G. & KOHL, M.A. (1968): The relation of body size and surface area to gas exchange in anurans. - *Physiol. Zool.* 41: 65-85.
- HUXLEY, T.H. (1859): in: ANDERSON, J.: Dura Den. A monograph of the yellow sandstone, and its remarkable fossil remains. (Thomas Constable, Edinburgh).
- HUXLEY, T.H. (1861): Preliminary essay upon the systematic arrangement of the fishes of the Devonian epoch. *Mem. Geol. Surv. U.K.*, Dec. 10: 1-40.
- HUXLEY, T.H. (1876): Contributions to morphology. Ichthyopsida. No. 1. On *Ceratodus forsteri*, with observations on the classification of fishes. - *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1876: 24-59.
- HYRTL, C.J. (1845): *Lepidosiren paradoxa*. Monographie. - *Abh. K. Böhm. Ges.*, Prag (5/3): 605-668.
- IDYLL, C.P. (1969): New Florida resident, the walking catfish. - *Nat. Geogr.* 135(6): 846-851.
- ILLIDGE, T. (1893): On *Ceratodus forsteri*. - *Proc. R. Soc. Queensl.* 10: 40-44.
- INGER, R.F. (1957): Ecological aspects of the origin of tetrapods. *Evolution* 11: 373-376.
- JACKSON, D.C. (1987): How do amphibians breathe both water and air? - S. 49-58 in: DEJOUR, P., BOLIS, L., TAYLOR, C.R. & WEBER, E.R. (eds.): Comparative physiology: Life in water and on Land. (Liviana Press, Padova).
- JAEKEL, O. (1927): Der Kopf der Wirbeltiere. - *Erg. Anat. Entwicklungsgesch.* 27: 815-974.
- JANICH, P. (Hrsg.) (1984): Methodische Philosophie. Beiträge zum Begründungsproblem der exakten Wissenschaften in Auseinandersetzung mit Hugo Dingler. 127 S. (B.J.-Wissenschaftsverlag, Zürich).
- JANICH, P. (1987): Evolution der Erkenntnis oder Erkenntnis der Evolution? S. 210-226 in: LÜTTERFELDS, W. (Hrsg.): Transzendente oder evolutionäre Erkenntnistheorie? (Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt).
- JANICH, P. (1989): Euklids Erbe. Ist der Raum dreidimensional? - 246 S. (C.H. Beck, München).
- JANICH, P. (1992 a): Grenzen der Naturwissenschaften. - 241 S. (C.H. Beck, München).
- JANICH, P. (Hrsg.) (1992 b): Entwicklungen der methodischen Philosophie. - 333 S. (Suhrkamp, Frankfurt/M.).
- JANICH, P. (1992 c): Die technische Erzwingbarkeit der Euklidizität. - S. 68-84 in: JANICH, P. (Hrsg.): Entwicklungen der methodischen Philosophie. (Suhrkamp, Frankfurt/M.).
- JANVIER, P. (1980): Osteolepid remains from the Devonian of the Middle East with particular reference to the endoskeletal shoulder girdle. - S. 223-254 in: PANCHEN, A.L. (ed.): The terrestrial environment and the origin of land vertebrates. (Academic Press, London).
- JANVIER, P. (1986): Les nouvelles conceptions de la phylogénie et de la classification des "agnates" et des sarcoptérygiens. - *Océanis* 12(3): 123-138.
- JANVIER, P. (1995): Conodonts join the club. - *Nature* 374: 761-762.
- JANVIER, P., LETHIERS, F., MONOD, O. & BALKAS, Ö. (1984): Discovery of a vertebrate fauna at the Devonian-Carboniferous boundary in SE Turkey (Hakkari Province). *J. Petr. Geol.* 7(2): 147-168.
- JANVIER, P., TERMIER, G. & TERMIER, H. (1979): The osteolepiform rhipidistian fish *Megalichthys* in the Lower Carboniferous of Morocco, with remarks on the paleobiogeography of the Upper Devonian and Permo-Carboniferous osteolepids. - *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.* 1979: 7-14.
- JARVIK, E. (1937): On the species of *Eusthenopteron* found in Russia and the Baltic States. - *Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala* 27: 63-127.
- JARVIK, E. (1942): On the structure of the snout of crossopterygians and lower gnathostomes in general. *Zool. Bidr.*, Uppsala 21: 235-675.
- JARVIK, E. (1944): On the exoskeletal shoulder-girdle of telostomian fishes, with special reference to *Eusthenopteron foordi* WHITEAVES. *K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl.* (3)21(7): 1-32.
- JARVIK, E. (1948): On the morphology and taxonomy of the Middle Devonian osteolepid fishes of Scotland. *K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl.* 25(1): 1-301.

- JARVIK, E. (1950 a): Middle Devonian vertebrates from Canning Land and Wegeners Halvö (East Greenland). 2. Crossopterygii. - Meddr. Grønland, 96(4): 1-132.
- JARVIK, E. (1950 b): Note on Middle Devonian crossopterygians from the eastern part of Gaus Halvö, East Greenland. Meddr. Grønland 149: 1-20.
- JARVIK, E. (1950 c): On some osteolepiform crossopterygians from the Upper Old Red Sandstone of Scotland. - K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. (4)2(2): 1-35.
- JARVIK, E. (1950 d): On the Middle Devonian Crossopterygians from the Hornelen Field in Western Norway. Univ. Bergen Årbok, Naturv. rekke 1948(8): 1-48.
- JARVIK, E. (1952): On the fish-like tail in the ichthyostegid stegocephalians with descriptions of a new stegocephalian and a new crossopterygian from the Upper Devonian of East Greenland. - Meddr. Grønland 114(12): 1-90.
- JARVIK, E. (1955 a): Ichthyostegalia. - S. 53-66 in: PRIVETEAU, J. (ed.): Traité de Paléontologie. V. (Masson, Paris).
- JARVIK, E. (1955 b): The oldest tetrapods and their forerunners. Scient. Month., N.Y. 80: 141-154.
- JARVIK, E. (1959): Dermal fin-rays and Holmgren's principle of delamination. - K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. 6(1): 1-51.
- JARVIK, E. (1960): Théories de l'évolution des vertébrés. Reconsidérées à la lumière des récentes découvertes sur les vertébrés inférieurs. - 104 S. (Masson, Paris).
- JARVIK, E. (1962): Les Porolepiformes et l'origine des Urodèles. Coll. Int. C.N.R.S. 104: 87-104.
- JARVIK, E. (1963): The composition of the intermandibular division of the head in fish and tetrapods and the diphyletic origin of the tongue. K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. (4)9(1): 1-74.
- JARVIK, E. (1964): Specializations in early vertebrates. - Ann. Soc. R. Zool. Belg. 94: 1-95.
- JARVIK, E. (1965 a): On the origin of girdles and paired fins. - Israel J. Zool. 14: 141-172.
- JARVIK, E. (1965 b): Die Raspelzunge der Cyclostomen und die pentadactyle Extremität der Tetrapoden als Beweise für monophyletische Herkunft. - Zool. Anz. 175: 99-143.
- JARVIK, E. (1972): Middle and Upper Devonian porolepiformes from East Greenland with special reference to *Glyptolepis groenlandica* n. sp.. - Meddr. Grønland 187(2): 1-307.
- JARVIK, E. (1980 a): Basic structure and evolution of vertebrates (I). - 575 S. (Academic Press, London).
- JARVIK, E. (1980 b): Basic structure and evolution of vertebrates (II). - 337 S. (Academic Press, London).
- JARVIK, E. (1985): Devonian osteolepiform fishes from East Greenland. - Meddr. Grønland, Geosci. 13: 1-52.
- JARVIK, E. (1986): The origin of the amphibia. - S. 1-24 in: ROČEK, Z. (ed.): Studies in herpetology. (Charles University, Prague).
- JARVIK, E. (1996 a): The Devonian tetrapod *Ichthyostega*. - Fossils & Strata 40: 1-213.
- JARVIK, E. (1996 b): The evolutionary importance of *Eusthenopteron foordi* (Osteolepiformes). - S. 285-315 in: SCHULTZE, H.P. & CLOUTIER, R. (eds.): Devonian fishes and plants of Miguasha, Quebec, Canada. (Pfeil, München).
- JAYNE, B.C. (1988 a): Muscular mechanics of snake locomotion: an electromyographic study of lateral undulation of the Florida banded snake (*Nerodia fasciata*) and the yellow rat snake (*Elaphe obsoleta*). - J. Morph. 197: 159-181.
- JAYNE, B.C. (1988 b): Muscular mechanics of snake locomotion: an electromyographic study of the sidewinding and concertina modes of *Crotalus cerastes*, *Nerodia fasciata* and *Elaphe obsoleta*. - J. exp. Biol. 140: 1-33.
- JEFFERIES, R.P.S. (1967): Some fossil chordates with echinoderm affinities. - Symp. Zool. Soc. Lond. 20: 163-208.
- JEFFERIES, R.P.S. (1968): The Subphylum Calcichordata (Jefferies 1967) - primitive fossil chordates with echinoderm affinities. - Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.) 16: 243-339.
- JEFFERIES, R.P.S. (1971): Some comments on the origin of chordates. - J. Paleont. 45: 910-912.
- JEFFERIES, R.P.S. (1975): Fossil evidence concerning the origin of the chordates. S. 253-318 in: BARRINGTON, E.J.W. & JEFFERIES, R.P.S. (eds.): Protochordates. (Academic Press, London).
- JENKINS, F.A., Jr. (1971): Limb posture and locomotion in the Virginia opossum (*Didelphis marsupialis*) and in other non-cursorial mammals. - J. Zool., Lond. 165: 303-315.
- JENKINS, F.A., Jr. & GOSLOW, G.E., JR. (1983): The functional anatomy of the shoulder of the savannah monitor lizard (*Varanus exanthematicus*). - J. Morph. 175: 195-216.
- JESSEN, H.L. (1966 a): Struniiformes. - S. 387-398 in: PRIVETEAU, J. (ed.): Traité de paléontologie. IV(3). (Masson, Paris).
- JESSEN, H.L. (1966 b): Die Crossopterygier des Oberrhen Plattenkalkes (Devon) der Bergisch-Gladbach-Pfaffrather Mulde (Rheinisches Schiefergebirge) unter Berücksichtigung von amerikanischem und europäischem *Onychodus*-Material. Ark. Zool. 18(14): 305-340.
- JESSEN, H.L. (1967): The position of the struniiforms *Strunius* and *Onychodus* among the crossopterygii. - Coll. Int. C.N.R.S. 163: 173-180.
- JESSEN, H.L. (1973): Weitere Fischreste aus dem Oberrhen Plattenkalk der Bergisch-Gladbach-Pfaffrather Mulde (Oberdevon, Rheinisches Schiefergebirge). Palaeontogr. Abt. A 143: 159-187.
- JESSEN, H.L. (1975): A new choanate fish, *Powichthys thorsteinssoni* n.g., n.sp., from the early Lower Devonian of the Canadian Arctic Archipelago. - Coll. Int. C.N.R.S. 218: 213-222.
- JESSEN, H.L. (1980): Lower Devonian porolepiforms from the Canadian Arctic with special reference to *Powichthys thorsteinssoni* JESSEN. - Palaeontogr. Abt. A 167: 180-214.
- JOHANSEN, K. (1970): Air breathing in fishes. - S. 361-411 in: HOAR, W.S. & RANDALL, D.J. (eds.): Fish physiology. IV. The nervous system, circulation, and respiration. (Academic Press, New York).
- JOHANSEN, K. & LENFANT, C. (1967): Respiratory function in the South American lungfish, *Lepidosiren paradoxa* (Fitz.). - J. exp. Biol. 46: 205-218.
- JOHANSEN, K. & LENFANT, C. (1968): Respiration in the African lungfish *Protopterus aethiopicus*. II. Control of breathing. - J. exp. Biol. 49: 453-468.
- JOHANSEN, K., LENFANT, C. & GRIGG, G.C. (1967): Respiratory control in the lungfish *Neoceratodus forsteri* (KREFFT). - Comp. Biochem. Physiol. 20: 835-854.
- JOHANSEN, K., LENFANT, C. & HANSON, D. (1968 a): Cardiovascular dynamics in the lungfishes. - Z. vergl. Physiol. 59: 157-186.
- JOHANSEN, K., LENFANT, C., SCHMIDT-NIELSEN, K. & PETERSEN, J.A. (1968 b): Gas exchange and control of breathing in the electric eel, *Electrophorus electricus*. - Z. vergl. Physiol. 61: 137-163.
- JOHNELS, A.G. (1957): The mode of terrestrial locomotion in *Clarias*. - Oikos 8(11): 122-129.
- JOHNELS, A.G. & SVENSSON, S.O. (1954): On the biology of *Protopterus annectens* (OWEN). - Ark. Zool. 7(7): 131-164.
- JOHANSON, D. & EDEY, M. (1984): Lucy. Die Anfänge der Menschheit. - 492 S. (Ullstein, Frankfurt/M.).
- JOHANSON, Z. & AHLBERG, P.E. (1997): A new tristichopterid (Osteolepiformes: Sarcopterygii) from Mandagery Sandstone (Late Devonian, Famennian) near Canowindra, NSW, Australia. Trans. R. Soc. Edinb., Earth Sci. 88: 39-68.
- JOLLIE, M. (1973): The origin of the chordates. - Acta Zool. 54: 81-100.
- JOLLIE, M.T. (1977): Segmentation of the vertebrate head. Amer. Zool. 17: 323-333.
- JUNQUEIRA, L.C. & CARNEIRO, J. (1996): Histologie. Zytologie. Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen. (4. Aufl.). - 758 S. (Springer-Verlag, Berlin).
- KÄLIN, J.A. (1938): Die paarigen Extremitäten der Fische (Pterygia). - S. 1-70 in: BOLK, L., GÖPPERT, E., KALLIUS, E. & LUBOSCH, W. (Hrsg.): Handbuch der Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere V. (Urban & Schwarzenberg, Berlin).
- KAISER, U.-T. & SCHILLING, C. (1990): Zur Problemgeschichte der Schädelmorphologie einige wissenschaftstheoretische Aspekte. - Anat. Anz. 170: 323-328.

