

# Vom Fisch zum Vierbeiner – eine neue Sicht zu einem berühmten Übergang

Reinhard Junker, Rosenbergweg 29, 72270 Baiersbronn

**Zusammenfassung:** Die Eroberung des Landes ist ein Meilenstein in der Geschichte der Wirbeltiere. Bis vor kurzem galt die Abfolge vom Quastenflosser *Eusthenopteron* zum „ersten Amphib“ *Ichthyostega* als der Weg, auf dem dieser Übergang beschränkt wurde. Zwischen beiden Formen besteht eine erhebliche morphologische Kluft. Neue Fossilfunde tetrapodenähnlicher Fische, vor allem *Panderichthys*, scheinen diesen Sprung zu verkleinern. *Panderichthys* ist jedoch eindeutig ein Fisch und in manchen Merkmalen weniger passend als Vorläufer von Tetrapoden (Vierbeiner) als *Eusthenopteron*. Die ältesten Fossilfunde aus dem Frasnium (unteres Oberdevon), die den Tetrapoden zugerechnet werden, sind zudem älter als *Panderichthys*; ihre Tetrapodennatur ist allerdings nicht gesichert, da das entscheidende Merkmal des typischen Baus der Gliedmaßen mit Fingern nicht fossil überliefert ist. Im Kopfbereich weisen diese mutmaßlichen Tetrapoden-Frühformen erstaunliche Spezialisierungen auf, deren Vorgeschichte fossil nicht dokumentiert ist. Über die Herkunft der ersten Tetrapoden geben diese ältesten Fossilformen daher wenig Aufschluß.

Zu den nachfolgenden Formen des Famenniums (oberes Oberdevon) gehören mit *Ichthyostega* und *Acanthostega* zwei sehr gut erhaltene Gattungen. Einige weitere Formen aus diesem Zeitraum sind dagegen nur bruchstückhaft erhalten. Das berühmte *Ichthyostega* hat seinen Status als „erstes Amphib“ aufgrund neuer Erkenntnisse möglicherweise eingebüßt. Es ist zwar eindeutig ein Tetrapode, lebt aber dennoch wahrscheinlich vornehmlich im Wasser. Der gleichalte Tetrapode *Acanthostega* mit acht Fingern gilt sogar als ausschließlich wasserlebend. Mit dieser Einschätzung geht ein Paradigmenwechsel in den Evolutionsvorstellungen zur Entstehung der Tetrapoden einher: Die fünfgliedrige Vierbeiner-Extremität dürfte bereits im Wasser entstanden sein, nicht erst bei der Eroberung des Landes.

Die evolutionären Zusammenhänge der einzelnen Formen des Oberdevons untereinander und mit jüngeren Tetrapoden des Karbons sind unklar. In evolutionstheoretischer Sichtweise muß mit mehreren Linien im Oberdevon gerechnet werden, von denen eine, eventuell aber auch zwei oder mehrere zu den landlebenden Formen des Karbons überleitet. Allerdings besteht zwischen den im wesentlichen wasserlebenden Devon-Gattungen und den ältesten landlebenden Formen des Karbons eine erhebliche Überlieferungslücke von ca. 20 Millionen Jahren („Romers Gap“). Die nach dieser Lücke fossil überlieferten Tetrapode zeigen eine enorme Formenfülle, wobei auch die am

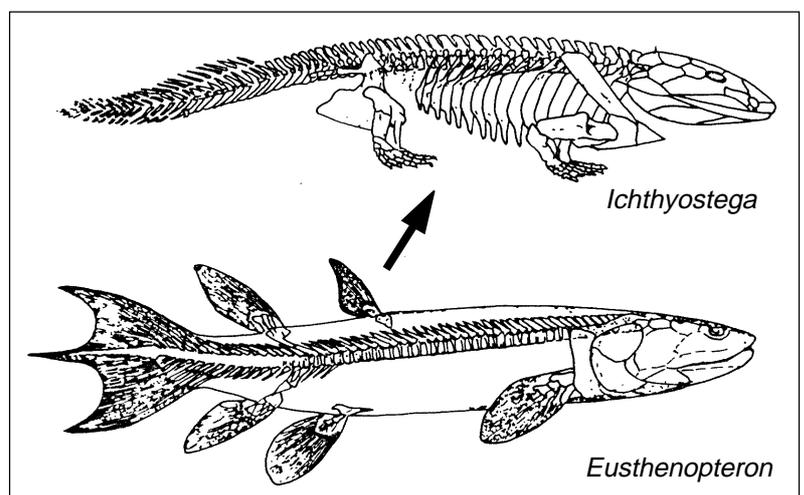
meisten abgeleiteten („höherentwickelten“) Gattungen zu den ältesten gehören. Deren evolutionärer Ursprung ist unbekannt. Manche Argumente sprechen dafür, daß die oberdevonischen Formen gar nicht zu den karbonischen Tetrapoden überleitet, sondern eine Sackgasse darstellen.

Das Merkmalsmuster der oberdevonischen Gattungen ist in evolutionstheoretischer Perspektive schwer zu verstehen: Besonders bei *Acanthostega* sprechen manche Merkmale deutlich dafür, daß diese Formen primärwasserlebend waren (die Tetrapodenmerkmale also im Wasser entstanden), ebenso gewichtige Merkmale deuten jedoch darauf hin, daß sie von landlebenden Formen abstammen, also sekundärwasserlebend sind (wobei dann die Herkunft der landlebenden Vorläufer völlig im Dunkeln wäre). Dieses Dilemma ist derzeit evolutionstheoretisch ungelöst. Unklar sind auch die Selektionsdrücke, die zur Tetrapodenextremität und anderen Tetrapoden-Merkmalen geführt haben könnten, und zwar sowohl im Szenario einer primären als auch einer sekundären Wasserlebensweise des oberdevonischen Gattungen. Daraus ergeben sich grundsätzliche Anfragen an evolutionstheoretische Szenarien.

## Ein berühmter Übergang

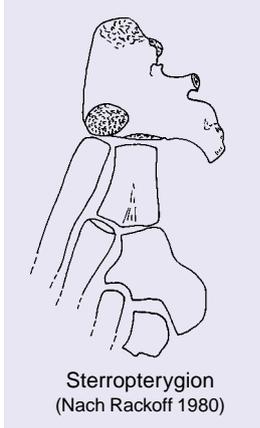
Der Schritt vom Wasser als Land gehört wohl zu den bekanntesten Beispielen für mutmaßliche evolutionäre Übergänge. Evolutionär gesehen muß dieser Schritt vielfach erfolgt sein, bei Pflanzen, bei wirbellosen Tieren wie z. B. den Gliederfüßern und bei den Wirbeltieren (Tiere mit Innenskelett und einer Wirbelsäule). Bei den Wirbeltieren ist der

Abb. 1: Der berühmte Fisch-Amphib-Übergang von dem Fleischflosser (Quastenflosser) *Eusthenopteron* zum „Uramphib“ *Ichthyostega*.



## Wie gut ist die Abfolge *Eusthenopteron* (Osteolepiformes) – Tetrapoden begründet?

Der Quastenflosser *Eusthenopteron* gilt unter den Fischen weithin als geeignetster Vorfahre der Tetrapoden. Er gehört zur Fleischflosser-Untergruppe der Osteolepiformes (vgl. Tab. 1 zur Taxonomie). Diese Gruppe ist mit den frühen Tetrapoden durch folgende Merkmalskomplexe verbunden: Knochenmuster des Schädels, innere Nasenöffnungen, Bau der Zähne, Bau der Wirbel und Bau der Extremitäten. (Verschiedene Autoren nennen hier jedoch jeweils verschiedene Merkmale.) In einzelnen Merkmalen stehen manche Gattungen der Osteolepiformes zwar den Tetrapoden näher als *Eusthenopteron*, doch sind diese Gattungen insgesamt weniger gut erhalten. So steht *Sterropterygion* im Bau der Extremitäten



den Tetrapoden näher als *Eusthenopteron* (RACKOFF 1980), von dieser Gattung ist jedoch nur die Brustflosse bekannt (kleine Abb. in der Mitte). Die Wirbeltypen von *Osteolepis* stehen den Tetrapoden näher als die Wirbel von *Eusthenopteron* (PANCHEN 1977, 303). Der „tetrapodenähnlichste Fisch“ *Panderichthys* (Abb. 8) hat nur zwei Paar Extremitäten; diese aber sind den Tetrapoden unähnlicher als die Extremitäten vieler Fleischflosser. Schwierigkeiten bei der Bestimmung passender Vorläufer bereiten auch die Variationsbreite

relevanter Merkmale und eine größere Anzahl von Parallelentwicklungen und Konvergenzen innerhalb der Osteolepiformes (WOROBEWA 1975, 45, 51). *Eusthenopteron* (Abb. 1) gilt daher nicht als der Vorläufer der Tetrapoden schlechthin, sondern dient als *insgesamt* relativ passender Referenzorganismus.<sup>1</sup>

Eine Minderheit von Forschern favorisiert die Lungenfische als nächste Fischverwandte der Tetrapoden. Die heutigen Lungenfische stehen in der Weichteil-anatomie den Tetrapoden in der Tat recht nahe, doch unterscheiden sich die fossilen Formen von den heute lebenden und über ihre Weichteil-anatomie kann nichts gesagt werden. Doch auch osteologische Merkmale (Knochenbau)

weisen nach Auffassung von ROSEN et al. (1981) auf eine engere Verwandtschaft zwischen Lungenfischen und Tetrapoden hin. Hintergrund der unterschiedlichen Auffassungen sind Meinungsunterschiede über bestimmte Merkmale und umstrittene Homologieverhältnisse. So betrachten ROSEN et al. (1981) die Gemeinsamkeiten zwischen Osteolepiformes und Tetrapoden als konvergent. Bei diesen Bewertungs-Unterschieden könnten auch Voreingenommenheiten eine erhebliche Rolle spielen.<sup>2</sup>

Schritt an Land vereinfacht als Übergang vom Fisch zum Amphib bekannt. Jedem, der sich ein wenig in der Evolutionsbiologie auskennt, dürfte das „Paar“ *Eusthenopteron* („Noch Fisch“) – *Ichthyostega* („Schon Amphib“, „Uramphib“) als Standard-Lehrbuchbeispiel schon begegnet sein (vgl. Abb. 1).