- KAMBARTEL, F. & MITTELSTRASS, J. (Hrsg.) (1973): Zum normativen Fundament der Wissenschaft. 330 S. (Athenäum, Frankfurt/M.).
- KEENLEYSIDE, H.A. (1979): Diversity and adaptation in fish behavior. - 208 S. (Springer-Verlag, Berlin).
- KEMP, A. (1986): The biology of the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri* (Kreft 1870). - J. Morph. Suppl. 1: 181-198.
- KEMP, T.S. (1978): Stance and gait in hindlimb of a theropcephalian mammal-like reptile. - J. Zool., Lond. 186: 143-161.
- KEMP, T.S. (1985): A functional interpretation of the transition from primitive tetrapod to mammalian locomotion. Konzepte SFB 230 4: 181-191.
- KENT, G.C. (1983): Comparative anatomy of the vertebrates. (5th ed.). - 604 S. (Mosby, St. Louis).
- KER, R.F. (1981): Dynamic tensile properties of the plantaris tendon of sheep (*Ovis aries*). - J. exp. Biol. 93: 283-302.
- KERR, J.G. (1899): Note on hypotheses as to the origin of the paired limbs of vertebrates. - Proc. Cambridge Phil. Soc. 10: 227-235.
- KERR, J.G. (1932): Archaic fishes - *Lepidosiren*, *Protopterus*, *Polyp-terus* - and their bearing upon problems of vertebrate morphology. - Jen. Z. Naturw. 67: 419-433.
- KESSEL, M. (1993): *Hox* genes, fin folds and symmetry. - Nature 364: 197.
- KESTEVEN, H.L. (1931 a): The evolution of the Anamniota. Rec. Austr. Mus. 18: 167-200.
- KESTEVEN, H.L. (1931 b): Contributions to the cranial osteology of the fishes. VII. The Skull of *Neoceratodus forsteri*: a study in phylogeny. - Rec. Austr. Mus. 18: 236-265.
- KESTEVEN, H.L. (1950): The origin of tetrapods. Proc. Zool. Soc. Victoria new ser. 59(2): 93-138.
- KLER, J. (1924): The Downtonian fauna of Norway. I. Anaspid. Skr. Vidensk.-Selsk. Kristiania, I. Mat.-Nat. Kl. 1(6): 1-139.
- KLAATSCH, H. (1896): Die Brustflosse der Crossopterygier. Ein Beitrag zur Anwendung der Archipterygium-Theorie auf die Gliedmassen der Landwirbeltiere. Festschrift Gegenbaur Bd. 1: 259-391.
- KLAUSEWITZ, W. (1960): Fliegende Tiere des Wassers. - S. 145-158 in: SCHMIDT, H.: Der Flug der Tiere. (Waldemar Kramer, Frankfurt/M.).
- KLAUSEWITZ, W. (1967): Über einige Bewegungsweisen der Schlammspringer (*Periophthalmus*). Natur u. Museum 97(6): 211-222.
- KLEIN, v. (1864): Beiträge zur Anatomie der *Lepidosiren annectens*. - Jh. Ver. vaterl. Nat. Württemb. 20: 134-144.
- KLEMBARA, J. (1991): Nové poznatky o najstarších štvornôžoch. Vesmír 70: 88-91.
- KNER, R. (1868): Über *Conchopoma gadiforme* nov. gen. et spec. und *Acanthodes* aus dem Rothligenden (der unteren Dyas) von Lebach bei Saarbrücken in Rheinpreussen. Sitzungsber. Math.-Naturw. Cl. K. Akad. Wiss., Wien, Abt. I 52(4): 278-305.
- KRAM, R. & TAYLOR, R. (1990): Energetics of running: a new perspective. - Nature 346: 265-267.
- KRAPP, F. (1981): Panzerwangen, Flughähne und Flügelgroßfische. S. 50-71 in: GRZIMEK, B. (Hrsg.): Grzimeks Tierleben. 5. Fische 2/Lurche. (DTV, München).
- KRAUSS, F. (1864): Ueber einen lebendigen Lungenfisch (*Lepidosiren annectens* Owen). - Jh. Ver. vaterl. Nat. Württemb. 20: 126-133.
- KREFFT, G. (1870): Description of a gigantic amphibian allied to the genus *Lepidosiren* from the Wide-Bay district Queensland. - Proc. Zool. Soc. Lond. 16: 221-224.
- KRIDLO, S. (1987): Formative Einflüsse der Hohlraumssysteme in der Schädelentwicklung der Säugetiere demonstriert am Beispiel von Mäuseembryonen. 170 S. (Diplomarbeit Fachb. Biol. Univ. Frankfurt/M.).
- KRIDLO, S. (1989): Die Bedeutung der Kopfgorgane für die Formentwicklung des Bindegewebes in der Schädelontogenese der Säugetiere. - S. 85-96 in: EDLINGER, K. (Hrsg.): Form und Funktion. Ihre stammesgeschichtlichen Grundlagen. (WUV-Universitätsverlag, Wien).
- KRSTIĆ, R.V. (1985): General histology of the mammal. 404 S. (Springer-Verlag, Berlin).
- KRUPINA, N.I. (1987): Novaja dvojakodyšačaja ryba iz verchnego devona Tul'skoj oblasti (Ein neuer Lungenfisch aus dem Oberdevon der Tula-Region). Paleont. Žurn. (Palaeont J.) 1987(3): 40-47.
- KRYŽANOWSKY, S. (1927): Die Entwicklung der paarigen Flossen bei *Acipenser*, *Amia* und *Lepidosteus*. - Acta Zool. 8: 277-352.
- KÜHN, A. (1950): Anton Dohrn und die Biologie seiner Zeit. - Publ. Staz. Zool. Napoli 22 (Suppl.): 1-205.
- KUHN, T.S. (1962): The structure of scientific revolutions. (University of Chicago Press, Chicago).
- KULL, U. (1992): Erkenntnisleistung und Evolutionsprozeß. Konzepte SFB 230 39: 59-66.
- KUMMER, B. (1959): Bauprinzipien des Säugerskeletes. 235 S. (Thieme, Stuttgart).
- KUMMER, B. (1975): Biomechanik fossiler und rezenter Wirbeltiere. - Natur u. Museum 105(5): 156-167.
- KUMMER, B. (1977): Biomechanics of the mammalian skeleton. Problems of static stress. - Fortschr. Zool. 24: 57-73.
- KUMMER, B. (1985): Allgemeine Gelenklehre, Arthrologie. - S. 221-236 in: STAUBESAND, J. (Hrsg.): Benninghoff. Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Menschen. I. Cytologie, Histologie, allgemeine Anatomie und Anatomie des Bewegungsapparates. (Urban & Schwarzenberg, München).
- LAERM, J. (1976): The development, function, and design of amphicoelous vertebrae in teleost fishes. Zool. J. Linn. Soc. 58: 237-254.
- LADIGES, W. (1980): Knochenzüngler und Nielhechte. S. 206-216 in: GRZIMEK, B. (Hrsg.): Grzimeks Tierleben. 4. Fische 1. (DTV, München).
- LAMARCK, J.B. de (1809): Philosophie Zoologique, ou exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux (I + II). (Muséum d'Histoire Naturelle, Paris).
- LAND, M.F. (1987): Vision in air and water. - S. 289-301 in: DEJOUR, P., BOLIS, L., TAYLOR, C.R. & WEIBEL, E.R. (eds.): Comparative physiology: life in water and on land. (Liviana Press, Padova).
- LANDSMEER, J.M.F. (1981): Digital morphology in *Varanus* and *Iguana*. - J. Morph. 168: 289-295.
- LANDSMEER, J.M.F. (1983): The mechanism of forearm rotation in *Varanus exanthematicus*. - J. Morph. 175: 119-130.
- LANKESTER, E.R. (1898): On the *Lepidosiren* of Paraguay, and on the external characters of *Lepidosiren* and *Protopterus*. Trans. Zool. Soc. Lond. 14: 11-24.
- LAUDER, G.V. (1980 a): Evolution of the feeding mechanism in primitive actinopterygian fishes: a functional anatomical analysis of *Polypterus*, *Lepisosteus*, and *Amia*. - J. Morph. 163: 283-317.
- LAUDER, G.V. (1980 b): The role of the hyoid apparatus in the feeding mechanism of the coelacanth *Latimeria chalumnae*. Copeia 1980(1): 1-9.
- LAUDER, G.V. & NORTON, S.F. (1980): Asymmetrical muscle activity during feeding in the gar, *Lepisosteus oculatus*. J. exp. Biol. 84: 17-32.
- LAWSON, R. (1979): The comparative anatomy of the circulatory system. - S. 448 in: WAKE, M.H. (ed.): Hyman's comparative vertebrate anatomy. (3rd ed.). (The University of Chicago Press, Chicago).
- LEBEDEV, O.A. (1983): Nabaja kisteperaja ryba s territorii central'nogo deboskogo polja. (Ein neuer Quastenflosser aus dem Mitteldevon). Paleont. Žurn. (Palaeont J.) 1983(4): 68-75.
- LEBEDEV, O.A. (1984): Pervaja nachodka devonskoga četveronogogo pozvonocnogo v SSSR. (Erster Fund eines devonischen Tetrapoden in der UdSSR). - Dokl. Akad. Nauk SSSR, Paleont. 278(6): 1470-1473.
- LEBEDEV, O.A. (1985): Pervye četveronogie: poiski i nachodki (Die ersten Vierfüßer: Nachforschungen und Funde). - Priroda 11: 26-36.
- LEBEDEV, O.A. (1990): *Tulerpeton*, l'animal à six doigts. La Recherche 225: 1274-1275.

- LEBEDEV, O.A. & CLACK, J.A. (1993): Upper Devonian tetrapods from Andreyevka, Tula Region, Russia. *Palaeont.* 36(3): 721-734.
- LEBEDEV, O.A. & COATES, M.I. (1995): The postcranial skeleton of the Devonian tetrapod *Tulerpeton curtum* Lebedev. - *Zool. J. Linn. Soc.* 114: 307-348.
- LEHMAN, J.-P. (1952): Etude complémentaire des poissons de l'Eotrias de Madagascar. - *K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl.* (4)2(6): 1-201.
- LEHMAN, J.-P. (1955): Les dipneustes du Dévonien supérieur du Groenland. - *C.R. Acad. Sci.* 240: 995-997.
- LEHMAN, J.-P. (1959): Les dipneustes du Dévonien supérieur du Groenland. - *Meddr. Grønland* 160(4): 1-57.
- LEHMAN, J.-P. (1966): Dipnoi et Crossopterygii. - S. 243-387, 398-412 in: PIVETEAU, J. (ed.): *Traité de paléontologie.* IV(3). (Masson, Paris).
- LEHMAN, J.-P. (1968): Remarques concernant la phylogénie des amphibiens. - S. 307-315 in: ØRVIG, T. (ed.): *Current problems of lower vertebrate phylogeny.* (Almqvist & Wiksell, Stockholm).
- LEHMAN, J.-P., CHATEAU, C., LAURAIN, M. & NAUCHE, M. (1959): Paléontologie de Madagascar. XXVIII. Les Poissons de la Sakamena Moyenne. - *Ann. Paléont.* 45: 177-219.
- LEHMANN, W. & WESTOLL, T.S. (1952): A primitive dipnoan fish from the Lower Devonian of Germany. - *Proc. R. Soc. Edinb.* (B) 140: 403-421.
- LENFANT, C. & JOHANSEN, K. (1972): Gas exchange in gill, skin and lung breathing. - *Resp. Physiol.* 14: 211-218.
- LENFANT, C., JOHANSEN, K. & GRIGG, G.C. (1967): Respiratory properties of blood and pattern of gas exchange in the lungfish *Neoceratodus forsteri* (Kreffit). - *Resp. Physiol.* 2: 1-21.
- LEONARDI, G. (1983): *Notopus petri* nov. gen., nov. sp.: une empreinte d'amphibien du Dévonien au Paraná (Brésil). *Geobios* 16(2): 233-239.
- LIEM, K.F. (1984): The muscular basis of aquatic and aerial ventilation in the air-breathing teleost fish *Channa*. *J. exp. Biol.* 113: 1-18.
- LIEM, K.F. (1985): Ventilation. - S. 185-209 in: HILDEBRAND, M., BRAMBLE, D., LIEM, K.F. & WAKE, D.B.: *Functional vertebrate morphology.* (Belknap Press, Cambridge/Massachusetts).
- LIEM, K.F. (1988): Form and function of lungs: the evolution of air breathing mechanisms. - *Amer. Zool.* 28: 739-759.
- LINDSEY, C.C. (1978): Form, function, and locomotory habits in fish. - S. 1-100 in: HOAR, W.S. & RANDALL, D.J. (eds.): *Fish physiology.* VII. Locomotion. (Academic Press, New York).
- LITTLE, C. (1983): The colonisation of land. Origins and adaptations of terrestrial animals. - 290 S. (Cambridge University Press, Cambridge).
- LITTLE, C. (1990): The terrestrial invasion. An ecophysiological approach to the origins of land animals. 304 S. (Cambridge University Press, Cambridge).
- LOCKET, N.A. (1980): Some advances in coelacanth biology. *Proc. R. Soc. Lond. B* 208: 265-307.
- LOCKET, N.A. & GRIFFITH, R.W. (1972): Observation on a living Coelacanth. - *Nature* 237: 175.
- LOMBARD, R.E. & BOLT, J.R. (1979): Evolution of the tetrapod ear: an analysis and reinterpretation. - *Biol. J. Linn. Soc.* 11: 19-76.
- LOMBARD, R.E. & BOLT, J.R. (1988): Evolution of the stapes in Paleozoic tetrapods. Conservative and radical hypotheses. - S. 37-67 in: FRITZSCH, B., RYAN, M.J., WILCZYNSKY, W., HETHERINGTON, T.E. & WALKOWIAK, W. (eds.): *The evolution of the amphibian auditory system.* (Wiley & Sons, New York).
- LOMBARD, R.E. & SUMIDA, S.S. (1992): Recent progress in understanding early tetrapods. - *Amer. Zool.* 32: 609-622.
- LONG, J.A. (1985 a): The structure and relationships of a new osteolepiform fish from the late Devonian of Victoria, Australia. *Alcheringa* 9(1): 1-22.
- LONG, J.A. (1985 b): A new osteolepid fish from the Upper Devonian Gogo Formation, Western Australia. *Rec. West. Austr. Mus.* 12(3): 361-377.
- LONG, J.A. (1985 c): New information on the head and shoulder girdle of *Canowindra grossi* THOMSON, from the late Devonian Mandagery Sandstone, New South Wales. - *Rec. Austr. Mus.* 37(2): 91-9.
- LONG, J.A. (1987): An unusual osteolepiform fish from the late Devonian of Victoria, Australia. - *Palaeont.* 30(4): 839-852.
- LONG, J.A. (1989): A new rhizodontiform fish from the early Carboniferous of Victoria, Australia, with remarks on the phylogenetic position of the group. - *J. Vert. Paleont.* 9(1): 1-17.
- LONG, J.A. (1990): Heterochrony and the origin of tetrapods. *Lethaia* 23: 157-166.
- LONG, J.A. (1993): Cranial ribs in Devonian lungfishes and the origin of dipnoan air-breathing. *Mem. Ass. Austr. Palaeont.* 15: 197-209.
- LONG, J.A. (1995): The rise of fishes. 500 million years of evolution. - 223 S. (Johns Hopkins University Press, Baltimore).
- LONG, J.H. Jr. (1992): Stiffness and damping forces in the intervertebral joints of blue marlin (*Makaira nigricans*). - *J. exp. Biol.* 162: 131-155.
- LORENZ, K. (1941): Kants Lehre vom Apriorischen im Lichte gegenwärtiger Biologie. - *Bl. Deut. Phil.* 15: 94-125.
- LORENZ, K. (1959): Gestaltwahrnehmung als Quelle wissenschaftlicher Erkenntnis. - *Z. exp. angew. Psychol.* 6: 118-165.
- LORENZ, K. (1973): Vom Weltbild des Verhaltensforschers. (6. Aufl.). - 155 S. (DTV, München).
- LORENZ, K. & WUKETITS, F.M. (Hrsg.) (1984): *Die Evolution des Denkens.* (2. Aufl.). - 394 S. (Piper, München).
- LORENZEN, P. (1987): *Lehrbuch der konstruktiven Wissenschaftstheorie.* - 331 S. (BI-Wissenschaftsverlag, Mannheim).
- LUBOSCH, W. (1910): *Bau und Entstehung der Wirbeltiergelenke.* 350 S. (Gustav Fischer, Jena).
- LÜLING, K.H. (1961): Untersuchungen an Lungenfischen, insbesondere an afrikanischen Protopteriden. - *Bonner zool. Beitr.* 12: 87-112.
- LÜLING, K.H. (1979): Die Lungenfische und der Südamerikanische Kurzschnanzal (Dipnoidea-Synbranchidae). 88 S. (A. Ziemsen, Wittenberg).
- LULL, R.S. (1918): The pulse of life. - S. 109-146 in: BARRELL, J., SCHUCHERT, C., WOODRUFF, L.L., LULL, R.S. & HUNTINGTON, E. (eds.): *The evolution of the earth and its inhabitants.* (Yale University Press, New Haven).
- LUND, R. (1970): Fossil fishes from Southwestern Pennsylvania. I. Fishes from the Duquesne Limestone (Conemaugh, Pennsylvanian). - *Ann. Carnegie Mus.* 41(8): 231-261.
- LUND, R. & LUND, W. (1984): New genera and species of coelacanth from the Bear Gulch Limestone (Lower Carboniferous) of Montana (U.S.A.). - *Geobios* 17(2): 237-244.
- MACCABE, J.A., SAUNDERS, J.W., Jr. & PICKETT, M. (1973): The control of the anteroposterior and dorsoventral axes in embryonic chick limbs constructed of dissociated and reaggregated limb-bud mesoderm. - *Developm. Biol.* 31: 323-335.
- MACHO, T.H. (1987): Implikationen des Paradigmas der „Selbstorganisation“ für die Kritik der „Evolutionären Erkenntnistheorie“ am transzendentalen Apriori. - S. 180-197 in: LÜTTERFELDS, W. (Hrsg.): *Transzendente oder evolutionäre Erkenntnistheorie?* (Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt).
- MADERSON, P.F. (1967): A comment on the evolutionary origin of vertebrate appendages. - *Amer. Nat.* 101: 71-78.
- MAGNUS, D.B.E. (1963): *Alticus saliens*, ein amphibisch lebender Fisch. - *Natur u. Museum* 93(4): 128-132.
- MAISEY, J.G. (1986 a): Coelacanth from the Lower Cretaceous of Brazil. - *Amer. Mus. Nov.* 2866: 1-30.
- MAISEY, J.G. (1986 b): Heads and tails: a chordate phylogeny. - *Cladistics* 2(3): 201-236.
- MAISEY, J.G. (1991 a): *Axelrodichthys* Maisey, 1986 - S. 303-315 in: MAISEY, J.G. (ed.): *Santana fossils: An illustrated atlas.* (T.F.H. Publ., Neptune City).
- MAISEY, J.G. (1991 b): *Mawsonia* Woodward, 1907. - S. 316-323 in: MAISEY, J.G. (ed.): *Santana fossils: An illustrated atlas.* (T.F.H. Publ., Neptune City).

- MALVIN, G.M. (1994): Cardiovascular regulation of cutaneous gas exchange. - S. 147-167 in: HEATWOLE, H. & BARTHALMUS, T. (eds.): Amphibian biology. 1. The integument. (Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton).
- MANTELL, G. (1822): The fossils of the South Downs or illustrations of the geology of Sussex. - 327 S. (Lupton Relfe, London).
- MAREY, E.J. (1873): La machine animale. Locomotion terrestre et aérienne. - (Baillière, Paris).
- MAREY, E.J. (1895): Movement. 323 S. (Reprinted 1972 by Arno Press & The New York Times, New York).
- MARGULIS, L. (1990): Kingdom animalia: the zoological malaise from a microbial perspective. - Amer. Zool. 30: 861-875.
- MARSHALL, C.R. (1986): A list of fossil and extant dipnoans. J. Morph. Suppl. 1: 15-23.
- MARSHALL, C. & SCHULTZE, H.-P. (1992): Relative importance of molecular, neontological, and paleontological data in understanding the biology of the vertebrate invasion of land. - J. Mol. Evol. 35: 93-101.
- MARSHALL, N.B. (1971): Das Leben der Fische I. 383 S. (Edition Rencontre, Lausanne).
- MARTILL, D.M. (1993): Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil. - 159 S. (The Palaeontological Association, London).
- MAURER, F. (1913): Die ventrale Rumpfmuskulatur der Fische (Seelachier, Ganoiden, Teleostier, Crossopterygier, Dipnoer). Jen. Z. 49: 1-118.
- MAWSON, J. & WOODWARD, A.S. (1907): On the Cretaceous formation of Bahia (Brazil), and on vertebrate fossils collected therein. II. The vertebrate fossils. - Q. J. Geol. Soc. Lond. 63: 128-139.
- MAYER, S., BERREBI, A., MAYER, G., OBERLING, F. & WAITZ, R. (1972): La pression intra-osseuse. I. Premiers résultats obtenus. - Path.-Biol. 20: 757-763.
- MAYR, E. (1982): Darwinistische Mißverständnisse. S. 44-56 in: HOLZ, H.H., SANDKÜHLER, H.J. (Hrsg.): Darwin und die Evolutionstheorie. (Pahl-Rugenstein, Köln).
- MAYR, E. (1985): Natürliche Auslese. - Naturwissensch. 72: 231-236.
- McCOSKER, J.E. (1979): Inferred natural history of the living Coelacanth. - Occ. Pap. Calif. Acad. Sci. 134: 17-24.
- McCOY, F. (1848): On some new ichthyolites from the Scottish Old Red Sandstone. - Ann. Mag. Nat. Hist. (2)2(11): 297-312.
- McMAHON, B.R. (1969): A functional analysis of the aquatic and aerial respiration movements of an African lungfish, *Protopterus aethiopicus*, with reference to the evolution of the lung ventilation mechanism in vertebrates. - J. exp. Biol. 51: 407-430.
- McMAHON, B.R. (1970): The relative efficiency of gaseous exchange across the lungs and gills of an African lungfish *Protopterus aethiopicus*. - J. exp. Biol. 52: 1-15.
- M'DONNELL, R. (1860): Observation on the habits and anatomy of the *Lepidosiren annectens*. Nat. Hist. Rev., Proc. R. Soc. Dublin 7: 93-112.
- MELTON, W.G. Jr. (1969): A new dorypterid fish from Central Montana. - Northw. Sci. 43(4): 196-206.
- MELVILLE, A.G. (1848): On the *Lepidosiren*. - Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci. 17: 78.
- MENSCHIK, A. (1987): Biometrie. Das Konstruktionsprinzip des Kniegelenks, des Hüftgelenks, der Beinlänge und der Körpergröße. - 303 S. (Springer-Verlag, Berlin).
- MEYER, A. (1995): Molecular evidence on the origin of tetrapods and the relationships of the coelacanth. - Ecol. Evol. 10(3): 111-116.
- MEYER, A. & DOLVEN, S.I. (1992): Molecules, Fossils, and the origin of tetrapods. - J. Mol. Evol. 35: 102-113.
- MEYER, A. & WILSON, A.C. (1990): Origin of tetrapods inferred from their mitochondrial DNA affiliation to lungfish. J. Mol. Evol. 31: 359-364.
- MEYERS, M.J. & STEUDEL, K. (1997): Morphological conservation of limb natural pedular period in the domestic dog (*Canis familiaris*): implications for locomotor energetics. J. Morph. 234: 183-196.
- MILES, R.S. (1977): Dipnoan (lungfish) skulls and the relationships of the group: a study based on new species from the Devonian of Australia. - Zool. J. Linn. Soc. 61: 1-328.
- MILLOT, J. (1954): Le troisième coelacanth. 26 S. (Pierre André, Paris).
- MILLOT, J. (1955): First observations on a living coelacanth. - Nature 175: 362-363.
- MILLOT, J. & ANTHONY, J. (1958 a): Crossoptérygiens actuels. *Latimeria chalumnae*, dernier des crossoptérygiens. S. 2553-2597 in: GRASSÉ, P.P. (ed.): Traité de zoologie. XIII(3). (Masson, Paris).
- MILLOT, J. & ANTHONY, J. (1958 b): Anatomie de *Latimeria chalumnae*. I. Squelette, muscles et formations de soutien. 122 S. (C.N.R.S., Paris).
- MILLOT, J., ANTHONY, J. & ROBINEAU, D. (1978): Anatomie de *Latimeria chalumnae*. III. Appareil digestif, appareil respiratoire, appareil urogénital, glandes endocrines, appareil circulatoire, tégument, écailles, conclusion générales. 198 S. (C.N.R.S., Paris).
- MILNE, A.A. (1957): The world of Pooh. - 314 S. (Dutton & Co., New York).
- MILNER, A.R. (1980): The tetrapod assemblage from Nýřany, Czechoslovakia. - S. 439-496 in: PANCHEN, A.L. (ed.): The terrestrial environment and the origin of land vertebrates. (Academic Press, London).
- MILSOM, W.K. (1989): Comparative aspects of vertebrate pulmonary mechanics. - S. 587-619 in: WOOD, S.C. (ed.): Comparative pulmonary physiology. Current concepts. (Dekker, New York).
- MILSOM, W.K. & VITALIS, T.Z. (1984): Pulmonary mechanics and the work of breathing in the lizard *Gekko gekko*. - J. exp. Biol. 113: 187-202.
- MINNINGERODE, B. (1994): Reflexionen eines Zuschauers zum Thema „Evolutionäre Erkenntnistheorie“ Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges., 42: 85.
- MITTELSTRASS, J. (1989): Der Flug der Eule. Von der Vernunft der Wissenschaft und der Aufgabe der Philosophie. 333 S. (Suhrkamp, Frankfurt/M.).
- MIVART, G. (1879): Notes on the fins of elasmobranchs with considerations on the nature and homologues of vertebrate limbs. Trans. Zool. Soc. Lond. 10: 439-484.
- MOHR, H. (1981): Biologische Erkenntnis. Ihre Entstehung und Bedeutung. - 222 S. (Teubner, Stuttgart).
- MOHR, H. (1983): Evolutionäre Erkenntnistheorie - ein Plädoyer für ein Forschungsprogramm. - Sitzungsb. Heidelb. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl. 1983: 223-232.
- MOLLENHAUER, D. (1970): Betrachtungen über Bau und Leistung der Organismen. I. - Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges. 19: 1-55.
- MOOKERJEE, H.K., GANGULY, D.N. & BRAHMA, S.K. (1954): On the development of the centrum and arches in the Dipnoi, *Protopterus Annectens*. - Anat. Anz. 100: 217-230.
- MORGAN, B.A. & TABIN, C.J. (1993): The role of Hox genes in limb development. S. 1-9 in: FALLON, J.F., GOETNICK, P.F., KELLEY, R.O. & STOCUM, D.L. (eds.): Limb development and regeneration (A). (Wiley-Liss, New York).
- MORGAN, B.A. & TABIN, C. (1994): Hox genes and growth: early and late roles in limb bud morphogenesis. - Development, Supplement: 181-186.
- MORLOCK, M., BRÜGGEMANN, G.-P., BONIN, V. & SCHNEIDER, E. (1996): Die Rolle der Muskulatur - Neue Ansätze zur Problemlösung. - 41. Intern. wiss. Koll. TU Ilmenau 2: 755-759.
- MOSSMAN, D.J. & SARJEANT, W.A.S. (1983): The footprints of extinct animals. - Sci. Amer. 248(1): 74-85.
- MOY-THOMAS, J.A. (1935): Coelacanth fishes from Madagascar. Geol. Mag. 72: 213-227.
- MOY-THOMAS, J.A. (1937): The Carboniferous coelacanth fishes of Great Britain and Ireland. - Proc. Zool. Soc. Lond. (B) 107: 383-415.
- MOY-THOMAS, J.A. (1939): Paleozoic fishes. 149 S. (Methuen, London).
- MOY-THOMAS, J.A. & MILES, R.S. (1971): Palaeozoic fishes. - 259 S. (Chapman & Hall, London).
- MOY-THOMAS, J.A. & WESTOLL, T.S. (1935): On the Permian coelacanth, *Coelacanthus granulatus*, Ag. - Geol. Mag. 72: 446-457.