**Tetrapoden.** Tetrapoden (= Vierbeiner) sind Wirbeltiere mit vier Beinen. Die Gliedmaßen weisen einen charakteristischen Skelettbau auf: Mit dem Schultergürtel ist der Oberarm- bzw. Oberschenkelknochen (Humerus bzw. Femur) gelenkig verbunden, dann folgen ein Knochenpaar (Ulna und Radius bzw. Tibia und Fibula) sowie Hand- bzw. Fußwurzelknochen und Finger- bzw. Zehenknochen (Phalangen) (Abb. 2). Die meisten Tetrapoden leben an Land (bzw. auch in der Luft). Einige sind aber auch wasserlebend. In evolutionstheoretischer Deutung werden sie als sekundär wasserlebend eingestuft, d. h. auf Vorläufer zurückgeführt, die früher an Land lebten, so z. B. die Fische *Saurier* und die *Walartigen*. Wie wir im folgenden noch sehen werden, gibt es starke Indizien dafür, daß es unter den Tetrapoden auch primär wasserlebende Formen gab. Diese Arten haben nach evolutionstheoretischer Lesart Beine *im Wasser* erworben.

Evolutionstheoretisch werden die Tetrapoden von Knochenfischen abgeleitet, und zwar von der Untergruppe der Fleischflosser (Sarcopterygier). Der Übergang von Fischen zu Vierbeinern ist einer der bekanntesten Übergänge. In vielen Lehrbüchern ist der Übergang vom Quastenflosser *Eusthenopteron* zum Uramphib *Ichthyostega* abgebildet (Abb. 1). Die Gattung *Eusthenopteron* eignet sich nach Auffassung vieler Autoren insgesamt unter den Fleischflossern am ehesten als Vorläufer der Tetrapoden, doch ist dies nicht unumstritten. Je nach zugrundegelegten Merkmalen oder auch je nach Gewichtung und Homologieeinschätzungen der Merkmale ergeben sich unterschiedliche Affinitäten zwischen Fleischflossergruppen und Tetrapoden (vgl. Kasten „Wie gut ist die Abfolge *Eusthenopteron* (Osteolepiformes) – Tetrapoden begründet?“).

**Umbauten.** Bei einem Übergang von Fischen zu Vierbeinern müssen tiefgreifende Veränderungen erfolgt sein (Abb. 3; vgl. CLACK 2002a, 35; CARROLL 1993, 174ff.): Betroffen sind u. a. das Tragen des Körpers (die Kräfteverhältnisse sind auf dem Land ganz anders als im Wasser; mit Folgen für die Wirbelsäule und die Extremitäten), die Fortbewegungsweise (Extremitäten mit neuer Funktion: die Fortbewegung steht statt der Steuerung im Vordergrund), die Ausbildung eines Halses zur besseren Beweglichkeit des Kopfes (mit Folgen für Schultergürtel, Verbindung Kopf-Wirbelsäule, Muskulatur), der Bau des Schädels (der Kopf muß stabil sein; im

### Tetrapoden = Vierbeiner

(griech: *tetra* = vier, *pous, podos* = Bein)  
 Namengebendes Merkmal:  
 Mehrstrahlige Extremität mit Oberarm-/Oberschenkelknochen (Humerus/Femur), Elle/Schienbein (Ulna/Tibia) und Speiche/Wadenbein (Radius/Fibula), Hand-/Fußwurzelknochen (Carpalia/Tarsalia), Finger-/Zehenknochen (Phalangen).  
 Zu den Tetrapoden gehören Wirbeltiere mit vier Beinen und Formen, die von Vierbeinern abgeleitet werden (z. B. Vögel oder beinlose Schlangen)

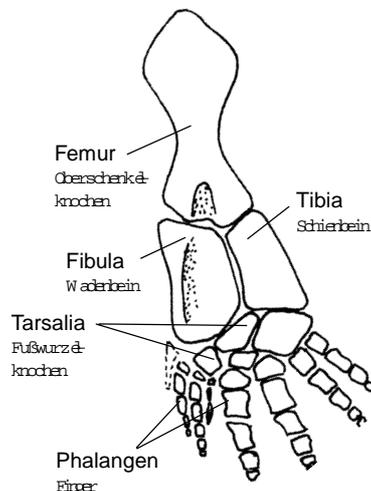


Abb. 2: Tetrapoden-Extremität von *Ichthyostega* mit 7 Fingern. (Nach CLACK 2002a)

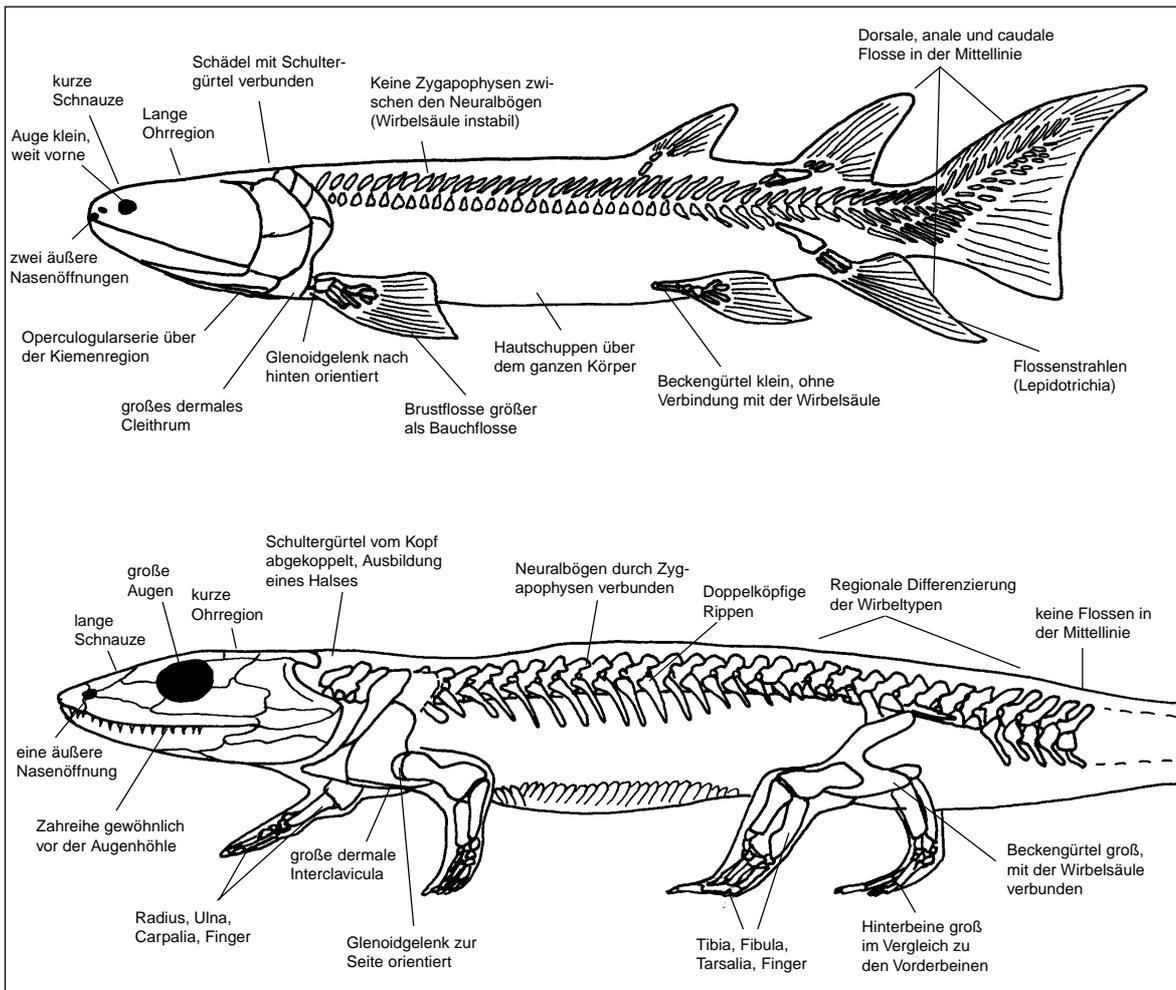


Abb. 3: Skelett eines Fisches ähnlich Eusthenopteron im Vergleich mit einem Tetrapoden wie Dendroperon. Die größeren Unterschiede sind beschriftet. (Nach CLACK 2002a)

Wasser sind dagegen gelenkige Verbindungen von Schädelteilen wichtig für Kiemenatmung), Nahrungsaufnahme, Atmung, Wasserhaushalt, Sinnesorgane (z. B. Schallübertragung; Augen: anderer Brechungsindex) und Fortpflanzung. Evolutionstheoretisch kann ein solcher Vorgang nur schrittweise erfolgen. Dabei muß bedacht werden, daß die einzelnen Organsysteme und Fähigkeiten mehr oder weniger stark miteinander zusammenhängen (vgl. CLACK 2002a, 190).

**Evolutionstheoretische Fragen.** Die Bedeutung dieses Übergangs für die Evolutionsforschung ist offenkundig: Es sind für diesen Schritt **makroevolutionäre Veränderungen** erforderlich. Es stellen sich folgende Fragen:

- Kann dieser Übergang „portioniert“ werden, so daß er von der mechanistischen Seite plausibel gemacht werden kann?
- Werden für einzelne Organsysteme fossile Übergangsserien gefunden? - Können für den evolutiven Erwerb von Neuerungen Selektionsdrücke plausibel gemacht werden?
- Treten die Fossilfunde stratigraphisch (in der Schichtenabfolge) in einer Weise auf, die zu einem evolutionären Ablauf paßt?

**Erste kurze Antworten im Überblick.** Bei grober Betrachtung kann man einige Fragen teilweise bejahen. Man kann die Übergänge teilweise in Teilschritte unterteilen; für einzelne Merkmale gibt es verschiedene Ausprägungen, die in Übergangsserien gestellt werden können, und in der Schichtenfolge aufsteigend nehmen tetrapodenartige Merkmale unter den maßgeblichen Fossilien zu.