- MOYLE, P.B. & CECH, J.J. Jr. (1996): Fishes. An introduction to ichthyology. (3rd ed.). - 590 S. (Simon & Schuster, New Jersey).
- MÜLLER, A.H. (1985): Lehrbuch der Paläozoologie (2. Aufl.). Bd. III: Vertebraten. Teil 1: Fische im weiteren Sinne und Amphibien. - 655 S. (Gustav Fischer, Jena).
- MÜLLER, J. (1844): Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden und über das natürliche System der Fische. Ber. Akad. Wiss. Berlin 1844: 67-85.
- MÜLLER, W. (1982): Das Knie. Form, Funktion und ligamentäre Wiederherstellungschirurgie. - 352 S. (Springer-Verlag, Berlin).
- MÜNSTER, G. Graf zu (1834): Mitteilungen an Professor Bronn gerichtet. - N. Jb. Miner. Geogn. Geol. Petref. 1834: 538-542.
- MÜNSTER, G. Graf zu (1842): Beitrag zur Kenntniss einiger neuen seltenen Versteinerungen aus den lithographischen Schiefen in Baiern. - N. Jb. Miner. Geogn. Geol. Petref. 1842: 35-46.
- MULLER, M. (1993): The relationship between the rotation possibilities between femur and tibia and the length of the cruciate ligaments. - J. Theor. Biol. 161: 199-220.
- MULLER, M. (1993): The angles of femoral and tibial axes with respect to the cruciate ligament four-bar system in the knee joint. - J. Theor. Biol. 161: 221-230.
- MUNSHI, J.S.D. (1965): On the accessory respiratory organs of *Heteropneustes fossilis* Bloch. Proc. R. Soc. Edinb. (B) 69: 128-146.
- MUNSHI, J.S.D. (1976): Gross and fine structure of the respiratory organs of air-breathing fishes. - S. 73-104 in: HUGHES, G.M. (ed.): Respiration of amphibious vertebrates. (Academic Press, London).
- MUNSHI, J.S.D. (1985): The structure, function and evolution of the accessory respiratory organs of air-breathing fishes of India. - Fortschr. Zool. 30: 355-366.
- MUYBRIDGE, E. (1887): Animal locomotion. 74 S. (Neuaufgabe 1957: Animals in motion. - Dover Publ., New York).
- NASSAR, P.N. & CARRIER, D.R. (1993): Function of the epaxial muscles during trotting. - Amer. Zool. 32: 148A.
- NEWBERRY, J.S. (1856): Descriptions of several genera and species of fossil fish from Carboniferous strata of Ohio. - Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia. 8: 96-100.
- NEWBERRY, J.S. (1857): New fossil fishes from the Devonian rocks of Ohio. - Amer. J. Sci. ser. 2, 24(70): 147-149.
- NEWBERRY, J.S. (1878): Descriptions of new fossil fishes from the Trias. - Ann. N.Y. Acad. Sci. 1: 127-128.
- NICHOLS, J.T. & GRISCOM, L. (1917): Fresh-water fishes of the Congo Basin obtained by the American Museum Congo Expedition, 1909-1915. - Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 37: 653-756.
- NIJHOOFF, P.D. & SUTASURYA, L.A. (1976): Embryological evidence for a possible polyphyletic origin of the recent amphibians. - J. Embryol. exp. Morph. 35: 159-167.
- NORMAN, D. (1994): Prehistoric life. The rise of the vertebrates. - 247 S. (Boxtree, London).
- NULTSCH, W. (1991): Allgemeine Botanik. Kurzes Lehrbuch für Mediziner und Naturwissenschaftler. 560 S. (Georg Thieme Verlag, Stuttgart).
- OBRUCHEV, D.V. (1955): Devonskie ryby Munusinskoj kotloviny (Devonische Fische des Minosinskoj-Beckens). - S. 45-47 in: Polevoj atlas fauny i flory devonskich otoženij Munusinskoj kotloviny (Feldatlas der Faunen und Floren der devonischen Ablagerungen des Minosinskoj-Beckens). (Zitiert nach VOROBYEVA 1977).
- OKEN, L. (1807): Über die Bedeutung der Schädelknochen. 18 S. (J.A. Göpferdt, Jena).
- ØRVIG, T. (1957): Remarks on the vertebrate fauna of the Lower Upper Devonian of Escuminac Bay, P.Q., Canada, with special reference to the porolepiform crossopterygians. - Ark. Zool. (2)10(6): 367-426.
- ØRVIG, T. (1961): New finds of acanthodians, arthrodires, crossopterygians, ganoids and dipnoans in the Upper Middle Devonian Calcareous Flags (Oberer Plattenkalk) of the Bergisch Gladbach-Paffrath Trough. - Paläont. Z. 35: 10-27.
- ØRVIG, T. (1969): Vertebrates from the Wood Bay group and the position of the Emsian-Eifelian boundary in the Devonian of Vestspitsbergen. - Lethaia 2(4): 273-328.
- OESER, E. & SEITELBERGER, F. (1988): Gehirn, Bewußtsein und Erkenntnis. 205 S. (Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt).
- OLSON, E.C. (1965): Introductory remarks. - Amer. Zool. 5: 263-265.
- ORTON, G.L. (1954): Original adaptive significance of the tetrapod limb. - Science 120: 1042-1043.
- OSTER, G.F., SHUBIN, N., MURRAY, J.D. & ALBERCH, P. (1988): Evolution and morphogenetic rules: the shape of the vertebrate limb in ontogeny and phylogeny. Evolution 42(5): 862-884.
- OTTO, F. (1977 a): Einführung und Begriffe. - S. 22 in: Institut für leichte Flächentragwerke, Stuttgart (Hrsg.): Pneu in Natur und Technik. (Karl Krämer, Stuttgart).
- OTTO, F. (1977 b): Das Konstruktionssystem Pneu. - S. 23-47 in: Institut für leichte Flächentragwerke, Stuttgart (Hrsg.): Pneu in Natur und Technik. (Karl Krämer, Stuttgart).
- OWEN, R. (1839): A new species of the genus *Lepidosiren* of Fitzinger and Natterer. - Proc. Linn. Soc., London 1: 27-32.
- OWEN, R. (1840-1845): Odontology or, a treatise on the comparative anatomy of the teeth. Vol. I. Text + Atlas. 655 S. (Hippolyte Bailliere, Publ., London).
- OWEN, R. (1846): Lectures on the comparative anatomy and physiology of the vertebrate animals. I.Fishes. - 308 S. (Longman, London).
- OWEN, R. (1860): Palaeontology, or a systematic summary of extinct animals and their geological relations. - (Black, Edinburgh). (Zitiert nach ANDREWS & WESTOLL 1970 b).
- OWEN, R. (1867): On the dental characters of genera and species, chiefly of fishes from the Lower Main Seam and Shales Coal, Northumberland. Trans. Odontol. Soc. G.B. (Zitiert nach LEHMAN 1966).
- PACKARD, G.C. (1974): The evolution of air-breathing in Paleozoic gnathostome fishes. - Evolution 28: 320-325.
- PACKARD, G.C. (1976): Devonian amphibians: did they excrete carbon dioxide via skin, gills, or lungs? Evolution 30: 270-280.
- PANCHEN, A.L. (1966): The axial skeleton of the labyrinthodont *Eogyrinus attheyi*. - J. Zool., Lond. 150: 199-222.
- PANCHEN, A.L. (1972): The interrelationships of the earliest tetrapods. - S. 65-87 in: JOYSEY, K.A. & KEMP, T.S. (eds.): Studies in vertebrate evolution. (Oliver & Boyd, Edinburgh).
- PANCHEN, A.L. (1977): The origin and early evolution of tetrapod vertebrae. - S. 289-318 in: ANDREWS, S.M., MILES, R.S. & WALKER, A.D. (eds.): Problems in vertebrate evolution. (Academic Press, London).
- PANCHEN, A.L. & SMITHSON, T.R. (1987): Character diagnosis, fossils and the origin of tetrapods. - Biol. Rev. 62: 341-438.
- PANCHEN, A.L. & SMITHSON, T.R. (1988): The relationships of the earliest tetrapods. S. 1-32 in: BENTON, M.J. (ed.): The phylogeny and classification of the tetrapods. Vol. 1. (Clarendon Press, Oxford).
- PANDER, C.H. (1858): Über die Ctenodipteriden des devonischen Systems. - 64 S. (Kaiserl. Akad. Wiss., St. Petersburg).
- PARKER, W.N. (1888): Preliminary notes on the anatomy and physiology of *Protopterus annectens*. - Nature 39: 19-21.
- PARKER, W.N. (1892): On the anatomy and physiology of *Protopterus annectens*. - Trans. R. Irish Acad. 30: 109-230.
- PARRINGTON, F.R. (1967): The vertebrae of early tetrapods. Coll. Int. C.N.R.S. 163: 269-279.
- PATTEN, W. (1912): The evolution of the vertebrates and their kin. - 486 S. (Blakiston's, Philadelphia) (Zitiert nach GREGORY & RAVEN 1941 u. JARVIK 1980 a).
- PATTERSON, C. (1980): Origin of Tetrapods: historical introduction to the Problem. - S. 159-175 in: PANCHEN, A.L. (ed.): The terrestrial environment and the origin of land vertebrates. (Academic Press, London).
- PEARSON, D.M. (1981): Functional aspects of the integument in polypterid fishes. - Zool. J. Linn. Soc. 72: 93-106.
- PENZLIN, H. (1996): Lehrbuch der Tierphysiologie. (6. Aufl.). - 646 S. (Gustav Fischer, Stuttgart).

- PERRY, S.F. (1983): Reptilian lungs. - *Adv. Anat. Embryol. Cell Biol.* 79: 1-81.
- PERRY, S.F. (1989): Mainstreams in the evolution of vertebrate respiratory structures. - S. 1-67 in: KING, A.S. & McLELLAND, J. (eds.): *Form and funktion in Birds*. 4. (Academic Press, London).
- PERRY, S.F. & DUNCKER, H.-R. (1978): Lung architecture volume and static mechanics in five species of lizards. - *Resp. Physiol.* 34: 61-81.
- PERRY, S.F. & DUNCKER, H.-R. (1980): Interrelationship of static mechanical factors and anatomical structure in lung evolution. - *J. Comp. Physiol. (B)* 138: 321-334.
- PETERS, D.S. (1972): Das Problem konvergent entstandener Strukturen in der anagenetischen und genealogischen Systematik. *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.* 10: 161-173.
- PETERS, D.S. (1973 a): Diskussionsbemerkungen zum Thema „Lesrichtungskriterium und Ökonomieprinzip“ Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges. 22: 103-105.
- PETERS, D.S. (1973 b): Wie wendet man das Ökonomieprinzip an? - Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges. 24: 167.
- PETERS, D.S. (1973 c): Homologie - ein Wort und viele Begriffe. Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges. 24: 173-175.
- PETERS, D.S. (1978): Die Voraussetzungen einer selektionistischen Evolution. - Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges. 29: 159-162.
- PETERS, D.S. (1981): Altruistisches Verhalten im Lichte moderner Selektionstheorien. S. 163-188 in: KAISER, P. & PETERS, D.S. (Hrsg.): *Evolutionstheorie und ethische Fragestellungen*. (Friedrich Pustet, Regensburg).
- PETERS, D.S. (1983): Evolutionary theory and its consequences for the concept of adaptation. - S. 317-327 in: GRENE, M. (ed.): *Dimensions of Darwinism*. (Cambridge University Press, Cambridge).
- PETERS, D.S. (1984): Evolutionstheorie - Zwangsläufigkeit und Grenzen. S. 193-218 in: KAISER, P. & PETERS, D.S. (Hrsg.): *Evolutionstheorie und Schöpfungsverständnis*. (Friedrich Pustet, Regensburg).
- PETERS, D.S. (1985 a): Erneut vorgestellt: Das „Ökonomieprinzip“ Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges. 35: 143-153.
- PETERS, D.S. (1985 b): Mechanical constraints canalizing the evolutionary transformation of tetrapod limbs. - *Acta Bioth.* 34: 157-164.
- PETERS, D.S. (1993): Konstruktionszwänge bei der Skelettentwicklung am Beispiel der Tetrapoden-Gliedmaßen. *Praxis Naturw. Biol.* 42(8): 38-42.
- PETERS, D.S., FRANZEN, J.L., GUTMANN, W.F. & MOLLENHAUER, D. (1974): Evolutionstheorie und Rekonstruktion des stammesgeschichtlichen Ablaufs - Umschau 74(16): 501-506.
- PETERS, D.S. & GUTMANN, W.F. (1971): Über die Lesrichtung von Merkmals- und Konstruktions-Reihen. - *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.* 9(4): 237-263.
- PETERS, D.S. & GUTMANN, W.F. (1973): Modellvorstellungen als Hauptelement phylogenetischer Methodik. - Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges. 24: 26-38.
- PETERS, D.S. & GUTMANN, W.F. (1978): Ausgangsformen und Entwicklungszwänge der Gliedmaßen landlebiger Wirbeltiere. *Natur u. Museum* 108(1): 16-21.
- PETERS, D.S. & GUTMANN, W.F. (1982): Organismus und Evolution. Ein dynamisches Verständnis der Biologie. - S. 492-538 in: WENDT, H. & LOACKER, N. (Hrsg.): *Kindlers Enzyklopädie „Der Mensch“* Bd. I: Im Vorfeld des Menschen. (Kindler, Zürich).
- PETERS, D.S. & GUTMANN, W.F. (1985): Constructional and functional preconditions for the transition to powered flight in vertebrates. S. 233-242 in: HECHT, M.K., OSTROM, J.H., VIOHL, G. & WELLNHOFER, P. (eds.): *The beginnings of birds*. (Freunde des Jura-Museums Eichstätt, Eichstätt).
- PETERS, D.S., MOLLENHAUER, D. & GUTMANN, W.F. (1971): Bau, Konstruktion und Funktion des Organismus. - *Natur u. Museum* 101(5): 208-218.
- PETERS, H.M. (1978): On the mechanism of air ventilation in anabantoids (Pisces: Teleostei). - *Zoomorphology* 89: 93-123.
- PETERS, S.E. & GOSLOW, G.E., Jr. (1983): From salamanders to mammals: continuity in musculoskeletal function during locomotion. - *Brain Behav. Evol.* 22: 191-197.
- PETERS, W. (1845): Ueber einen dem *Lepidosiren annectens* verwandten Fisch von Quellimane. *Arch. Anat. Physiol.* 1845: 1-14.
- PETERS, W.S. & HERKNER, B. (im Druck): An outline of a theory of the constructional constrains governing early organismic evolution. in PETERS, D.S. & WEINGARTEN, M. (Hrsg.). *Wissensch. Ges., Frankfurt/M.* (Franz Steiner Verlag, Wiesbaden).
- PETERS, W.S. & HERKNER, B. (1998): Constructional constrains in cells: volume control and the development of motion systems in early evolution. - *Biona-report* 13: 77-78.
- PETERSON, J.A. (1984): The locomotion of *Chamaeleo* (Reptilia: Sauria) with particular reference to the forelimb. - *J. Zool., Lond.* 202: 1-42.
- PEYER, B. (1949): Goethes Wirbeltheorie des Schädels. *Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich* 94(Beih. 2/3): 1-129.
- PFUHL, W. (1937): Die gefiederten Muskeln ihre Form und Wirkungsweise. - *Z. Anat. Entw. Ges.* 106: 749-769.
- PIETSCH, T.W. & GROBECKER, D.B. (1990): Fühlerfische - getarnte Angler. - *Spektr. Wissensch.* 1990(8): 74-82.
- PIVETEAU, J. (ed.) (1966): *Traité de paléontologie. IV. L'origine des vertébrés. Leur expansion dans les eaux douces et le milieu marin. 3. Actinoptérygiens, crossoptérygiens, dipneustes.* 442 S. (Masson, Paris).
- PLATZER, W. (1986): *Taschenatlas der Anatomie für Studium und Praxis. 1. Bewegungsapparat.* (5. Aufl.). - 436 S. (Thieme, Stuttgart).
- PÖLTNER, G. (1993): Evolutionäre Vernunft. Eine Auseinandersetzung mit der Evolutionären Erkenntnistheorie. 226 S. (Kohlhammer, Stuttgart).
- POLLARD, H.B. (1891): On the anatomy and phylogenetic position of *Polypterus*. - *Anat. Anz.* 6: 338-344.
- POLLARD, H.B. (1892): On the anatomy and phylogenetic position of *Polypterus*. - *Zool. Jb.* 5: 387-428.
- POPPER, K. (1987): Die erkenntnistheoretische Position der Evolutionären Erkenntnistheorie. - S. 29-40 in: RIEDL, R. & WUKETTITS, F.M. (eds.): *Die Evolutionäre Erkenntnistheorie*. (Parey, Berlin).
- POUGH, F.H., HEISER, J.B. & McFARLAND, W.N. (1989): *Vertebrate life.* (3rd ed.). - 904 S. (Macmillan, New York).
- PRIDMORE, P.A. (1995): Submerged walking in the epaulette shark *Hemiscyllium ocellatum* (Hemiscyllidae) and its implications for locomotion in rhipidistian fishes and early tetrapods. *ZACS Zoology* 98: 278-297.
- PRIDMORE, P.A. & BARWICK, R.E. (1993): Post-cranial morphologies of the late Devonian dipnoans *Griphognathus* and *Chirodipterus* and locomotor implications. *Mem. Ass. Austr. Palaeont.* 15: 161-182.
- PROSKE, U. (1980): Energy conservation by elastic storage in kangaroos. - *Endeavour, N.S.* 4: 148-153.
- QUENSTEDT, F.A. (1858): *Der Jura.* - 842 S. (Laupp, Tübingen).
- RABL, C. (1901): Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. - *Z. wiss. Zool.* 70: 474-558.
- RABL, C. (1910): Bausteine zu einer Theorie der Extremitäten der Wirbeltiere. I. Teil. - 290 S. (Wilhelm Engelmann, Leipzig).
- RACKOFF, J.S. (1980): The origin of the tetrapod limb and the ancestry of tetrapods. S. 255-292 in: PANCHEN, A.L. (ed.): *The terrestrial environment and the origin of land vertebrates.* (Academic Press, London).
- RAHN, H. (1966): The evolution of gas exchange in vertebrates. - S. 42-54 in: FARHI, L.E. & RAHN, H. (eds.): *Studies in pulmonary physiology. Mechanics, chemistry, and circulation of the lung.* (Zitiert nach GANS 1970).
- RAHN, H. & DEJOURS, P. (1987): Respiratory transition and acid-base balance from water to air. - S. 27-36 in: DEJOUR, P., BOLIS, L., TAYLOR, C.R. & WEIBEL, E.R. (eds.): *Comparative physiology: Life in water and on Land.* (Liviana Press, Padova).
- RAHN, H. & HOWELL, B.J. (1976): Bimodal gas exchange. - S. 271-285 in: HUGHES, G.M. (ed.): *Respiration of amphibious vertebrates.* (Academic Press, London).

- RAMSAY, E.P. (1876): Letter from Mr. E. Pierson Ramsay, containing notes on the habits of some living Ceratodi in the Australian Museum, Sydney. - Proc. Zool. Soc. Lond. 1876: 698-699.
- RAYNER, J.M.V. (1981): Flight adaptations in vertebrates. S. 137-172 in: DAY, M.H. (ed.): Vertebrate Locomotion. (Academic Press, London).
- REILLY, S.M. (1995): Quantitative electromyography and muscle function of hind limb during quadrupedal running in the lizard *Sceloporus clarki*. - Zoology 98: 263-277.
- REILLY, S.M. & DELANCEY, M.J. (1997): Sprawling locomotion in the lizard *Sceloporus clarkii*: quantitative kinematics of a walking trot. - J. exp. Biol. 200: 753-765.
- REIS, O.M. (1888): Die Coelacanthinen, mit besonderer Berücksichtigung der im Weissen Jura Bayerns vorkommenden Gattungen. - Palaeontogr. 35: 1-96.
- REMANE, A. (1950): Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen. - Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1949: 16-23.
- REMANE, A. (1954): Morphologie als Homologienforschung. - Zool. Anz. Suppl. (Verh. Dtsch. Zool. Ges.) 18: 159-183.
- REMANE, A., STORCH, V. & WELSCH, U. (1989): Kurzes Lehrbuch der Zoologie. (6. Aufl.) - 572 S. (Gustav Fischer, Stuttgart).
- RENDALL, I. (1992): Griff nach dem Himmel. Das Abenteuer der Fliegerei. (2. Aufl.) - 288 S. (vgs, Köln).
- RENOUS, S. & GASC, J.-P. (1977): Étude de la locomotion chez un vertébré tétrapode. - Ann. Sci. Nat., Zool. (12)19: 137-186.
- RENOUS, S. & JOUFFROY, F.K. (1995): Système musculaire. - S. 225-418 in: GRASSÉ, P.P. (ed.): Traité de zoologie. XIV. Amphibiens I-A. (Masson, Paris).
- REWCASTLE, S.C. (1980): Form and function in lacertilian knee and mesotarsal joints; a contribution to the analysis of sprawling locomotion. - J. Zool., Lond. 191: 147-170.
- REWCASTLE, S.C. (1981): Stance and gait in tetrapods: an evolutionary scenario. - Symp. Zool. Soc. Lond. 48: 239-267.
- REWCASTLE, S.C. (1983): Fundamental adaptations in the lacertilian hind limb: a partial analysis of the sprawling limb posture and gait. - Copeia 1983(2): 476-487.
- RICHARDSON, M.K., HANKEN, J., GOONERATE, M.L., PIEAU, C., RAYNAUD, A., SELWOOD, L. & WRIGHT, G.M. (1997): There is no highly conserved embryonic stage in vertebrates: implications for current theories of evolution and development. - Anat. Embryol. 196: 91-106.
- RIEDL, R. (1975): Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution. - 372 S. (Parey, Hamburg).
- RIEDL, R. (1980): Biologie der Erkenntnis. Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Vernunft. - 230 S. (Parey, Berlin).
- RIEDL, R. (1987): Begriff und Welt. Biologische Grundlagen des Erkennens und Begreifens. - 226 S. (Parey, Berlin).
- RIEDL, R. (1994): Mit dem Kopf durch die Wand. Die biologischen Grenzen des Denkens. - 309 S. (Klett-Cotta, Stuttgart).
- RIEDL, R. & BONET, E.M. (Hrsg.) (1987): Entwicklung der Evolutionären Erkenntnistheorie. - 278 S. (Österreichische Staatsdruckerei, Wien).
- RIEDL, R. & WUKETITS, F.M. (Hrsg.) (1987): Die Evolutionäre Erkenntnistheorie. Bedingungen, Lösungen, Kontroversen. 287 S. (Parey, Berlin).
- RIEHL, R. & BAENSCH, H.A. (1982): Aquarien Atlas (Bd. 1). - 992 S. (Mergus, Melle).
- RIEHL, R. & BAENSCH, H.A. (1990): Aquarien Atlas (Bd. 3). - 1104 S. (Mergus, Melle).
- RIEPPPEL, O. (1980): A new coelacanth from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Switzerland. - Eclogae geol. helv. 73(3): 921-939.
- RIEPPPEL, O. (1993): Die Gliedmaßen der Tetrapoden - ein aktuelles Problem der Evolutionsforschung. Naturwissensch. 80: 295-301.
- RIEPPPEL, O. (1994): Homology, topology, and typology: the history of modern debates. - S. 63-100 in: HALL, B.K. (ed.): Homology. The hierarchical basis of comparative biology. (Academic Press, San Diego).
- RIESS, J. (1986): Fortbewegungsweise Schwimmbiophysik und Phylogenie der Ichthyosaurier. - Palaeontogr. Abt. A 192(4-6): 93-155.
- RITCHIE, A. (1981): First complete specimen of the dipnoan *Gosfordia truncata* Woodward from the Triassic of New South Wales. - Rec. Austr. Mus. 33(11): 606-616.
- RITTER, D. (1995): Epaxial muscle function during locomotion in lizard (*Varanus salvator*) and the proposal of key innovation in the vertebrate axial musculoskeletal system. - J. exp. Biol. 198: 2477-2490.
- ROBINSON, P.L. (1975): The function of the hooked fifth metatarsal in lepidosaurian reptiles. - Coll. Int. C.N.R.S. 218: 461-483.
- ROČEK, Z. & RAGE, J.-C. (1994): The presumed amphibian footprint *Notopus petri* from the Devonian: a probable starfish trace fossil. - Lethaia 27(3): 241-244.
- ROCKWELL, H., EVANS, F.G. & PHEASANT, H.C. (1938): The comparative morphology of the vertebrate spinal column. Its form as related to function. - J. Morph. 63: 87-117.
- ROGERS, D.A. (1990): Probable tetrapod tracks rediscovered in the Devonian of N Scotland. J. Geol. Soc., Lond. 147: 746-748.
- ROHEN, J.W. & LÜTTJEN-DRECOLL, E. (1990): Funktionelle Histologie. - 610 S. (Schattauer, Stuttgart).
- ROMER, A.S. (1924): Pectoral limb musculature and shoulder girdle structure in fish and tetrapods. Anat. Record 27(2): 119-143.
- ROMER, A.S. (1933): Vertebrate paleontology. - 491 S. (University of Chicago Press, Chicago).
- ROMER, A.S. (1937): The brancease of the Carboniferous crossopterygian *Megalichthys nitidus*. Bull. Mus. Comp. Zool. (Harvard) 82(1): 1-73.
- ROMER, A.S. (1942): Notes on certain American Paleozoic fishes. Amer. J. Sci. 240: 216-228.
- ROMER, A.S. (1945): Vertebrate paleontology. (2nd ed.). 687 S. (University of Chicago Press, Chicago).
- ROMER, A.S. (1947): Review of the Labyrinthodontia. Bull. Mus. Comp. Zool. (Harvard) 99(1): 1-368.
- ROMER, A.S. (1955): Herpetichthys, Amphibioidei, Choanichthyes or Sarcopterygii? - Nature 176: 126.
- ROMER, A.S. (1956): The early evolution of land vertebrates. - Proc. Am. Phil. Soc. 100(3): 157-167.
- ROMER, A.S. (1958): Tetrapod limbs and early tetrapod life. - Evolution 12: 365-369.
- ROMER, A.S. (1966): Vertebrate paleontology. (3rd ed.). 468 S. (University of Chicago Press, Chicago).
- ROMER, A.S. (1967): Major steps in vertebrate evolution. - Science 158: 1629-1637.
- ROMER, A.S. (1968): Notes and comments on vertebrate paleontology. - 304 S. (University of Chicago Press, Chicago).
- ROMER, A.S. (1971): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. - 590 S. (Parey, Hamburg).
- ROMER, A.S. (1972): Skin breathing - Primary or secondary? - Resp. Physiol. 14: 183-192.
- ROMER, A.S. & PARSONS, T.S. (1983): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. (5. Aufl.). - 624 S. (Parey, Hamburg).
- ROMER, A.S. & SMITH, H.J. (1934): American Carboniferous dipnoans. - J. Geol. 42: 700-719.
- ROOS, P.J. (1964): Lateral bending in newt locomotion. - Proc. Ned. Akad. Wet. (C) 67: 223-232.
- ROSEN, D.E., FOREY, P.L., GARDINER, B.G. & PATTERSON, C. (1981): Lungfishes tetrapods paleontology and plesiomorphy. - Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 167: 163-275.
- RUSSELL, A.P. (1993): The aponeuroses of the lacertilian ankle. - J. Morph. 218: 65-84.
- SÄVE-SÖDERBERGH, G. (1932): Preliminary notes on Devonian stegocephalians from East Greenland. - Meddr. Grønland 94(7): 1-107.
- SÄVE-SÖDERBERGH, G. (1933): The dermal bones of the head and the lateral line system in *Osteolepis macrolepidotus* Ag. with remarks on the terminology of the lateral line system and on the dermal bones of certain other crossopterygians. Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. 4(9)(2): 1-130.
- SÄVE-SÖDERBERGH, G. (1934): Some points of view concerning the evolution of the vertebrates and the classification of this group. - Ark. Zool. 26A(17): 1-20.

- SÄVE-SÖDERBERGH, G. (1935): On the dermal bones on the head in labyrinthodont stegocephalians and primitive reptilia. *Meddr. Grønland* 98(3): 1-211.
- SÄVE-SÖDERBERGH, G. (1937): On *Rhynchodipterus eleginensis* n.g., n.sp., representing a new group of dipnoan-like choanata from the Upper Devonian of East Greenland and Scotland. - *Ark. Zool.* 29B(10): 1-8.
- SARJEANT, W.A.S. (1974): A history and bibliography of the study of fossil vertebrate footprints in the British Isles. - *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 16: 265-378.
- SATCHELL, G.H. (1976): The circulatory system of air-breathing fish. - S. 105-123 in: HUGHES, G.M. (ed.): *Respiration of amphibious vertebrates.* (Academic Press, London).
- SAUNDERS, J.W., Jr. (1948): The proximo-distal sequence of origin of the parts of the chick wing and the role of the ectoderm. - *J. Exp. Zool.* 108: 363-403.
- SAUNDERS, J.W., Jr. (1972): Developmental control of three-dimensional polarity in the avian limb. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 193: 29-42.
- SAUNDERS, J.W., Jr. & GASSELING, M.T. (1968): Ectodermal-mesenchymal interactions in the origin of limb symmetry. S. 78-97 in: FLEISCHMAJER, R. & BILLINGHAM, R.E.: *Epithelial-mesenchymal interactions.* (Williams & Wilkins, Baltimore).
- SCHAEFFER, B. (1941 a): A revision of *Coelacanthus newarki* and notes on the evolution of the girdles and basal plates of the median fins in the Coelacanthini. - *Amer. Mus. Nov.* 1110: 1-17.
- SCHAEFFER, B. (1941 b): The morphological and functional evolution of the tarsus in amphibians and reptiles. - *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.* 78(6): 395-472.
- SCHAEFFER, B. (1948): A study of *Diplurus longicaudatus* with notes on the body form and locomotion of the coelacanthini. *Amer. Mus. Nov.* 1378: 1-32.
- SCHAEFFER, B. (1952): The Triassic coelacanth fish *Diplurus*, with observations on the evolution of the coelacanthi. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 99: 25-78.
- SCHAEFFER, B. (1965 a): The rhipidistian-amphibian transition. *Amer. Zool.* 5: 267-276.
- SCHAEFFER, B. (1965 b): The evolution of concepts related to the origin of the Amphibia. - *Syst. Zool.* 14: 115-118.
- SCHEID, P. (1987): Cost of breathing in water- and air-breathers. - S. 83-92 in: DEJOUR, P., BOLIS, L., TAYLOR, C.R. & WEIBEL, E.R. (eds.): *Comparative physiology: Life in water and on Land.* (Liviana Press, Padova).
- Schlothheim, E.F. (1820): Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinerter und fossiler Überreste des Thier- und Pflanzenreichs der Vorwelt erläutert. - 437 S. (Gotha). Zitiert nach ROČEK & RAGE (1994).
- SCHMALHAUSEN, J.J. (1915): Razvitie konečnostej amfibij i ich značenie v voprose o proischoždenii konečnostej nazemnykh pozvonočnykh (Die Entwicklung der Extremitäten der Amphibien und deren Bedeutung für die Frage nach der evolutionären Entstehung der Extremität der Landwirbeltiere). *Uch. Zap. Mosk. Gos. Univ., Otd. Nat. Hist.* 37: 1-263.
- SCHMALHAUSEN, J.J. (1923): Der Suspensorialapparat der Fische und das Problem der Gehörknöchelchen. *Anat. Anz.* 56: 534-543.
- SCHMALHAUSEN, J.J. (1957): Biologičeskije osnovy vznoknovenija nazemnykh pozvonočnykh (Biologische Grundlagen für die Entstehung der Landwirbeltiere). - *Izvest. Acad. Sci. SSSR, Ser. Biol.* 1957(1): 3-30.
- SCHMALHAUSEN, J.J. (1968): The origin of terrestrial vertebrates. 314 S. (Academic Press, New York).
- SCHMID, P. (1987): Muß die menschliche Stammesgeschichte umgeschrieben werden? - *Naturw. Rdsch.* 40: 53-55.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1990): *Animal physiology: Adaptation and environment.* (4th ed.). - 602 S. (Cambridge University Press, Cambridge).
- SCHMITZ, R.J. (1995): Ultrastructure and function of cellular components of the intercentral joint in the percid vertebral column. - *J. Morph.* 226: 1-24.
- SCHNEIDER, A. (1886): Über die Flossen der Dipnoi und die Systematik von *Lepidosiren* und *Protopterus*. - *Zool. Anz.* 9: 521-524.
- SCHRENK, F. (1997): Die Frühzeit des Menschen. Der Weg zum *Homo sapiens*. - 128 S. (C.H. Beck, München).
- SCHRENK, F., BROMAGE, T.G., BETZLER, C.G., RING, U. & JUWAYEYI, Y.M. (1993): Oldest *Homo* and Pliocene biogeography of the Malawi Rift. - *Nature* 365: 833-836.
- SCHROEDER, K. (1989): Die Struktur des Schuppenpanzers von *Lepistosteus* und seine Funktion aus biomechanischer Sicht. - 76 S. (Diplomarbeit Fachb. Biol. Univ. Tübingen).
- SCHULTZE, H.-P. (1969): *Griphognathus* GROSS, ein langschnauziger Dipnoer aus dem Oberdevon von Bergisch-Gladbach (Rheinisches Schiefergebirge) und von Lettland. - *Geol. Palaeont.* 3: 21-79.
- SCHULTZE, H.-P. (1970 a): Die Histologie der Wirbelkörper der Dipnoer. - *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 135(3): 311-336.
- SCHULTZE, H.-P. (1970 b): Folded teeth and the monophyletic origin of tetrapods. - *Amer. Mus. Nov.* 2408: 1-10.
- SCHULTZE, H.-P. (1973): Crossopterygier mit heterozeker Schwanzflosse aus dem Oberdevon Kanadas, nebst einer Beschreibung von Onychodontida-Resten aus dem Mitteldevon Spaniens und aus dem Karbon der USA. - *Palaeontogr. Abt. A* 143: 188-208.
- SCHULTZE, H.-P. (1975 a): Die Lungenfisch-Gattung *Conchopoma* (Pisces, Dipnoi). - *Senck. leth.* 56: 191-231.
- SCHULTZE, H.-P. (1975 b): Das Axialskelett der Dipnoer aus dem Oberdevon von Bergisch-Gladbach (Westdeutschland). *Coll. Int. C.N.R.S.* 218: 149-159.
- SCHULTZE, H.-P. (1977 a): *Megapleuron zangerli* a new dipnoan from the Pennsylvanian, Illinois. *Fieldiana, Geol.* 33(21): 375-396.
- SCHULTZE, H.-P. (1977 b): The origin of the tetrapod limb within the rhipidistian fishes. - S. 541-544 in: HECHT, M.K., GOODY, P.C. & HECHT, B.M. (eds.): *Major patterns in vertebrate evolution.* (Plenum Press, New York).
- SCHULTZE, H.-P. (1981): HENNIG und der Ursprung der Tetrapoda. - *Paläont. Z.* 55(1): 71-86.
- SCHULTZE, H.-P. (1986): Dipnoans as sarcopterygians. *J. Morph. Suppl.* 1: 39-74.
- SCHULTZE, H.-P. (1991 a): A comparison of controversial hypotheses on the origin of tetrapods. - S. 29-67 in: SCHULTZE, H.P. & TRUEB, L. (eds.): *Origin of the higher groups of tetrapods. Controversy and consensus.* (Comstock, Ithaca).
- SCHULTZE, H.-P. (1991 b): Der Ursprung der Tetrapoden - ein lebhaft diskutiertes altes Problem. - *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 84: 135-151.
- SCHULTZE, H.-P. (1992): A new long-headed dipnoan (Osteichthyes) from the Middle Devonian of Iowa, USA. - *J. Vert. Paleont.* 12(1): 42-58.
- SCHULTZE, H.-P. (1993): Osteichthyes: Sarcopterygii. - S. 657-663 in: BENTON, M.J. (ed.): *The fossil record 2.* (Chapman & Hall, London).
- SCHULTZE, H.-P. (1996): The elpistostegid fish *Elpistostege*, the closest the Miguasha fauna comes to a tetrapod. - S. 316-327 in: SCHULTZE, H.P. & CLOUTIER, R. (eds.): *Devonian fishes and plants of Miguasha, Quebec, Canada.* (Pfeil, München).
- SCHULTZE, H.-P. & ARSENAULT, M. (1985): The panderichthyid fish *Elpistostege*: a close relative of tetrapods? *Palaeont.* 28: 293-309.
- SCHULTZE, H.-P. & ARSENAULT, M. (1987): *Quebecius quebecensis* (Whiteaves), a porolepiform crossopterygian (Pisces) from the late Devonian of Quebec, Canada. - *Can. J. Earth Sci.* 24: 2351-2361.
- SCHWEMMER, O. (Hrsg.) (1981): *Vernunft, Handlung und Erfahrung. Über die Grundlagen und Ziele der Wissenschaften.* - 153 S. (C.H. Beck, München).
- SCHWEIZER, R. (1966): Ein Coelacanthide aus dem Oberen Muschelkalk Göttingens. - *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 125: 216-226.
- SCOONES, P. (1980): Coelacanth encounter: photographing a living fossil. - *Skin Diver* 29(1): 8-11.