*Im Detail* betrachtet treten jedoch zahlreiche Unstimmigkeiten auf. Übergänge erfolgen in vielen Organsystemen recht abrupt und die stratigraphischen Abfolgen entsprechen den mutmaßlichen evolutionären nur teilweise. Ziemlich unklar sind die Selektionsdrücke, die zu den Landanpassungen geführt haben könnten. Diese Probleme sollen weiter unten im einzelnen erläutert und erörtert werden; möglicherweise können sie als Hinweise für eine nicht-evolutionäre Deutung verwendet werden. Diese Alternative könnte darin bestehen, daß die Fossilabfolgen des Devons eine ökologische Sukzession oder ökologische Zonierung widerspiegeln. Um diese Möglichkeit zu untermauern, müssen geologische Befunde herangezogen werden; es sollte z. B. gezeigt werden, daß die relevanten devonischen Schichten schnell abgelagert wurden oder sein konnten.

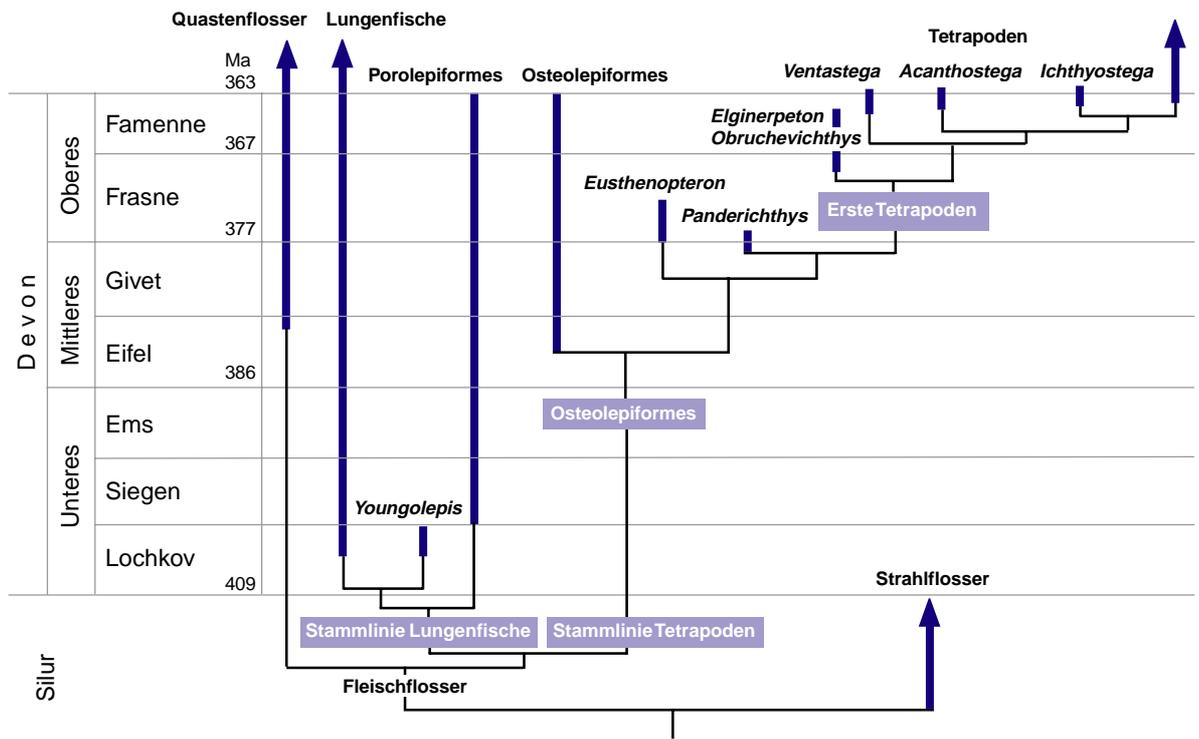


Abb. 4: Stratigraphischer Überblick über frühe Tetrapoden und ihre mutmaßlichen Fischvorläufer. Dicke Linien = Bereiche der Fossilüberlieferung. (Nach CLACK 2002a)

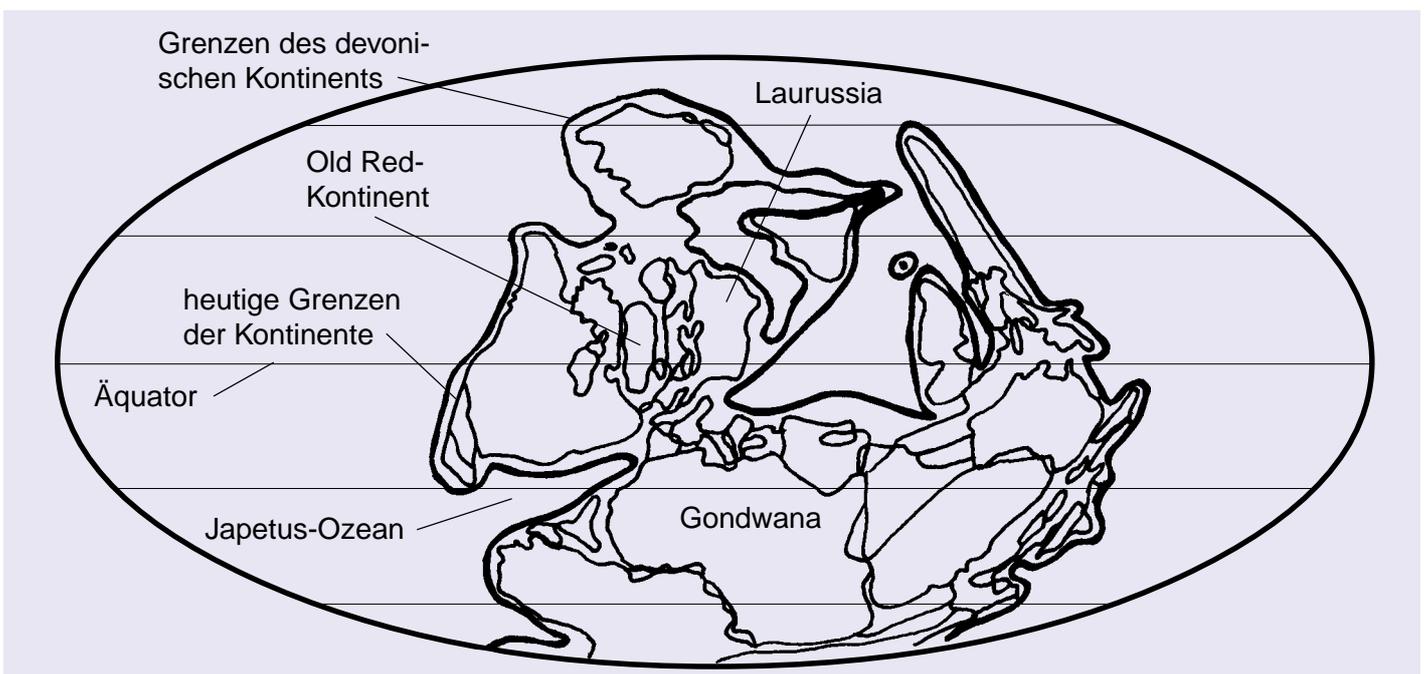
**Stratigraphischer Überblick.** Im weiteren wird vorausgesetzt, daß die relative stratigraphische Abfolge, wie sie in Abb. 4 wiedergegeben ist, der Realität entspricht. Anzumerken ist allerdings, daß bei einigen Funden die genaue stratigraphische Position nicht bestimmt werden konnte; sie erfolgte meist anhand von Pollenfunden. Die meisten Gattungen sind nur von einer einzigen Lokalität bekannt (CLACK 2002a, 109).

Der Übergang von Fischen zu Vierbeinern soll sich im Oberdevon begonnen haben und im Unterkarbon vollendet worden sein. Abb. 4 gibt einen stratigraphischen Überblick über die für diesen Übergang maßgeblichen Fossilformen des Mittel-

und Oberdevons. Neben den gut erhaltenen Gattungen *Eusthenopteron*, *Panderichthys*, *Ichthyostega* und *Acanthostega* wurde eine Reihe von Fossilien gefunden, die nur sehr bruchstückhaft überliefert sind. Ihre Zuordnung zu den Tetrapoden erfolgt anhand indirekter anatomischer Hinweise (Kiefermerkmale oder Merkmale des Schultergürtels oder des Humerus) und ist daher mit Unsicherheiten behaftet; der Bau der Extremitäten ist bei diesen Formen unbekannt. Einige Gattungen wurden erst in den letzten 20 Jahren entdeckt.

Aufgrund des Baus des Schädels und der Extremitäten kommen Fleischflosser aus der Gruppe der Osteolepiformes am ehesten als Vorfahren für

Abb. 5: Paläogeographische Karte der devonischen Kontinente zur Zeit des Oberdevons. (Nach CLACK 2002a)

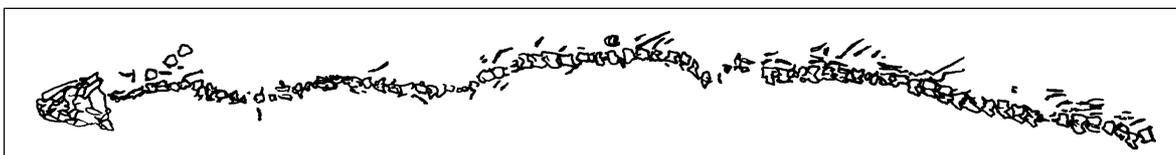


die Tetrapoden in Frage. Fleischflosser, zu denen Quastenflosser wie die berühmte *Latimeria* gehören, sind Fische mit kräftigen, „fleischigen“ Flossen, deren Skelettbau dem der Vierfüßer angenähert ist (vgl. Abb. 1 und 9). *Latimeria* scheidet aber als direkter Vorfahre der Tetrapoden wegen vieler unpassender Merkmale aus. Als dafür am besten passende Gattungen gelten schon länger *Eusthenopteron* (Abb. 2) und *Panderichthys* (Abb. 8).

**Biogeographie.** Die oberdevonischen Tetrapoden-Funde stammen aus Grönland, Litauen, Westrussland, Schottland, Nordamerika und Australien. Im Devon lagen diese Gebiete zwar näher beieinander (Abb. 5); dennoch ist die biogeographische Verbreitung beträchtlich und einer der Gründe, weshalb seit einigen Jahren auch eine mehrfache unabhängige Entstehung der Tetrapoden diskutiert wird.