- SEDGWICK, A. & MURCHISON, R.I. (1829): On the structure and relations of the deposits contained between the Primary Rocks and the Oolitic Series in the North of Scotland. - Trans. Geol. Soc. London (2)3: 125-160.
- SEMON, R. (1893): Verbreitung, Lebensverhältnisse und Fortpflanzung des *Ceratodus forsteri*. - Denkschr. Med.-Nat. Ges. Jena 4: 11-28.
- SEMON, R. (1899): Weitere Beiträge zur Physiologie der Dipnoerflossen, auf Grund neuer, von Mr. Arthur Thompson, an gefangenen Exemplaren von *Ceratodus* angestellten Beobachtungen. - Zool. Anz. 22: 294-300.
- SEMON, R. (1901): Über das Verwandtschaftsverhältnis der Dipnoer und Amphibien. - Zool. Anz. 24: 180-188.
- SEWERTZOFF, A.N. (1908): Studien über die Entwicklung der Muskeln, Nerven und des Skeletts der Extremitäten der niederen Tetrapoda. Beiträge zu einer Theorie der pentadactylen Extremität der Wirbeltiere. - Bull. Soc. Imp. Nat. 21: 1-430.
- SEWERTZOFF, A.N. (1926): Die Morphologie der Brustflossen der Fische. - Jen. Z. Naturw. 62: 343-392.
- SEWERTZOFF, A.N. (1927): Der Ursprung der Quadrupeda. - Paläont. Z. 8: 75-95.
- SEWERTZOFF, A.N. (1931): Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. - 371 S. (Gustav Fischer Verlag, Jena).
- SHOEMAKER, V.H., HILLMAN, S.S., HILLYARD, S.D., JACKSON, D.C., McCLANAHAN, L.L., WITHERS, P.C. & WYGODA, M.L. (1992): Exchange of water, ions, and respiratory gases in terrestrial amphibians. S. 125-150 in: FEDER, M.E. & BURGGREN, W.W. (eds.): Environmental physiology of the amphibians. (University of Chicago Press, Chicago).
- SHUBIN, N.H. (1991): The implications of "the bauplan" for development and evolution of the tetrapod limb. S. 411-421 in: HINCHLIFFE, J.R., HURLE, J.M. & SUMMERBELL, D. (eds.): Developmental patterning of the vertebrate limb. (Plenum Press, New York).
- SHUBIN, N.H. (1994): History, ontogeny, and evolution of the archetyp. - S. 249-271 in: HALL, B.K. (ed.): Homology. The hierarchical basis of comparative biology. (Academic Press, San Diego).
- SHUBIN, N. (1995): The evolution of paired fins and the origin of tetrapod limbs. Phylogenetic and transformational approaches. - Evol. Biol. 28: 39-86.
- SHUBIN, N.H. & ALBERCH, P. (1986): A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb. - Evol. Biol. 20: 319-387.
- SHUBIN, N., TABIN, C. & CARROLL, S. (1997): Fossils, genes and the evolution of animal limbs. - Nature 388: 639-648.
- SIEWING, R. (Hrsg.) (1985): Lehrbuch der Zoologie. 2. Systematik. (3. Aufl.). - 1107 S. (Gustav Fischer, Stuttgart).
- SINGH, B.N. (1976): Balance between aquatic and aerial respiration. - S. 125-164 in: HUGHES, G.M.: Respiration of amphibious vertebrates. (Academic Press, London).
- SINGH, B.N. & MUNSHI, J.S.D. (1968): On the respiratory organs and mechanics of breathing in *Periophthalmus vulgaris* (Eggert). - Anat. Anz. 183: 92-110.
- SMIRNOV, S. (1986): The evolution of the urodelan sound-conducting apparatus. - S. 55-58 in: ROČEK, Z. (ed.): Studies in herpetology. (Charles University, Prague).
- SMITH, B.G. (1912): The embryology of *Cryptobranchus allegheniensis*, including comparison with some other vertebrates. II. General embryonic and larval development, with special reference to external features. - J. Morph. 23: 455-562.
- SMITH, H.M. (1945): The fresh-water fishes of Siam, or Thailand. Bull. U.S. Nat. Mus. 188: 1-622.
- SMITH, H.W. (1930): Metabolism of the lung-fish, *Protopterus aethiopicus*. - J. Biol. Chem. 88: 97-130.
- SMITH, J.L.B. (1939): A living fish of Mesozoic type. - Nature 143: 455-456.
- SMITH, J.L.B. (1941): A living coelacanth fish from South Afrika. - Trans. R. Soc. S. Afr. 28: 1-106.
- SMITH, J.L.B. (1956): Old fourlegs. The story of the coelacanth. - 260 S. (Longmans, Green & Co., London).
- SMITH, J.L.B. (1958): Old fourlegs. The story of the coelacanth. (2nd ed.). - 284 S. (Pan Books, London).
- SNYDER, R.C. (1949): Bipedal locomotion of the lizard *Basiliscus basiliscus*. - Copeia 1949(2): 64-70.
- SNYDER, R.C. (1952): Quadrupedal and bipedal locomotion of lizards. - Copeia 1952(2): 129-137.
- SNYDER, R.C. (1954): The anatomy and function of the pelvic girdle and hindlimb in lizard locomotion. - Amer. J. Anat. 95(1): 1-46.
- SNYDER, R.C. (1962): Adaptations for bipedal locomotion of lizards. - Amer. Zool. 2: 191-203.
- SORDINO, P. & DUBOULE, D. (1996): A molecular approach to the evolution of vertebrate paired appendages. TREE 11(3): 114-119.
- SORDINO, P., van der HOEVEN, F. & DUBOULE, D. (1995): *Hox* gene expression in teleost fins and the origin of digits. Nature 375: 678-681.
- SPAEMANN, R., KOSLOWSKI, P. & LÖW, R. (Hrsg.) (1984): Evolutionstheorie und menschliches Selbstverständnis. Zur philosophischen Kritik eines Paradigmas moderner Wissenschaft. 104 S. (Acta humaniora, Weinheim).
- SPELICH, H. (1991): Zum Übergang von der Funktion zur Gestalt. Wiss. Z. TH Ilmenau 37(5): 93-102.
- SPELICH, H. (1993): Zur Definition der Gestalt der Konstruktion. - Konstruktion 45: 61-65.
- STARCK, D. (1963): Die Metamerie des Kopfes der Wirbeltiere. Zool. Anz. 170: 393-428.
- STARCK, D. (1978): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. I. - 274 S. (Springer-Verlag, Berlin).
- STARCK, D. (1979): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. II. - 776 S. (Springer-Verlag, Berlin).
- STARCK, D. (1982): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. III. - 1110 S. (Springer-Verlag, Berlin).
- STEARN, C.W. & CARROLL, R.L. (1989): Paleontology: The record of life. - 453 S. (Wiley & Sons, New York).
- STEINER, H. (1935): Beiträge zur Gliedmassentheorie: Die Entwicklung des Chiropterygium aus dem Ichtyopterygium. Rev. Suisse de Zool. 42(28): 715-729.
- STENSIÖ, E.A. (1922): Über zwei Coelacanthiden aus dem Oberdevon von Wuldungen. - Paläont. Z. 4: 167-210.
- STENSIÖ, E.A. (1931): Upper Devonian vertebrates from East Greenland. - Medd. Grønland 86(1): 1-212.
- STENSIÖ, E.A. (1932 a): The Cephalaspids of Great Britain. - 220 S. (British Museum Nat. Hist., London).
- STENSIÖ, E.A. (1932 b): Triassic fishes from East Greenland. Medd. Grønland 83(3): 1-305.
- STENSIÖ, E.A. (1937): On the Devonian Coelacanthids of Germany with special reference to the dermal skeleton. K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. (3)16(4): 1-56.
- STENSIÖ, E.A. (1959): On the pectoral fin and shoulder girdle of the arthrodires. - K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. (4)8(1): 1-229.
- STENSIÖ, E.A. (1963): The brain and the cranial nerves in fossil craniate vertebrates. - Skr. Norske Vidensk.-Akad. Oslo, I. Mat. Naturw. Kl. (5)13: 5-120.
- STEPHENS, T.D. (1983): Parameters establishing the location and nature of the tetrapod limb. S. 3-12 in: FALLON, J.F. & CAPLAN, A.I. (eds.): Limb development and regeneration. Part A. (Liss, New York).
- STEPHENS, T.D. & McNULTY, T.D. (1981): Evidence for a metameric pattern in the development of the chick humerus. - J. Embryol. exp. Morph. 61: 191-205.
- STERBA, G. (1990): Süßwasserfische der Welt. (2. Aufl.) 915 S. (Urania-Verlag, Leipzig).
- STEVENS, J.A. (1966): Portrait of a living fossil. - Life 61(4): 64-66.
- STINNER, J.N. & SHOEMAKER, V.H. (1987): Cutaneous gas exchange and low evaporative water loss in the frogs *Phyllomedusa sauwagei* and *Chirromantis xerampelina*. - J. comp. Physiol. (B) 157: 423-427.
- STÖSSEL, I. (1995): The discovery of a new Devonian tetrapod trackway in SW Ireland. - J. Geol. Soc., Lond. 152: 407-413.
- STORCH, V. & WELSCH, U. (1991): Systematische Zoologie. (4. Aufl.). - 731 S. (Gustav Fischer, Stuttgart).
- STRASBURGER, E. (Hrsg.) (1991): Lehrbuch der Botanik. (33. Aufl.). - 1030 S. (Gustav Fischer Verlag, Stuttgart).