**Neue Entwicklungen.** Lange Zeit galt *Ichthyostega* aus dem Oberdevon als erster Vierbeiner und zugleich als erstes amphibisch lebendes Landwirbeltier. Der Übergang zum Vierbeiner wurde mit dem Übergang zum (teilweisen) Landleben gleichgesetzt. Der Sprung von *Eusthenopteron* zu *Ichthyostega* (Abb. 1) war erheblich. Durch die neuen Funde der letzten 20 Jahre hat sich an diesem Bild jedoch einiges geändert.

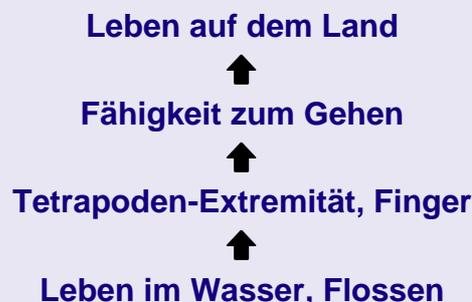
- Der Erwerb der Vierbeinigkeit wird nicht mehr mit dem Übergang zum Landleben gleichgesetzt. Vielmehr gibt es unter evolutionstheoretischen Voraussetzungen starke Argumente dafür, daß die Vierbeinigkeit im Wasser erworben wurde – oder nicht-evolutionstheoretisch ausgedrückt: einige Vierbeiner des Devons haben wahrscheinlich nur im Wasser gelebt, möglicherweise in stark bewachsenen Uferbereichen, in welchen der Besitz einer mehrstrahligen Extremität passend war. Der Übergang vom Wasser ans Land wird evolutionstheoretisch neuerdings dementsprechend in drei Teilschritte unterteilt (Abb. 6): 1. Erwerb der Finger (bzw. der typischen Tetrapoden-Extremität), 2. Fähigkeit zum Gehen, 3. Schritt aufs Land.
- Einige Fossilfunde verkleinern in mancher Hinsicht die Kluft zwischen *Eusthenopteron* und *Ichthyostega*. Allerdings passen diese Formen nicht widerspruchsfrei in eine Zwischenposition.
- *Ichthyostega*, das „erste Amphib“, lebte möglicherweise fast gar nicht amphibisch, sondern hauptsächlich im Wasser. Ob der Weg zu *Ichthyostega* zugleich auch der Weg in Richtung Landleben ist, gilt mittlerweile als ungewiß.



- Strahlflosser (Actinopterygii)
- Fleischflosser (Sarcopterygii)
- Lungenfische (Dipnoi)
- Quastenflosser (Crossopterygii)
- Coelacanthen (Actinistia)
- Rhipidistier
- Porolepiformes
- Osteolepiformes

„**Romers Lücke**“. Nach dem Oberdevon folgt eine markante Überlieferungslücke von ca. 20 Millionen Jahren in der Fossildokumentation der Tetrapoden, die nach dem berühmten Wirbeltierpaläontologen Alfred S. ROMER als „Romer's gap“ (Romers Lücke) bezeichnet wird (vgl. Abb. xx). Erst im Jahr 2002 wurde die Gattung *Pederpes* als erstes gut erhaltenes Fossil beschrieben, das in diese Lücke fällt. Von der Merkmalskombination paßt dieses Fossil nur teilweise in evolutionstheoretische Vorstellungen. Ab dem Viséum (mittleres Unterkarbon) ist dann schlagartig eine enorme Vielfalt an Tetrapoden fossil überliefert, darunter auch ausgesprochen abgeleitete Formen wie die Aistopoda (Abb. 7). Die Vielfalt der Merkmalskombinationen erlaubt keine phylogenetischen Rekonstruktionen. Ebenso ist der Anschluß der oberdevonischen Formen an die unterkarbonischen unklar.

Im folgenden sollen die oberdevonischen Fossilfunde vorgestellt und ihre Relevanz für den Übergang Fisch – Vierbeiner diskutiert werden (vgl. Abb. 4). Als am besten geeignete Ausgangsgattung der Tetrapodenevolution gilt aufgrund des Baus des Schädels und der Extremitäten nach wie vor *Eusthenopteron*, der zur Fleischflosser-Familie der Osteolepididae gehört. Auf *Eusthenopteron* folgt der tetrapodenähnlichste Fisch *Panderichthys* (Abb. 8) und die ähnliche, aber nicht so gut erhaltene Gattung *Elpistostege*. Im Frasnium (unteres Oberdevon) sind *Elginerpeton* (Abb. 19) und *Obruchevich-*



Tab. 1: Taxonomie der wichtigsten in diesem Artikel vorkommenden Fischgruppen (nach CARROLL 1993). Die Rhipidistier gelten heute nicht mehr als monophyletisch; dieses Taxon ist daher nicht mehr so gebräuchlich wie früher. Taxonomische und evolutionäre Vorstellungen sind stark im Fluß und variieren von Autor zu Autor bzw. von Untersuchung zu Untersuchung (vgl. Abb. xx). Die Tabelle kann daher nur eine grobe Orientierung vermitteln. Die berühmte *Latimeria* (das lebende Fossil des Quastenflossers) gehört zu den Coelacanthen („Hohlstachler“). Nach verbreiteter Vorstellung gingen die Tetrapoden aus den Osteolepiformes hervor.

Abb. 6: Der Übergang vom Wasser ans Land kann evolutionstheoretisch in drei Teilschritte unterteilt werden.

Abb. 7: Die extrem spezialisierte Aistopoden-Gattung *Lethiscus*; der älteste Aistopode aus dem Viséum (mittleres Unterkarbon). (Nach CARROLL 1992)

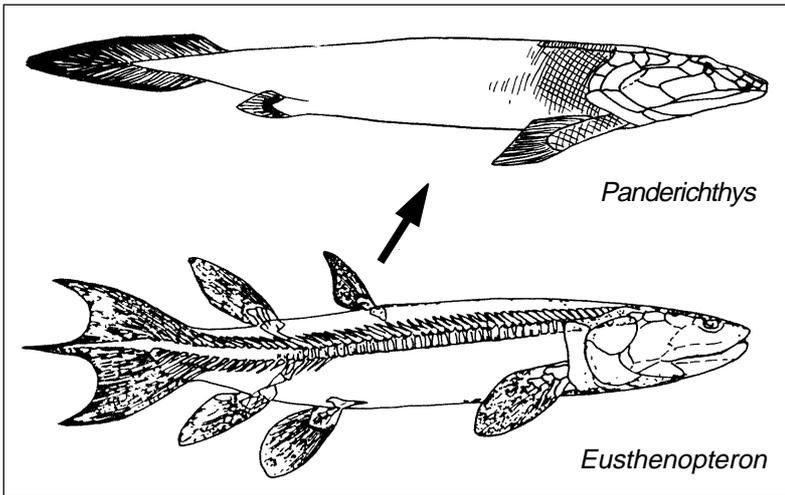


Abb. 8: Von Eusthenopteron zu Panderichthys aus dem unteren Oberdevonist ein deutlicher Sprung zu verzeichnen. (Nach CLACK 2002a)

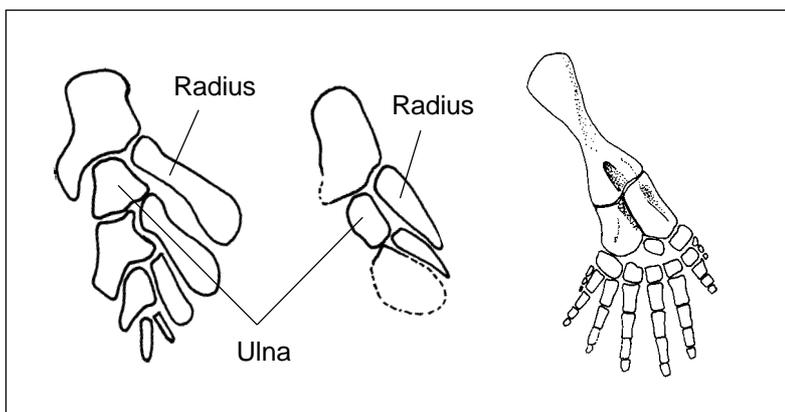
*thys* überliefert, die als älteste Tetrapoden gelten. Allerdings weisen diese Gattungen einige deutlich spezialisierte Merkmale auf und werden deshalb auf einen blind endenden Seitenzweig gestellt. Eine interessante Gattung aus dieser Zeit ist außerdem *Livoniana* (Abb. 11).

Aus dem Famennium (oberes Oberdevon) wurden acht weitere Tetrapoden-Gattungen beschrieben: die bekannteren und gut erhaltenen *Ichthyostega* (Abb. 12) und *Acanthostega* (Abb. 13) sowie die nur bruchstückhaft überlieferten Gattungen *Ventastega*, *Hynierpeton*, *Tulerpeton*, *Densignathus*, *Metaxygnathus* und *Sinostega* (Abb. 16-18). Danach reißt die Fossilüberlieferung mit der oben erwähnten „Romerschen Lücke“ („Romer's Gap“) ab.

## Tetrapodenähnliche Fische

*Panderichthys*. Diese Gattung gilt als tetrapodenähnlichster Fisch, der den Tetrapoden in einigen Merkmalen näher steht als *Eusthenopteron* und in dieser Hinsicht die Kluft zwischen Fischen und Vierbeinern verkürzt. Allerdings weist dieser Fisch auch Merkmale auf, die ihn entfernter von den Tetrapoden als *Eusthenopteron* stellen. *Panderichthys* (Abb. 8) war über 1 m lang und hatte einen ca. 30 cm langen Schädel; der Schädel war dorsoventral abgeflacht und die Schnauze ziemlich ausgezo-

Abb. 9: Vorderextremitäten von Eusthenopteron (links), Panderichthys (Mitte) und Hinterextremität von Ichthyostega (rechts). (Nach CLACK 2002a)



gen; die Augen lagen ziemlich nahe beieinander und relativ weit hinten. Damit erweckt der Schädel einen tetrapodenartigen Eindruck (CLACK 2002a, 64; JANVIER 1996, 270).

Als weitere tetrapodenartige Merkmale gelten: Das Schädeldach ist stabiler als bei anderen Fischgattungen, da es ineinandergreifende Suturen zwischen Schnauze und hinterem Teil gibt; es sind große, paarige Frontale-Knochen ausgebildet (CARROLL 1996, 19); die äußere Nasenöffnung befindet sich nahe am Kiefernrand (AHLBERG et al. 2000, 534); das Jugale ist mit dem Quadratojugale verbunden (JANVIER 1996, 224).

Daneben gibt aber auch einzigartige Merkmale im Schädel, und insgesamt ist die Ähnlichkeit des Schädels mit *Eusthenopteron* ziemlich groß (AHLBERG et al. 1996, 61; vgl. SCHULTZE & ARSENAULT 1985, 305; VOROBYEVA & SCHULTZE 1991, 88).

Dem Kiefer fehlen eindeutige Tetrapoden-Merkmale; er ist im wesentlichen Osteolepiformen-typisch (AHLBERG & CLACK 1998, 13). Die Anwesenheit zahlreicher rostraler, postrostraler und nasaler Elemente ist primitiv, obwohl die Anzahl der Elemente im Vergleich zu Osteolepiformes und Porolepiformes reduziert ist (VOROBYEVA & SCHULTZE 1991, 87). *Panderichthys* besaß Fangzähne auf dem Coronoid, solche kommen bei den Tetrapoden nicht vor (AHLBERG 1991, 299; jedoch an anderer Stelle im Gebiß wie bei *Livoniana*).

Der Hirnschädel weist – anders als das Schädeldach – keines der abgeleiteten Merkmale der oberdevonischen Tetrapoden auf, sondern ist fast mit dem von *Eusthenopteron* identisch und besitzt ein fischtypisches intrakraniales Gelenk (AHLBERG et al. 1996, 61). Im Vergleich zum frühen Tetrapoden *Acanthostega*, an welchen *Panderichthys* am ehesten evolutionär angeschlossen werden könnte (vgl. Abb. xx), gibt es tiefgehende Unterschiede (AHLBERG et al. 1996, 61). Daraus folgt in evolutionärer Sicht, daß die dortigen Änderungen relativ spät und relativ schnell erfolgt sein müssen (CARROLL 1996; AHLBERG et al. 1996; s. u.).

Es gibt weitere Merkmale, die *Panderichthys* mit frühen Tetrapoden gemeinsam hat, die jedoch auch bei manchen anderen Fischen vorkommen und daher nicht besonders signifikant sind; dazu gehören beispielsweise der Besitz von Lungen, Nasenlöcher oder Zahnschmelzfalten.

Auffallend ist das Fehlen von Dorsal- und Analflossen. Diese Flossen sind abrupt spurlos verschwunden. Die paarigen Flossen (Abb. 8, 9) zeigen keine charakteristischen Merkmale von Landwirbeltieren (CARROLL 1996, 19). Die Skelettelemente der Flossen sind breit und abgeflacht; eine Besonderheit ist die Verschmelzung der distalen Elemente in der Brustflosse zu einer Platte (WOROBYEVA 1974/75, 315; CLACK 2002a, 43). Das Bauchflossenskelett ist unbekannt (CLACK 2002a, 159). Die Flossen von *Panderichthys* sind also weniger tetrapodenähnlich

als die von *Eusthenopteron* (CLACK 2002a, 159; JANVIER 1996, 270; Abb. 9).<sup>3</sup> Das Extremitätenskelett der Tetrapoden könnte eher von einem langen Skelett wie bei den Lungenfischen als von einem Skelett wie bei Osteolepiformen und Panderichthyiden abgeleitet werden.<sup>4</sup> Der Humerus weist dagegen einige tetrapodenartige Merkmale auf und ist fast perfekt intermediär zwischen *Eusthenopteron* und *Acanthostega*. Insgesamt aber erscheint die Extremität als Mosaikform, die nicht in eine Übergangsstellung zwischen *Eusthenopteron* und *Acanthostega* paßt.

Die verlängerte Schwanzflosse wiederum gleicht dem Schwanz der frühen Tetrapoden *Ichthyostega* und *Acanthostega* (CLACK 2002a, 160). Diese beiden Gattungen waren nach heutiger Kenntnis aber hauptsächlich oder sogar ausschließlich wasserlebend, so daß die Tetrapodenähnlichkeit des Schwanzes von *Panderichthys* evolutionär in Bezug auf den Übergang ans Land wenig aussagekräftig ist.

Die Wirbel der Panderichthyiden sind schwach (VOROBYEVA & SCHULTZE 1991, 91), ihre Konstruktion ist nach AHLBERG & MILNER (1994, 508) einzigartig, was sie nach deren Auffassung aus der Stammlinie der Tetrapoden ausschließt. VOROBYEVA & SCHULTZE (1991, 91) halten es für wahrscheinlich, daß es in manchen Osteolepiformen und Tetrapoden eine konvergente Evolution der Wirbeltypen erfolgte.

**Evolutionstheoretische Bewertung.** Insgesamt weist *Panderichthys* ein Merkmalsmosaik auf, das eine widerspruchsfreie Einordnung in eine evolutionäre Abfolge *Eusthenopteron* – *Panderichthys* – frühe Tetrapoden in mehrfacher Hinsicht nicht erlaubt. Zudem ist sowohl im Bau des Hirnschädels als auch im Bau der Extremitäten in dieser Abfolge eine plötzliche, nicht-evolutionäre Änderung zu verzeichnen (AHLBERG et al. 1996, 63; vgl. CARROLL 1996). Dabei entspricht das Timing der Hirnschädel-Änderung dem des Extremitäten-Umbaus (AHLBERG et al. 1996, 61). „As with the braincase, this sudden structural reorganization was preceded and followed by periods of very gradual change“ (AHLBERG et al. 1996, 63). In der Hirnschädel-Konstruktion gibt es seit dem Ursprung der Sarcopterygier bis zu *Panderichthys* keine signifikante Änderung trotz erheblicher Variation in der Schädelform. Bei *Acanthostega* ist die Konstruktion dann sprunghaft verändert; die neue Hirnschädel-Morphologie bleibt dann wieder unverändert bis zur Tetrapoden-Kronengruppe (AHLBERG et al. 1996, 63; dort weitere Details). Hier zeigt sich bislang ein deutliches Entweder-Oder in der Ausprägung des Hirnschädels.

VOROBYEVA & SCHULTZE (1991, 84) halten die Panderichthyiden für so verschieden von Osteolepiformen und Tetrapoden, daß sie eine eigene Ordnung für diese Gruppe für gerechtfertigt halten.

**Stratigraphie.** *Panderichthys* paßt stratigraphisch nicht in die Abfolge *Eusthenopteron* – Tetrapoden, da er in älteren Schichten als *Eusthenopteron* gefunden wurde (CLACK 2002a, 48; vgl. Abb. 4).

**Fazit.** Wir haben also die oft anzutreffende Situation, daß einzelne Merkmale wohl in eine Übergangsstellung passen – hier zwischen den Osteolepiformen und den frühesten Tetrapoden -, andere dagegen einer solchen Position widersprechen. Und in einigen Merkmalskomplexen gibt es einen deutlichen Sprung zwischen *Panderichthys* und möglichen evolutionären Nachfahren. Zudem paßt die stratigraphische Position von *Panderichthys* nicht zu einer Übergangsstellung dieser Gattung.

*Elpistostege.* Diese Gattung wurde an der gleichen Lokalität in Kanada wie *Eusthenopteron* gefunden. Zusammen mit *Panderichthys* wurde sie in die Familie der Panderichthyidae, später Elpistostegalia gestellt (vgl. AHLBERG et al. 2000, 533). AHLBERG et al. (2000, 542) stufen *Elpistostege* als noch tetrapodenähnlicher ein als *Panderichthys*, da die Schnauze noch länger ist, das Präfrontale viel größer als das Postfrontale, das Jugale weiter nach vorne reicht und das Intertemporale fehlt (ein Intertemporale kommt bei abgeleiteteren Tetrapoden jedoch wieder vor, was als Reversion gedeutet wird). Allerdings sind von *Elpistostege* nur Schädelfragmente und Wirbel gefunden worden. Die evolutionäre Bedeutung dieser Gattung ist daher eingeschränkt, zumal sie stratigraphisch nicht gut in die Übergangsbereich zu den Tetrapoden paßt.

## Die ersten mutmaßlichen Tetrapoden aus dem Frasnium

**Elginerpetontidae.** *Elginerpeton* und *Obruchevichthys* werden als erste Tetrapoden klassifiziert. Allerdings gibt es für diese Einstufung nur indirekte Hinweise, denn das entscheidende Merkmal, der Bau der Extremitäten, ist unbekannt. Die beiden Gattungen sind in Schichten des Frasniums (unteres Oberdevon; vgl. Abb. 4) gefunden wurden, die 5-8 Millionen Jahre älter als *Ichthyostega* eingestuft werden. Aufgrund der „einzigartigen, abgeleiteten Kopf-Morphologie“ (AHLBERG 1995, 420) werden diese beiden Gattungen als früher, spezialisierter Seitenzweig der Linie, die zu den Tetrapoden führt, interpretiert (CLACK 2002a, 96).

*Elginerpeton* aus Schottland galt ursprünglich als Sarcopterygier; fossil erhalten sind Ober- und Unterkieferfragmente (Abb. 10) sowie einige Extremitäten- und Gürtelglieder (Tibia, Femur, Schulter- und Beckengürtelglieder; evtl. ein Humerus), wobei

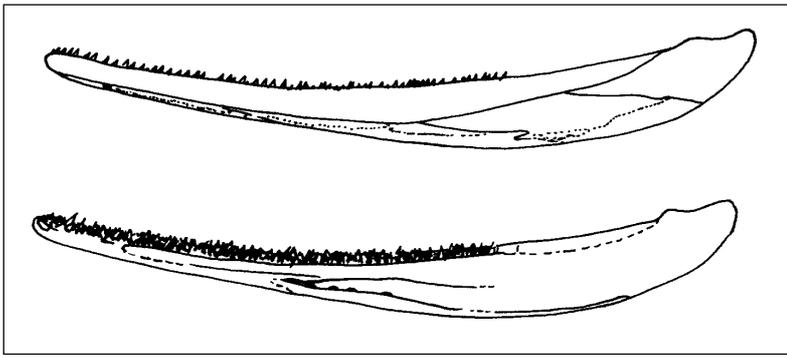


Abb. 10: Langgestreckter Unterkiefer von *Elginerpeton* (oben von außen, unten von innen). (Nach CLACK 2002a)

die Zuordnung der postkranialen Elemente nicht ganz gesichert ist (AHLBERG 1995, 423). Mit einer Schädelgröße von ca. 40 cm handelte es sich um ein relativ großes Tier (deutlich größer als *Panderichthys* und doppelt so groß wie *Ichthyostega*). Der Kopf war flach, die Schnauze recht spitz und ziemlich unähnlich sowohl zu Panderichthyiden als auch den oberdevonischen Tetrapoden (CARROLL 1995, 389). Der schlanke Unterkiefer weist einige einzigartige abgeleitete Merkmale im Vergleich zu allen oberdevonischen Tetrapoden auf; darüber hinaus besitzt er aber auch fischtypische Merkmale (AHLBERG 1995, 420, 422; CARROLL 1995, 389).