- SUKHANOV, V.B. (1974): General systems of symmetrical locomotion of terrestrial vertebrates and some features of movement of lower tetrapods. - 274 S. (Übersetzung der russischen Ausgabe von 1968, Amerind Publ., New Delhi).
- SUMMERBELL, D. (1974): A quantitative analysis of the effect of excision of the AER from chick limb-bud. *J. Embryol. exp. Morph.* 32(3): 651-660.
- SUMMERBELL, D., LEWIS, J.H. & WOLPERT, L. (1973): Positional information in chick limb morphogenesis. - *Nature* 244: 492-496.
- SUZUKI, N., SUYEHIRO, Y. & HAMADA, T. (1985): Initial reports of expeditions for coelacanth. I. Field studies in 1981 and 1983. - *Sci. Pap. Coll. Arts Sci., Univ. Tokyo* 35: 37-79.
- SWANSON, S.A.V. & FREEMAN, M.A.R. (1966): Is bone hydraulically strengthened? - *Med. & biol. Engng.* 4: 433-438.
- SWINERTON, H.H. (1931): On a specimen of *Phaneropleuron* from Gloucestershire. - *Mem. Proc. Manchester Lit. Phil. Soc.* 75: 43-46.
- SY, M. (1936): Funktionell-anatomische Untersuchungen am Vogel-flügel. - *J. Orn.* 84(2): 199-296.
- SYMMONS, S. (1979): Notochordal and elastic components of the axial skeleton of fish and their function in locomotion. *J. Zool., Lond.* 189: 157-207.
- SZARSKI, H. (1962): The origin of the amphibia. - *Q. Rev. Biol.* 37: 189-241.
- SZARSKI, H. (1977): Sarcopterygii and the origin of tetrapods. S. 517-540 in: HECHT, M.K., GOODY, P.C. & HECHT, B.M. (eds.): Major patterns in vertebrate evolution. (Plenum Press, New York).
- TABIN, C.J. (1992): Why we have (only) five fingers per hand: Hox genes and the evolution of paired limbs. - *Development* 116: 289-296.
- TABIN, C.J. & LAUFER, E. (1993): *Hox* genes and serial homology. - *Nature* 361: 692-693.
- THACHER, J.K. (1877): Median and paired fins, a contribution to the history of vertebrate limbs. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.* 3: 283-310.
- THOMPSON, D'ARCY W. (1917, 1942): Über Wachstum und Form. 412 S. (gekürzte Zusammenfassung der 1. u. 2. Aufl. erschienen 1983 bei Suhrkamp, Frankfurt/M.).
- THOMSON, K.S. (1962): Rhipidistian classification in relation to the origin of the tetrapods. - *Breviora* 177: 1-12.
- THOMSON, K.S. (1965): On the relationships of certain Carboniferous dipnoi with descriptions of four new forms. - *Proc. R. Soc. Edinb.* 69: 221-245.
- THOMSON, K.S. (1966 a): Intracranial mobility in the coelacanth. *Science* 153: 999-1000.
- THOMSON, K.S. (1966 b): Mobility of the skull and fins in the coelacanth (*Latimeria chalumnae* Smith). *Amer. Zool.* 6: 565-566.
- THOMSON, K.S. (1966 c): The evolution of the tetrapod middle ear in the rhipidistian-amphibian transition. - *Amer. Zool.* 6: 379-397.
- THOMSON, K.S. (1967 a): Mechanisms of intercranial kinetics in fossil rhipidistian fishes (Crossopterygii) and their relatives. *Zool. J. Linn. Soc.* 46: 223-253.
- THOMSON, K.S. (1967 b): Notes on the relationships of the rhipidistian fishes and the ancestry of the tetrapods. *J. Paleont.* 41(3): 660-674.
- THOMSON, K.S. (1968): A new Devonian fish (Crossopterygii: Rhipidistia) considered in relation to the origin of the Amphibia. *Postilla* 124: 1-13.
- THOMSON, K.S. (1968 a): A critical review of the diphyletic theory of rhipidistian-amphibian relationships. - S. 285-305 in: ØRVIG, T. (ed.): Current problems of lower vertebrate phylogeny. (Almqvist & Wiksell, Stockholm).
- THOMSON, K.S. (1969): The biology of the lobe-finned fishes. - *Biol. Rev.* 44: 91-154.
- THOMSON, K.S. (1970): Intracranial movement in the coelacanth *Latimeria chalumnae* SMITH (Osteichthyes, Crossopterygii). *Postilla* 149: 1-12.
- THOMSON, K.S. (1972): New evidence on the evolution of the paired fins of rhipidistia and the origin of the tetrapod limb, with description of a new genus of Osteolepidae. - *Postilla* 157: 1-5.
- THOMSON, K.S. (1973 a): Observations on a new rhipidistian fish from the Upper Devonian of Australia. - *Palaeontogr. Abt. A* 143: 209-220.
- THOMSON, K.S. (1973 b): New observations on the coelacanth fish, *Latimeria chalumnae*. - *Copeia* 1973(4): 813-814.
- THOMSON, K.S. (1973 c): Secrets of the coelacanth. - *Nat. Hist.* 82(2): 58-65.
- THOMSON, K.S. (1975): On the biology of cosmin. *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.* 40: 1-59.
- THOMSON, K.S. (1980): The ecology of Devonian lobe-finned fishes. - S. 187-222 in: PANCHEV, A.L. (ed.): The terrestrial environment and the origin of land vertebrates. (Academic Press, London).
- THOMSON, K.S. (1991): Where did tetrapods come from. - *Amer. Sci.* 79: 488-490.
- THOMSON, K.S. (1993): Der Quastenflosser. Ein lebendes Fossil und seine Entdeckung. - 250 S. (Birkhäuser, Basel).
- THOMSON, K.S. (1994): The origin of the tetrapods. - S. 85-107 in: PROTHERO, D.R. & SCHOCH, R.M. (eds.): Major features of vertebrate evolution. (UTK Publ., Knoxville).
- THOMSON, K.S. & HAHN, K.V. (1968): Growth and form in fossil rhipidistian fishes (Crossopterygii). - *J. Zool., Lond.* 156: 199-223.
- THOMSON, K.S. & HAHN BOSSY, K. (1970): Adaptive trends and relationships in early amphibia. - *Forma et functio* 3: 7-31.
- THOMSON, K.S. & RACKOFF, J.S. (1974): The Shoulder girdle of the permian rhipidistian fish *Ectosteorhachis nitidus* COPE: Structure and possible functions. - *J. Paleont.* 48: 170-179.
- THOMSON, K.S. & VAUGHN, P.P. (1968): Vertebral structure in Rhipidistia (Osteichthyes, Crossopterygii) with description of a new Permian genus. - *Postilla* 127: 1-19.
- THOROGOOD, P. (1991): The development of the teleost fin and implications for our understanding of tetrapod limb evolution. - S. 347-354 in: HINCHLIFFE, J.R., HURLE, J.M. & SUMMERBELL, D. (eds.): Developmental patterning of the vertebrate limb. (Plenum Press, New York).
- THOROGOOD, P. & FERRETTI, P. (1993): *Hox* genes, fin folds and symmetry. - *Nature* 364: 196.
- THORSTENSSON, A., CARLSON, H., ZOMLEFER, M.R. & NILSSON, J. (1982): Lumbar back muscle activity in relation to trunk movements during locomotion in man. *Acta Physiol. Scand.* 116: 13-20.
- TOKURIKI, M. (1973 a): Electromyographic and joint-mechanical studies in quadrupedal locomotion. I. Walk. - *Jap. J. vet. Sci.* 35: 433-446.
- TOKURIKI, M. (1973 b): Electromyographic and joint-mechanical studies in quadrupedal locomotion. II. Trot. - *Jap. J. vet. Sci.* 35: 525-533.
- TOKURIKI, M. (1974): Electromyographic and joint-mechanical studies in quadrupedal locomotion. III. Gallop. - *Jap. J. vet. Sci.* 36: 121-132.
- TRAIL, T.S. (1841): Notice of the fossil fishes found in the Old Red-Sandstone formation of Orkney, particularly of an undescribed species, *Diplopterus Agassisi*. *Trans. R. Soc. Edinb.* 15(1): 89-92.
- TRAQUAIR, R.H. (1878): On the genus *Rhizodus*. *Proc. R. Soc. Edinb.* 9: 657-660.
- TRAQUAIR, R.H. (1881): On the cranial osteology of *Rhizodopsis*. *Trans. R. Soc. Edinb.* 30: 167-179.
- TRAQUAIR, R.H. (1881): Notice of new fish remains from the Black-band Ironstone of Borough Lee, near Edinburgh. *Geol. Mag.* (2)8: 34-37.
- TRAQUAIR, R.H. (1881): Report on the fossil fishes collected by the Geological Survey of Scotland in Eskdale and Liddesdale. I. Ganoidei. - *Trans. R. Soc. Edinb.* 30(1): 15-71.
- TRAQUAIR, R.H. (1888): Notes on the nomenclature of the fishes of the Old Red Sandstone of Great Britain. - *Geol. Mag.* (3)5: 1-12.
- TRAQUAIR, R.H. (1890): List of the fossil Dipnoi and Ganoidei of Fife and the Lothians. - *Proc. R. Soc. Edinb.* 17: 385-400.

- TRAQUAIR, R.H. (1893): Notes on the Devonian fishes of Campbelltown and Scaumenac Bay in Canada. - No. 3. Fishes from the Upper Devonian of Dalhousie, Scaumenac Bay. - Geol. Mag. (3)10: 262-267.
- TRAQUAIR, R.H. (1901): Notes on the Lower Carboniferous fishes of Eastern Fisheshire. - Geol. Mag. 4: 110-114.
- TREWAVAS, E., WHITE, E.I., MARSHALL, N.B. & TUCKER, D.W. (1955): Kommentar zu ROMER (1955): "Herpetichthyes, Amphibioidei, Choanichthyes or Sarcopterygii?" Ohne Titel. - Nature 176: 126-127.
- URBAN, E.K. (1965): Quantitative study of locomotion in teiid lizards. - Anim. Beh. 13 (4): 513-529.
- UYENO, T. (1991): Observation on locomotion and feeding of released coelacanth, *Latimeria chalumnae*. - Env. Biol. Fishes 32: 267-273.
- VERHAAGH, M. (1993): Arten als dynamische Einheiten der Natur - Eine kritische Betrachtung. - Carolinea Beiheft 8: 31-39.
- VETTER, B. (1881): Die Fische aus dem lithographischen Schiefer im Dresdener Museum. - Mitt. k. miner. geol. Mus. Dresden 4: 1-118.
- VIALLETON, L. (1924): Membres et ceintures des vertébrés tétrapodes. - 710 S. (Gaston Doin, Paris).
- VOLLMER, G. (1975): Evolutionäre Erkenntnistheorie. Angeborene Erkenntnisstrukturen im Kontext von Biologie, Psychologie, Linguistik, Philosophie und Wissenschaftstheorie. 209 S. (Hirzel, Stuttgart).
- VOLLMER, G. (1982): Was können wir wissen? Eigenart und Reichweite menschlichen Erkennens. - S. 114-149 in: WENDT, H. & LOACKER, N. (Hrsg.): Kindlers Enzyklopädie „Der Mensch“. Bd. I: Im Vorfeld des Menschen. (Kindler, Zürich).
- VOLLMER, G. (1985): Was können wir wissen? 1. Die Natur der Erkenntnis. Beiträge zur Evolutionären Erkenntnistheorie. 337 S. (Hirzel, Stuttgart).
- VOLLMER, G. (1986): Was können wir wissen? 2. Die Erkenntnis der Natur. Beiträge zur modernen Naturphilosophie. 305 S. (Hirzel, Stuttgart).
- VOLLMER, G. (1987): Eine kopernikanische Wende? Zur Kritik an der Evolutionären Erkenntnistheorie. S. 81-113 in: LÜTTERFELDS, W. (Hrsg.): Transzendente oder evolutionäre Erkenntnistheorie? (Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt).
- VOLLMER, G. (1993): Ist unser Auge sonnenhaft? Evolutionsbiologie und menschliches Erkennen. S. 125-139 in: VOLAND, E. (Hrsg.): Evolution und Anpassung. Warum die Vergangenheit die Gegenwart erklärt. (Hirzel, Stuttgart).
- VOLLMER, G. (1995): Auf der Suche nach der Ordnung. Beiträge zu einem naturalistischen Welt- und Menschenbild. 196 S. (Hirzel, Stuttgart).
- VOROBYEVA, E.I. (1967): Triasovyy ceratod iz južnoj Fergany i nekotorye zamečaniya o sisteme i filogenii ceratodontid. (Ein triassischer Ceratode aus dem südlichen Fergana und einige Bemerkungen zum System und zur Phylogenese der Ceratodontiden). - Paleont. Žurn. (Palaeont. J.) 1967(4): 102-111.
- VOROBYEVA, E.I. (1977): Morfologiya i osobennosti evolyutsii kisteperykh ryb (Morphologie und Besonderheiten der Evolution der Quastenflosser). - Trudy Paleont. Inst. 163: 1-240.
- VOROBYEVA, E.I. (1980): Observations on two rhipidistian fishes from the Upper Devonian of Lode, Latvia. - Zool. J. Linn. Soc. 70: 191-201.
- VOROBYEVA, E.I. (1984): Some procedural problems in the study of tetrapod origins. - Proc. Linn. Soc. New South Wales 107(3): 409-418.
- VOROBYEVA, E.I. (1985): On the evolution of cranial structures in crossopterygians and tetrapods. Fortschr. Zool. 30: 123-133.
- VOROBYEVA, E.I. (1986): The current state of the problem of amphibian origin. - S. 25-28 in: ROČEK, Z. (ed.): Studies in herpetology. (Charles University, Prague).
- VOROBYEVA, E.I. (1991): The fin-limb transformation: paleontological and embryological evidence. S. 339-345 in: HINCHLIFFE, J.R., HURLE, J.M. & SUMMERBELL, D. (eds.): Developmental patterning of the vertebrate limb. (Plenum Press, New York).
- VOROBYEVA, E.I. (1992): The role of development and function in formation of «tetrapod-like» pectoral fins. - Zh. Obshch. Biol. 53: 149-158.
- VOROBYEVA, E.I. (1994): Role of developmental processes in the fin-limb transformations. - Russ. J. Dev. Biol. 25(4): 232.
- VOROBYEVA, E.I. (1995): The shoulder girdle of *Panderichthys rhombolepis* (GROSS). (Crossopterygii), Upper Devonian, Latvia. - Geobios, M.S. 19: 285-288.
- VOROBYEVA, E.I. & HINCHLIFFE, J.R. (1991): Problema transformacij plavnikov ryb v tetrapodnye konečnosti (Mit englischer Zusammenfassung: On the transformation of fish fins into tetrapod limbs). - Zh. Obshch. Biol. 52(2): 192-204.
- VOROBYEVA, E.I. & HINCHLIFFE, J.R. (1996): From fins to limbs. Developmental perspectives on paleontological and morphological evidence. - Evol. Biol. 29: 263-311.
- VOROBYEVA, E.I. & KUZNETSOV, A. (1992): The locomotor apparatus of *Panderichthys rhombolepis* (GROSS), a supplement to the problem of fish-tetrapod transition. S. 131-140 in: MARK-KURIK, E. (ed.): Fossil fishes as living animals. (Academy of Science of Estonia, Tallinn).
- VOROBYEVA, E.I. & LYARSKAYA, L.A. (1968): Ostatki kisteperych i dvojakodyčaščich iz Amatskich sloev Latvii i ich zachoronecie (Überreste der Quastenflosser und Lungenfische der Amatski-Schichten Letlands). S. 71-86 in: OBRUCHEV, D.V. (ed.): Očerki po filogenii i sistematike iskopaemykh ryb i besčeljustnykh. (Abriß über Phylogenie und Systematik fossiler Fische und Kieferloser). (Izdatel'stvo NAUKA, Moskwa).
- VOROBYEVA, E.I. & OBRUCHEV, D.V. (1964): Podklass Sarcopterygii (Unterklasse Sarcopterygii). S. 268-321 in: ORLOV, Y.A. (ed.): Osnovy Paleontologii. 11. Besčeljustnyye, ryby (Grundlagen der Paläontologie. 11. Kieferlose, Fische). („NAUKA“ SSSR, Moskwa).
- VOROBYEVA, E.I. & SCHULTZE, H.-P. (1991): Description and systematics of panderichthyid fishes with comments on their relationship to tetrapods. S. 68-109 in: SCHULTZE, H.P. & TRUEB, L. (eds.): Origin of the higher groups of tetrapods. Controversy and consensus. (Comstock Publ., Ithaca).
- VOROBYEVA, E.I. & SMIRNOV, S.V. (1989): The evolution of the amphibian sound-conducting apparatus. Fortschr. Zool. 35: 256-257.
- VOROBYEVA, E.I. & TSESSARSKII, A.A. (1986): K proischoždeniju pozvonkov u nižichykh Tetrapoda (mit englischer Zusammenfassung: On origin of vertebrae in lower tetrapods). Zh. Obshch. Biol. 47(6): 735-747.
- VOROBYEVA-LOCHINA, E.I. (1959): Novyy rod kisteperych ry *Platycephalichthys* iz verchnego devonija r. Lovat (Eine neue Quastenflossergattung *Platycephalichthys* aus dem Oberdevon des Lovat). - Paleont. Žurn. (Palaeont. J.) 3: 95-106.
- VOSS, T. (1986): Hydraulische Konstruktion als formative Bedingung extra-embryonaler Organe in Onto- und Phylogenese. 190 S. (Staatssexamensarbeit Fachb. Biol. Univ. Frankfurt/M.).
- VOSS, T. (1989): Beispiele für richtende Konstruktionszwänge. - S. 69-84 in: EDLINGER, K. (Hrsg.): Form und Funktion. Ihre stammesgeschichtlichen Grundlagen. (WUV-Universitätsverlag, Wien).
- VOSS, T. (1992): Über den Zusammenhang von konstruktiven Abänderungen und generativem Erfolg von Biokonstruktionen. Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges. 38: 157-178.
- VOSS, T. (1995): Die Evolution ontogenetischer Entwicklungsschritte: Der Übergang von Falt- zu Spaltammon als konstruktionsmorphologisches Problem. Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges. 43: 105-148.
- WAHLERT, G. von (1968): *Latimeria* und die Geschichte der Wirbeltiere. Eine evolutionsbiologische Untersuchung. Fortschr. Evolutionsforsch. 4: 1-125.
- WAHLERT, G. von & WAHLERT, H. von (1962): Funktion und biologische Bedeutung der Quastenflossen. - Natur u. Museum 92: 7-12.
- WAHLERT, G. von & WAHLERT, H. von (1967): Bau und Funktion der paddelförmigen Unpaarflossen von *Latimeria chalumnae* J.L.B. SMITH (Actinistia, Osteichthyes). - Stuttg. Beitr. Naturk. 172: 1-3.

- WAKE, D.B. (1979): The endoskeleton: the comparative anatomy of the vertebral column and ribs. - S. 192-237 in: WAKE, M.H. (ed.): Hyman's comparative vertebrate anatomy. (3rd ed.). (University of Chicago Press, Chicago).
- WAKE, M.H. (ed.) (1979): Hyman's comparative vertebrate anatomy. (3rd ed.). 788 S. (The University of Chicago Press, Chicago).
- WALKER, W.F., Jr. (1971): A structure and functional analysis of walking in the turtle, *Chrysemys picta marginata*. J. Morph. 134: 195-214.
- WALKER, W.F., Jr. (1987): Functional anatomy of the vertebrates. An evolutionary perspective. - 781 S. (Saunders, Philadelphia).
- WALKER, W.F., Jr. & LIEM, K.F. (1994): Functional anatomy of the vertebrates. An evolutionary perspective. (2nd ed.). 788 S. (Saunders, Fort Worth).
- WALLACE, A.R. (1870): Beiträge zur Theorie der natürlichen Zuchtwahl. - 434 S. (Eduard Besold, Erlangen).
- WANG, T., CARRIER, D.R. & HICKS, J.W. (1997): Ventilation and gas exchange in lizards during treadmill exercise. - J. exp. Biol. 200: 2629-2639.
- WARREN, A.A., JUPP, R. & BOLTON, B. (1986): Earliest tetrapod trackways. - *Alcheringa* 10(1): 183-186.
- WARREN, J.W. & WAKEFIELD, N.A. (1972): Trackways of tetrapod vertebrates from the Upper Devonian of Victoria, Australia. - *Nature* 238: 469-470.
- WATSON, D.M.S. (1913): On the primitive tetrapod limb. - *Anat. Anz.* 44: 24-27.
- WATSON, D.M.S. (1921): On the coelacanth fish. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (9)8: 320-337.
- WATSON, D.M.S. & DAY, H. (1916): II. Notes on some palaeozoic fishes. - *Manch. Mem.* 60(2): 1-48.
- WATSON, D.M.S. (1926): The evolution and origin of the Amphibia. - *Phil. Trans. R. Soc. Lond. (B)* 214: 189-257.
- WATSON, D.M.S. & GILL, E.L. (1923): The structure of certain palaeozoic Dipnoi. - *Zool. J. Linn. Soc.* 35: 163-216.
- WEBB, P.W. (1984): Der Fischkörper: Form und Bewegung. - *Spektr. Wissensch.* 1984: 84-97.
- WEDIN, B. (1955): Embryonic segmentation in the head. 115 S. (Lundgrens Söners, Malmö).
- WEINGARTEN, M. (1985): Zur Kritik der vergleichenden Morphologie und Homologienforschung. Eine Diskussionsbemerkung. Aufsätze u. Red. senckenb. naturf. Ges. 35: 189-193.
- WEINGARTEN, M. (1988): Organismuslehre und Evolutionstheorie. Historische und systematische Rekonstruktion. 426 S. (Inauguraldissertation am Fachbereich Gesellschaftswissenschaften und Philosophie der Philipps-Universität, Marburg).
- WEINGARTEN, M. (1993): Organismen Objekte oder Subjekte der Evolution? Philosophische Studien zum Paradigmawechsel in der Evolutionsbiologie. - 314 S. (Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt).
- WEINGARTEN, M. & GUTMANN, M. (1994): Kann Erkenntnistheorie in Naturwissenschaft aufgelöst werden? S. 91-108 in: BIEN, G., GIL, T. & WILKE, J. (Hrsg.): „Natur“ im Umbruch. (Frommann-Holzboog, Stuttgart).
- WEISSFLOG, A., MASCHWITZ, U., DISNEY, R.H.L. & ROŚCISZEWSKI, K. (1995): A fly's ultimate con. - *Nature* 378: 137.
- WEITZEL, K. (1926): *Conchopoma gadiforme* KNER, ein Lungenfisch aus dem Rotligenden. - *Abh. Senck. Naturf. Ges.* 40:
- WELLBURN, E.D. (1900): On the genus *Megalichthys*, AGGASSIZ: its history, systematic position, and structure. *Proc. Yorks. Geol. Polyt. Soc. N.S.* 14: 52-71.
- WESTNEAT, M.W., HOESE, W., PELL, C.A. & WAINWRIGHT, S.A. (1993): The horizontal septum: mechanisms of force transfer in locomotion of scombrid fishes (Scombridae, Perciformes). - *J. Morph.* 217: 183-204.
- WESTOLL, T.S. (1938): Ancestry of the tetrapods. - *Nature* 141: 127-128.
- WESTOLL, T.S. (1943 a): The origin of the primitive tetrapod limb. - *Proc. R. Soc. Lond.* 131: 373-393.
- WESTOLL, T.S. (1943 b): The origin of the tetrapods. - *Biol. Rev.* 18: 78-98.
- WESTOLL, T.S. (1958): The lateral fin-fold theory and the pectoral fins of ostracoderms and early fishes. S. 180-211 in: WESTOLL, T.S. (ed.): *Studies on fossil vertebrates.* (Athlone Press, London).
- WESTOLL, T.S. (1961): A crucial stage in vertebrate evolution: fish to land animal. - *Proc. R. Inst. G.B.* 38: 600-618.
- WHITE, E.I. (1925): Two new fossil species of *Epiceratodus* from South Australia. - *Ann. Mag. Nat. Hist.* 16: 139-146.
- WHITEAVES, J.F. (1881): On some remarkable fossil fishes from the Devonian rocks of Scaumenac Bay, P.Q. with descriptions of a new genus and three new species. - *Can. Nat.* 10: 27-35.
- WHITEAVES, J.F. (1889): Illustrations of the fossil fishes of the Devonian rocks of Canada. II. - *Proc. Trans. R. Soc. Canada.* 6(4): 77-96.
- WHITFORD, W.G. & HUTCHISON, V.H. (1965): Gas exchange in salamanders. - *Physiol. Zool.* 38: 228-242.
- WICKLER, W. (1972): Verhalten und Umwelt. 193 S. (Hoffmann und Campe, Hamburg).
- WIEDERSHEIM, R. (1880): Das Skelet und Nervensystem von *Lepidosiren annectens* (*Protopterus ang.*). - *Jen. Z.* 14: 155-192.
- WIEDERSHEIM, R. (1892): Das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere. Mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen Amphibien und Reptilien. 266 S. (Gustav Fischer, Jena).
- WIEDERSHEIM, R. (1907): Einführung in die vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. - 471 S. (Gustav Fischer, Jena).
- WIEST, F.C. (1995): The specialized locomotory apparatus of the freshwater hatchfish family Gasteropelecidae. *J. Zool., Lond.* 236: 571-592.
- WILLARD, B. (1935): Chemung tracks and trails from Pennsylvania. - *J. Paleont.* 9(1): 43-56.
- WILLEMSE, J.J. (1965): Functional anatomy of the myosepta in fishes. - *Proc. Ned. Akad. Wet.* (C) 68: 58-63.
- WILLIAMSON, W.C. (1837): Fossil salmon. *Phil. Mag.* 11. (Zitiert nach WOODWARD 1891).
- WILLISTON, S.W. (1899): A new species of *Sagenodus* from the Kansas Coal Measures. - *Kansas Univ. Quart., Ser. A* 8(4): 175-181.
- WILLMANN, R. (1993 a): Arten als dynamische Einheiten der Natur. - *Carolinea Beiheft* 8: 23-30.
- WILLMANN, R. (1993 b): Hypothetisch reale Arten, das Biospezies-Konzept und die Relativität des Wissens. - *Carolinea Beiheft* 8: 40-44.
- WINK, C.S., ELSEY, R.M., ONGE, M.S. & ZIMNY, M.L. (1989): Neural elements in cruciate ligaments and menisci of the knee joint of the American alligator, *Alligator mississippiensis*. - *J. Morph.* 202: 165-172.
- WITTGENSTEIN, L. (1921): *Tractatus logico-philosophicus.* Logisch-philosophische Abhandlungen. Edition Suhrkamp 12 (1963): 115 S. (Suhrkamp, Frankfurt/M.).
- WITTGENSTEIN, L. (1929-48): *Zettel.* ANSCOMBE, G.E.M. & WRIGHT, G.H. von (Hrsg.) (1967), 125 S. (Blackwell, Oxford).
- WITTGENSTEIN, L. (1930): *Philosophische Bemerkungen.* - *Werkausgabe* (1984) Bd. 2, 319 S. (Suhrkamp, Frankfurt/M.).
- WITTGENSTEIN, L. (1933/34): *Das Blaue Buch.* - *Werkausgabe* (1984) Bd. 5, S. 15-116 (Suhrkamp, Frankfurt/M.).
- WOODWARD, A.S. (1890): A synopsis of the fossil fishes of the English Lower Oolites. - *Proc. Geol. Assoc.* 11: 285-306.
- WOODWARD, A.S. (1891): *Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History)* 2. 567 S. (British Museum (Natural History), London).
- WOODWARD, A.S. (1906): On a Carboniferous fish fauna from the Mansfield District, Victoria. - *Mem. Nat. Mus. Victoria* 1: 1-32.
- WOODWARD, A.S. (1909): *The fossil fishes of the English Chalk.* V S. 153-184 (Palaeontological Society, London).
- WOODWARD, A.S. (1916): *The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck Formations.* I. - 48 S. (Palaeontological Society, London).
- WOODWARD, A.S. (1942): Some new and little-known Upper Cretaceous fishes from Mount Lebanon. - *Ann. Mag. Nat. Hist.* (11)9(56): 537-568.
- WOLPERT, L. (1969): Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation. - *J. Theor. Biol.* 25: 1-47.

- WOROBJEWA, E.I. (1973): Einige Besonderheiten im Schädelbau von *Panderichthys rhombolepis* (GROSS) (Pisces, Crossopterygii) - Palaeontogr. Abt. A 143: 221-229.
- WOROBJEWA, E.I. (1975 a): Bemerkungen zu *Panderichthys rhombolepis* (GROSS) aus Lode in Lettland (Gauja-Schichten, Oberdevon). - N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 5: 315-320.
- WOROBJEWA, E.I. (1975 b): Formenvielfalt und Verwandtschaftsbeziehungen der Osteolepidida (Crossopterygii, Pisces). Paläont. Z. 49: 44-55.
- WUKETTIS, F.M. (1986): Evolution as a cognition process: towards an evolutionary epistemology. - Biol. Phil., 1: 191-206.
- WUKETTIS, F.M. (1995): Evolutionstheorien. Historische Voraussetzungen, Positionen, Kritik. 197 S. (Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt).
- YOKOUCHI, Y., SASAKI, H. & KUROIWA, A. (1991): Homeobox gene expression correlated with the bifurcation process of limb cartilage development. - Nature 353: 443-445.
- YOUNG, B.A. (1993): On the necessity of an archetypal concept in morphology: With special reference to the concepts of "structure" and "homology" - Biol. Phil. 8: 225-248.
- YOUNG, G.C., BARWICK, R.E. & CAMPBELL, K.S.W. (1989): Pelvic girdles of lungfishes (Dipnoi). - S. 59-75 in: LEMAITRE, R.E. (ed.): Pathways in geology. (Melbourne).
- YOUNG, G.C., LONG, J.A. & RITCHIE, A. (1992): Crossopterygian fishes from the Devonian of Antarctica: systematics, relationships and biogeographic significance. - Rec. Austr. Mus. 14: 1-77.
- YOUNG, J. (1866): Notice of new genera of Carboniferous Glyptodipterines. - Q. J. Geol. Soc. Lond. 22: 596-608.
- YOUNG, J.Z. (1981): The life of vertebrates. (3rd ed.) - 645 S. (Clarendon Press, Oxford).
- YU, X.B. (1990): Cladistic analysis of sarcopterygian relationships, with a description of three new genera of Porolepiformes from the lower Devonian of Yunnan, China. - (Ph.D. Dissertation, Yale University). (Zitiert nach THOMSON 1994).
- ZANDER, C.-D. (1972): Beziehungen zwischen Körperbau und Lebensweise bei Blenniidae (Pisces) aus dem Roten Meer. I. Äußere Morphologie. - Mar. Biol. 13: 238-246.
- ZANDER, C.-D. (1980): Schleimfisch- und Grundelartige. S. 160-176, 178-188 in: GRZIMEK, B. (Hrsg.): Grzimeks Tierleben. 5. Fische 2/Lurche. (DTV, München).
- ZARDOYA, R. & MEYER, A. (1996): The complete nucleotide sequence of the mitochondrial genome of the lungfish (*Protopterus dolloi*) supports its phylogenetic position as a close relative of land vertebrates. - Genetics 142: 1249-1263.
- ZITTEL, K.A. von (1887): Handbuch der Palaeontologie. III. Vertebrata. - 900 S. (Oldenbourg, München).

Anhang:

Abkürzungen der zitierten Sammlungen:

AMNH	American Museum of Natural History, New York	NHT	Nigel Trewin private collection, Aberdeen
ANSP	Academy of Natural Sciences of Philadelphia	NMC	National Museum of Canada, Ottawa
BMNH	British Museum (Natural History), London	NMV	Museum of Victoria, Melbourne
IGS GSM	Institute of Geological Science, London (British Geological Survey, Murchison House, Edinburgh)	QUB	Queen's University, Belfast
KUVP	Museum of natural History, University of Kansas, Lawrence	SMC	Sedgwick Museum, Cambridge
MGUH	Geological Museum of Copenhagen University	SMNH	Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm
MHNM	Musée d'Histoire naturelle de Miguasha, Nouvelle	SMNK	Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe
		RSMGY	Royal Scottish Museum, Edinburgh
		UMZC	University Museum of Zoology, Cambridge