Der Schultergürtel ähnelt teilweise *Ichthyostega* und *Hynerpeton* und ist im Vergleich zum späteren *Acanthostega* abgeleitet, da es keine gut entwickelte postbranchiale Lamina auf dem Cleithrum gibt (AHLBERG 1998, 130).

Der Humerus liegt in der Form einerseits grob zwischen *Panderichthys* und *Acanthostega* (Zuordnung zu *Elginerpeton* ist aber nicht ganz sicher!); nach AHLBERG (1991, 298) ist er tetrapodenartiger als alle Fisch-Humeri, weist aber nicht die typische L-Form der Tetrapoden auf. Andererseits waren sein sehr kleiner und ausgeprägt konvexer Kopf und andere Humerus-Merkmale sehr wahrscheinlich einzigartig abgeleitet (AHLBERG 1998, 130). AHLBERG (1998, 134f.) schließt daraus auf eine im Vergleich zu anderen Stammtetrapoden spezielle Fortbewegungsweise. Insgesamt zeigt der Humerus eine Mischung aus abgeleiteten Tetrapodenmerkmalen, primitiven Merkmalen der Osteolepiformes und einzigartigen Merkmalen (AHLBERG 1991, 298). Der Beckengürtel ist mit *Ichthyostega* vergleichbar; der Femur ist sehr kurz und abgeflacht und kaum in der Lage, Gewicht zu tragen, sondern eher als Paddel geeignet. Die außerordentlich starke Verdrehung des Femurs ist wahrscheinlich autapomorph (AHLBERG 1998, 130). Dagegen ist das Ilium sehr kräftig und würde zu einer terrestrischen Fortbewegung passen (CLACK 2002a, 91). Die einzelnen Merkmale erschienen hier widersprüchlich (s. u.). Die Vorderextremität könnte als gewichtstragende Stütze geeignet gewesen sein (AHLBERG 1998, 135). Die Wirbelsäule war etwas verstärkt; die Neuralbögen besaßen sehr primitive Zygapophysen und einen niedrigen, vielleicht autapomorphen Neuralstachel (AHLBERG 1998, 130).

**Lebensweise.** Trotz mancher Merkmale, die zu einem Leben an Land passen würden, ist aufs Ganze gesehen ein Leben im Wasser als großes Raubtier wahrscheinlich (AHLBERG 1998, 135). Dazu paßt auch die Tatsache, daß *Elginerpeton* zusammen mit typischen devonischen Fischen abgelagert wurde (CLACK 2002a, 91).

**Gesamteindruck.** Die Merkmale von *Elginerpeton* liegen bei weitem nicht alle in einem Übergangsbereich, sondern es handelt sich um eine Mischung aus abgeleiteten, primitiven und einzigartigen (Kopfmorphologie, Hinterbeine) Merkmalen.

*Obruchevichthys.* Von *Obruchevichthys* aus dem Frasnium Litauens und Westrusslands sind nur Unterkieferfragmente bekannt, die *Elginerpeton* ähneln. Die fossilen Reste sind zusammen mit Fischen abgelagert (CLACK 1997, 228). Die Schädelgröße betrug ca. 40 cm.; das Tier war demnach ähnlich groß wie *Elginerpeton*. Der Kiefer war schlank und lang und läßt auf einen ziemlich abgeflachten Schädel schließen, obwohl über die Schädelform nur gemutmaßt werden kann. Die Gattung wird den Tetrapoden zugeordnet, weil einige Unterkiefermerkmale als tetrapodentypisch gelten (CLACK 2002a, 91).

**Evolutionäre Betrachtungen.** Trotz mancher Ähnlichkeiten in Einzelmerkmalen können die *Elginerpetontiden* aufgrund ihres besonderen Merkmalsmosaiks nicht näher mit anderen oberdevonischen oder unterkarbonischen Tetrapoden verwandt sein (CARROLL 1995, 389). Sie sind deutlich divergent von der Tetrapoden-Stammlinie; möglicherweise bedingt durch eine spezielle (nicht genau bekannte) Lebensweise (AHLBERG 1995, 424). „This family must represent a distinct, short-lived radiation, one which occurred before that which gave rise to most land vertebrates“ (CARROLL 1995, 389). Der Übergang zu den Tetrapoden könne daher nicht einlinig sein. Offenbar treten relativ unvermittelt in einer gewissen Vielfalt verschiedene Formen auf, die eine zeitlich ausgedehnte (unbekannte) evolutionäre Vorgeschichte erfordern (vgl. AHLBERG 1995, 420).

Die schmale Zeitspanne und der weite morphologische Abstand im postkranialen Bereich zwischen den *Elginerpetontiden* und den *Panderichthyiden* (dem nächst tieferen Plesion des Tetrapodenstamms) legt – evolutionstheoretisch betrachtet – entweder eine sehr schnelle Transformation des postkranialen Skeletts nahe oder eine Aufspaltung von *Panderichthyiden* und Tetrapoden vor dem Frasnium (AHLBERG 1995, 424). Letzteres würde bedeuten, daß man in tieferen Schichten als bisher tetrapodenartige Formen finden sollte.

Da die Extremitäten gut als Paddel geeignet sind, teilweise aber auch Merkmale besitzen, die zu einem Kriechen an Land passen, mutmaßt WESTEN-

BERG (1999, 124; unter Berufung auf eine persönliche Mitteilung von AHLBERG), daß *Elginerpeton* sekundär wasserlebend gewesen sein könnte. Evolutionär wäre das jedoch sehr problematisch (siehe dazu weiter unten); zudem wäre die Zeit für die erforderlichen evolutionären Veränderungen äußerst knapp.

Aufgrund der (funktionell unverständenen) Kombination von Land- und Wasseranpassungen bei der Hinterextremität vermutet AHLBERG (1991, 301) dagegen, daß tetrapodenartige Extremitäten *im Wasser* evolutiv entstanden und daß sie folglich *im Wasser* eine passende Funktion ausüben konnten. Hier besteht offenbar erheblicher Klärungsbedarf durch weitere Funde. Jennifer CLACK diskutiert übrigens in ihrem Überblickswerk (CLACK 2002a) die Möglichkeit einer sekundär aquatischen Lebensweise bei *Elginerpeton* nicht.

*Livoniana*. Diese Gattung wurde erst im Jahr 2000 beschrieben (AHLBERG et al. 2000). Sie stammt aus dem späten Givetium (oberes Mitteldevon) Litauens und Estlands, tritt also stratigraphisch relativ früh auf. Bisher sind von dieser neuen Gattung aber nur zwei Fragmente des Vorderendes des Unterkiefers bekannt, das mit mehreren (bis zu 5) Reihen kleiner, abgerundeter Zähne besetzt ist (Abb. 11). Dieses einzigartige Merkmal kommt bei keinem anderen Tetrapodomorphen vor. Breite Zahnfelder auf dem Coronoid sind aber bei einigen Sarcopterygiern bekannt. *Panderichthys* und basale Tetrapoden besitzen dagegen eine Hauptzahnreihe und ein Paar vorderer Fangzähne, das mesial zur Zahnreihe liegt (AHLBERG et al. 2000, 541). Bei *Livoniana* liegt ein Fangzahnpaar in der innersten Zahnreihe (und nicht mesial davon) und ist nur geringfügig größer als die anderen Zähne dieser Reihe (AHLBERG et al. 2000, 536).

Die Kiefer weisen aber auch Merkmale auf, die sonst nur bei Arten bekannt sind, die den Tetrapoden nahe stehen. Eine Reihe von Tetrapodenmerkmalen von *Livoniana* kommt bei *Panderichthys* nicht vor; die Gattung ist abgeleiteter als *Panderichthys*, jedoch primitiver als alle bekannten devonischen Tetrapoden (AHLBERG et al. 2000, 534).

Schwer einordenbar ist das massiv verdickte Spleniale. Es kommt bei *Livoniana*, *Obruchevichthys* und *Elginerpeton* vor und könnte somit als Synapomorphie dieser drei Gattungen interpretiert werden. Doch ist diese Interpretation inkongruent mit einer Reihe von Tetrapodenmerkmalen, die bei *Obruchevichthys* und *Elginerpeton* vorkommen, nicht aber bei *Livoniana*. Alternativ könnte das Merkmal konvergent erworben worden oder später sekundär verloren gegangen sein (AHLBERG et al. 2000, 541f.).

**Evolutionäre Betrachtungen.** Aufgrund der ungewöhnlichen Bezahnung kann *Livoniana* keine Übergangsform zu späteren Tetrapoden sein. Gegen diese Deutung spricht auch die frühe stratigra-

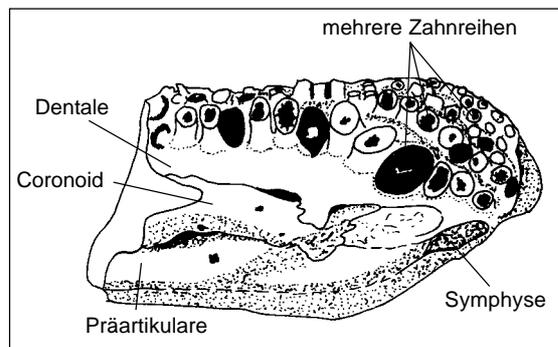


Abb. 11: Eigenartiges Gebiß von *Livoniana*. (Nach CLACK 2002a)

phische Position. CLACK (2002a, 64) sieht diese Gattung als Teil einer Radiation unterschiedlich spezialisierter Tiere, von denen eine schließlich zu den Tetrapoden führte. *Livoniana* ist sehr verschieden von *Elginerpeton*; AHLBERG et al. (2000, 544) bezeichnen diese beiden Gattungen als „kurzlebige Experimente“, die darauf hinweisen, daß der Übergang von Fischen zu Tetrapoden sich nicht als geradlinige Progression darstelle, sondern ein großes Ausmaß an morphologischer Diversifikation beinhalte (s.u.).

Der Vergleich mit anderen Gattungen ist aufgrund der fragmentarischen Erhaltung kaum möglich.

### Kurze Bewertung der Tetrapoden des Frasniums

Die Tetrapoden des Frasniums weisen eine erhebliche Diversität auf. Im Vergleich zu den famennischen Tetrapoden zeigen sie sogar eine größere Differenzierung der Gebisse (CLACK 2002a, 137). Die einzelnen Gattungen weisen Merkmalskombinationen auf, die in ihrer Gesamtheit nicht in einen Übergangsbereich Fisch-Tetrapoden passen. Vielmehr erweisen sie sich durch den Besitz auffälliger spezieller Merkmale als deutlich spezialisiert und werden deshalb auf Seitenzweige gestellt. Eine offenkundige Linie von Fischen zu Tetrapoden läßt sich unter den frasnischen Tetrapoden nicht ausmachen.

Die frasnischen Tetrapoden überlebten die Grenze zum Famennium offenbar nicht; die stratigraphisch nachfolgenden famennischen Tetrapoden lassen sich nicht ohne Weiteres an die frasnischen phylogenetisch anschließen.

## Tetrapoden des Famenniums

### Ichthyostega

*Ichthyostega* („Fisch-Panzer“; Abb. 12) ist der bekannteste devonische Tetrapode und als „erstes Landwirbeltier“ in die Geschichte der Paläontologie eingegangen. In der Tat gehört *Ichthyostega* zu

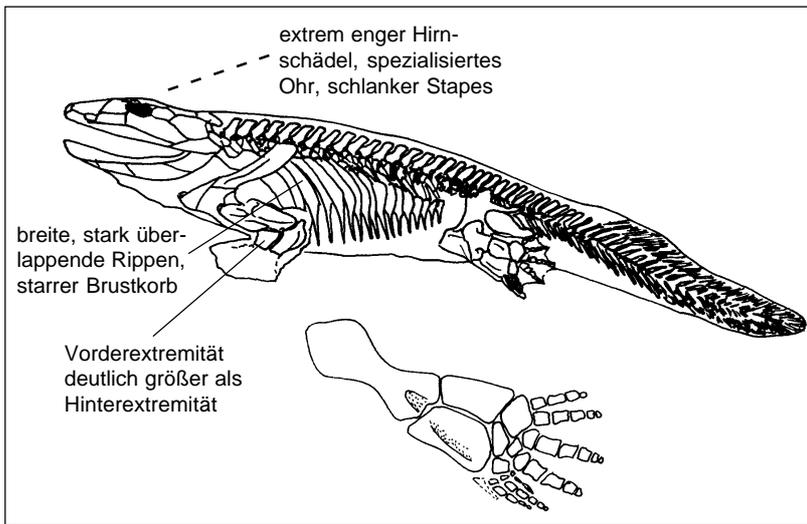


Abb. 12: *Ichthyostega*; die stark spezialisierten Merkmale sind beschriftet. (Nach CLACK 2002a)

den ältesten eindeutigen Tetrapoden, da die Hinterextremitäten eindeutig typisch tetrapodenartig ausgebildet sind (die Tetrapodennatur der frasnischen Gattungen ist nur indirekt erschlossen worden und bleibt unsicher; s.o.).

*Ichthyostega* wurde im Famennium (Oberes Oberdevon; vgl. Abb. 4) Grönlands gefunden und ist ca. 1,5 m groß. Der Schädel ist ca. 25 cm lang und weist ein ausgeprägtes Mosaik von Fisch- und Tetrapodenmerkmalen auf. Die Schnauze ist stumpf abgerundet, das Profil abgeflacht, die Wangen ziemlich steil. Die Nasenlöcher sind kaum vom Maul getrennt. Das Seitenliniensystem am Kopf ähnelt Fischverwandten (CLACK 2002a, 112). Die Chorda reicht wie bei den Rhipidistern durch die oto-occipitale Region des Hirnschädels bis zur Hypophysengrube (CARROLL 1993, 174). Als Primitivmerkmal gilt die Trennung von der ethmoiden und oto-occipitalen Region des Hirnschädels (CARROLL 1992, 58).

Eine Reihe von Schädelmerkmalen sind jedoch einzigartig. Beispielsweise ist die Lage und Knochenumrahmung der äußeren Nase einzigartig abgeleitet und nicht von Fisch-Vorfahren abzuleiten. Die Gaumen-Bezahnung unterscheidet sich deutlich von der Situation bei *Eusthenopteron* und anderen Osteolepiformes, aber auch von den meisten „Labyrinthodonten“. Autapomorph ist auch die Ausbildung eines einzelnen Knochens anstelle der paarigen Postparietale anderer früher Tetrapoden (PANCHEN & SMITHSON 1988, 14; CLACK 2003, 66). Der Oberkiefer trägt zwei Reihen scharfer, konischer Zähne; die Unterkieferzähne sind deutlich kleiner; ein Grund für diese Diskrepanz ist unbekannt (CLACK 2002a, 113).

**Hirnschädel.** Ungewöhnlich ist auch der im Vergleich mit Fischen und anderen Tetrapoden extrem enge Bau des Hirnschädels. Der hintere Teil des Hirnschädels ist extrem verlängert. Die Regionen beidseitig des Hirnschädels scheinen hohle Kammern gewesen zu sein, deren Seiten speziell durch Knochenwände verstärkt waren.

CLACK konnte im Jahr 2003 durch detaillierte Studien Licht in die Funktion dieser Strukturen bringen, die zuvor unverstanden waren. Demnach handelt es sich um ein hochspezialisiertes Ohr, welches wahrscheinlich für ein Hören im Wasser geeignet war. Die Ohrregion ist in vielerlei Hinsicht deutlich verschieden von allen bekannten Konstruktionen früher Tetrapoden und tetrapodomorphen Fischen wie *Eusthenopteron* und *Panderichthys* (CLACK 2003).

Der Stapes ist dünn, fast rund, ventral konvex, mit dem Hirnschädel durch einen dünnen Hals verbunden; er ragte dorsolateral in die Ohrkammer hinein (CLACK 2002a, 112; 2003, 66ff.). Die neuen Untersuchungen zeigen, daß er allen bekannten Tetrapoden-Stapes oder Fisch-Hyomandibulæ unähnlich ist (CLACK 2003, 66).

**Kiemerbögen.** Neuerdings wurde auch die Existenz von Kiemerbögen nachgewiesen (CLACK 2003), was ebenfalls (wie die Ohrregion) dafür spricht, daß *Ichthyostega* mehr ans Wasserleben angepaßt war als lange Zeit angenommen wurde. Die Opercularserie fehlt größtenteils; nur ein kleines Präoperculare und kleines Suboperculare sind ausgebildet (CARROLL 1993, 175). Eine postbranchiale Lamina wurde nicht nachgewiesen, deren Existenz kann aber nicht ausgeschlossen werden (CLACK 2002a, 124).

**Brustkorb.** Ein weiteres auffälliges einzigartiges Merkmal, das unter den frühen Tetrapoden sonst völlig unbekannt ist, ist der massive, starre Brustkorb mit überlappenden Rippen (s. Abb. 12). Die Rippen sind in der Rumpffregion so stark verbreitert, daß eine Rippe drei oder vier dahinterliegende überlappte, wodurch ein schweres, kaum bewegliches Korsett entstand. Die Halsregion der Rippen ist schlanker; gegen das Pelvis zu wurden sie ebenfalls schlanker und außerdem kürzer. Dadurch war eine sinusartige Bewegung nicht möglich. Die Funktion der starren Rippen ist unbekannt und rätselhaft.

**Wirbelsäule.** Die Wirbelkörper sind vierteilig; kleine paarige Pleurocentra und halbmondförmige Intercentra wie bei Rhipidistern; die Zygapophysen an den Neuralbögen sind (im Gegensatz zu *Acanthostega*) gut entwickelt; gegenüber den Rhipidistia kann dies als einziger nennenswerter „Fortschritt“ vermerkt werden (CARROLL 1992, 58; CARROLL 1993, 174); dennoch bezeichnet PANCHEN (1977, 289) die Wirbel als „anomal“.

**Gürtel und Extremitäten.** Markant ist die typische Tetrapodenextremität, die jedoch nicht 5, sondern 7 Finger aufweist (es sind nur die Finger der Hinterextremität überliefert; s. Abb. 12). JARVIK (1996) bestreitet allerdings die Existenz von 7 Fingern und vertritt die Auffassung, es handle sich nur um 5 Finger. Die Hinterextremitäten sind mehr paddel- als beinartig. Der Femur ist flach, das Sprunggelenk relativ inflexibel und besteht aus weniger tarsalen Knochen als bei modernen Tetrapoden (CLACK 2002a, 117). Der Beckengürtel ist

groß und robust (CLACK 2002a, 116).

Die Vorderextremitäten waren kräftig, mit L-förmigem, ziemlich abgeflachtem Humerus und ziemlich kurzem Radius und kurzer Ulna; sie scheinen die Kraft zur Bewegung auf dem Land vermittelt zu haben (CLACK 2002a, 119). Die Schultern waren massiv, gemessen an der Körpergröße. Die Art und Größe des Schultergelenks dürfte wenig Bewegungsmöglichkeiten erlaubt haben (CLACK 2002a, 115). Der Ellenbogen konnte vermutlich nur bis zu einem rechten Winkel gestreckt werden (CLACK 2002a, 115). Handgelenk und Fingerknochen sind unbekannt. Nach dem Bau der Gelenke waren also die Bewegungsmöglichkeiten der Extremitäten eingeschränkt.

Die Vorderextremität war viel länger als die Hinterextremität, was für Tetrapoden untypisch ist, da die Verhältnisse sonst genau umgekehrt sind, weil die Hinterextremitäten die Kraft beim Gehen einbringen.

**Schwanz.** Der Schwanz ist fischartig gebaut und offenkundig zum Schwimmen da. Er besaß knöcherne Flossenstrahlen, die wie bei Fischen ein Netz unterstützten; bei anderen Tetrapoden ist eine solche Ausprägung bisher unbekannt. Radiale an den Spitzen der Neuralbögen unterstützten und versteiften das Netz (CLACK 2002a, 115).

**Gesamteindruck und Lebensweise.** Läßt man die geschilderten Merkmale Revue passieren, so wird deutlich, daß *Ichthyostega* vornehmlich im Wasser gelebt haben muß. In diesem Zusammenhang ist auch der Befund wichtig, daß *Ichthyostega* zusammen mit Fischen gefunden wurde (Porolepiformes, Lungenfische, Placodermen) (CLACK 2002a, 210). Der Status als „erstes Amphib“ ist in den letzten Jahren zunehmend in Frage gestellt worden. Die jüngst erfolgte weitgehende Aufklärung des Baus und der vermutlichen Funktionsweise der Ohrregion stellt der vorläufig letzte Baustein in dieser Entwicklung dar, die – bildhaft gesprochen – *Ichthyostega* zunehmend „im Wasser versinken läßt“. Das Bild von *Ichthyostega* hat sich also gegenüber langjährigen Lehrbuchdarstellungen erheblich gewandelt (CLACK 2002a, 117).

Insgesamt war *Ichthyostega* in vielfacher Hinsicht einzigartig gebaut und ein „sehr seltsames“ Tier; viele Merkmale finden sich weder bei einem anderen Tetrapoden noch bei einem anderen Fisch (CLACK 2002a, 115). Es wurde zwar zunehmend deutlich, daß *Ichthyostega* weit mehr für ein Leben im Wasser gebaut ist als früher angenommen, doch sind manche Teile des Bauplans für diesen Lebensraum schwer verständlich, so der massive, starre Brustkorb. Außerdem ist unklar, weshalb die Vorderextremitäten deutlich größer sind als die Hinterextremitäten. Dienten sie dazu, sich am Ufer kurzfristig ein Stück weit hochzuziehen?

Das postkraniale Skelett weist sehr beachtliche Ähnlichkeiten mit dem von Seehunden auf; auch

Parallelen zum Flußdelphin werden diskutiert (COATES & CLACK 1995, 373; CLACK 2002a, 119); es wird spekuliert, ob die Finger Schwimmhäute besaßen. Die Pinnipedia weisen einige bemerkenswerte Ähnlichkeiten mit *Ichthyostega* auf: Brustflosse als Stütze, Hinterbeine als Antriebspaddel; die Humerus- und Femur-Proportionen sind sehr ähnlich und der Beckengürtel ist relativ schmal (COATES & CLACK 1995, 379).

**Evolutionäre Betrachtungen.** CLACK (2003, 65) bezeichnet die Morphologie von *Ichthyostega* als „rätselhaft“; sie entspreche nicht dem, was man von einem sehr primitiven Tetrapoden erwarte. Die ausgeprägten Spezialisierungen lassen *Ichthyostega* als blinden Seitenzweig erscheinen. Cladistische Analysen ergeben widersprüchliche Resultate bezüglich der phylogenetischen Position. Es besteht keine Einigkeit darüber, in welcher Fischgruppe *Ichthyostega* seinen Ursprung hat (WARD 1993, 174).

Als Übergangsform zwischen Fischvorfahren und eindeutigen Landtetrapoden ist *Ichthyostega* ausgesprochen ungeeignet. Für diese Einschätzung sprechen folgende Befunde:

- Das Ohr von *Ichthyostega* ist „vollkommen einzigartig“ und unterscheidet sich markant vom zeitgleichen *Acanthostega*, das als Vorstufe für spätere Tetrapoden geeignet sein könnte (CLACK 2003, 69). Ebenso unterscheidet sich die Ohrregion von der Situation bei potentiellen Vorfahren wie anderen frühen Tetrapoden. „These two are the earliest known tetrapod ears, separated by no more than 10 million years from *Panderichthys*-like ancestors with unmodified fish spiracles and hyomandibulae. It seems that at the origin of tetrapods, ear evolution involved not just a functional shift, but a radical and hitherto unrecognized morphological and functional diversification“ (CLACK 2003, 69).
- Der Stapes ist einzigartig gebaut sowohl im Vergleich zu möglichen Vorfahren als auch möglichen Nachfahren.
- Die Rippen sind eigenartig stark überlappend und in dieser Hinsicht ganz einzigartig gebaut.
- Die Vorderextremitäten sind viel größer als die

Tab. 2: Einige wichtige Merkmale von *Ichthyostega*.

<i>fischtypisch</i>	<i>tetrapodentypisch</i>	<i>einzigartig</i>
Seitenliniensystem am Kopf	Loch im Schädel für das Pinealorgan	Form der Rippen
Kiemebögen vorhanden	keine postbranchiale Lamina	sehr enger Hirnschädel mit hochspezialisierter Ohrregion
Details im Schädelbau	Pelvis mit Wirbeläsuren verbunden	Form des Stapes
dermale Elemente des Schultergürtels	fünfstrahlige Hinterextremität	Vorderextremität viel größer als Hinterextremität
Schwanz mit knöchernen Flossenstrahlen		
kein Knöchelgelenk		

Hinterextremitäten, während die Verhältnisse bei anderen frühen Tetrapoden umgekehrt sind.

- In der postkraniellen Anatomie erscheint *Ichthyostega* oberhalb *Acanthostega*, in der Anatomie des Hirnschädels und der Kiefer dagegen unterhalb (CLACK 2002a, 155) – ein ausgeprägter Mektmalswiderspruch.

Beachtenswert ist auch, daß *Ichthyostega* im Schädelbereich fischartiger ist als das zeitgleiche *Acanthostega*, im postkraniellen Bereich dagegen im Vergleich zu *Acanthostega* (s.u.) weniger fischartig.

Bereits 1994 vermerkte CLACK (S. 3): „... several of its described features are unique, and are not those expected of a very early tetrapod.“ Und COATES & CLACK (1995, 396) weisen darauf hin, daß JARVIK schon 1980 *Ichthyostega* als in vielerlei Hinsicht spezialisierter als spätere Tetrapoden ansah und daher weit davon entfernt sei, eine Art „Prototetrapode“ zu sein; doch sei diese Einschätzung weitgehend ignoriert worden.

### Acanthostega

Heute oft mit einem Atemzug mit *Ichthyostega* wird *Acanthostega* („Spitz-Panzer“; Abb. 13) genannt (benannt nach einem markanten Zacken am hinteren Ende des Schädeldachs; vgl. Abb. 13). Gemeinsam ist beiden zwar das geologische Alter, das Fundgebiet Grönland und der Besitz einer tetrapodenartigen Extremität, doch in vielerlei Hinsicht unterscheiden sich beide Gattungen deutlich. Von primitiven Ähnlichkeiten abgesehen haben *Ichthyostega* und *Acanthostega* fast nichts gemeinsam (CLACK 2002a, 121).

2/3 der Merkmale von *Acanthostega* werden zwar als Tetrapoden-Autapomorphien gewertet (CLACK & COATES 1995, 359), darunter die typische Tetrapoden-Extremität, dennoch war *Acanthostega* wasserlebend, wahrscheinlich ausschließlich. Diese Gattung trug wesentlich zur Erkenntnis bei, daß der Besitz einer tetrapodenartigen Extremität nicht mit einer (teilweise) landlebenden Lebensweise gleichzusetzen ist. (Wie gesehen unterstützt *Ichthyostega* diese Erkenntnis mittlerweile ebenfalls.)

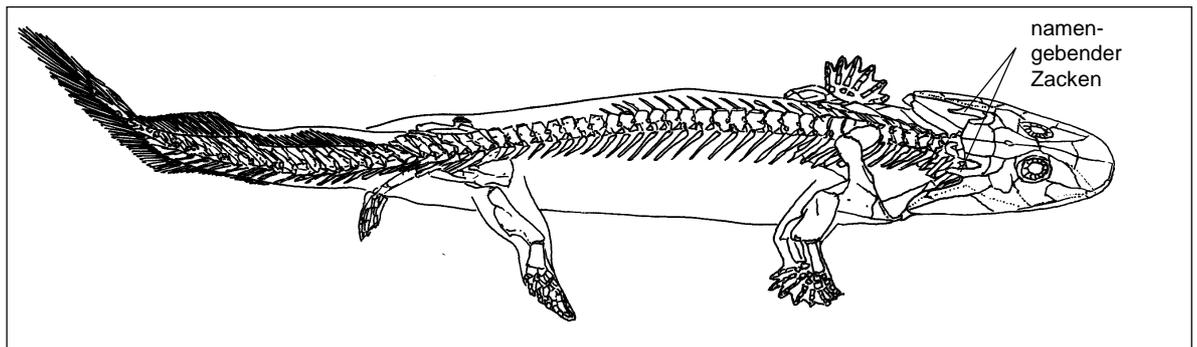
**Schädel.** *Acanthostega* war mit 20 cm Schädel-länge kleiner als *Ichthyostega*. Die Schnauze ist flach und abgerundet. Wie bei *Ichthyostega* liegt die äußere Nasenöffnung nahe am Rand des Maules (CLACK 2002a, 121). Das Seitenlinienorgan am Kopf ist markanter als bei *Ichthyostega* (CLACK 2002a, 121). Die Ornamentierung auf dem Schädel und den dermalen Schulterknochen gleicht der von anderen frühen Tetrapoden und vielen damaligen Fischen; ihre Funktion ist unbekannt. Die äußere Zahnreihe ist viel kleiner als bei *Ichthyostega*; die innere Reihe auf dem Gaumen weist ebenfalls kleinere Zähne sowie einige große Fangzähne auf; die Bezahnung gleicht insgesamt zeitgenössischen Fleischflossern und keinem Tetrapoden (CLACK 2002a, 122/4; CLACK 1994a, 16).

Der Schädel ist mit dem Schultergürtel durch Anocleithrum und Tabularhörner relativ fest verbunden.

Der Hirnschädel ist direkt vergleichbar mit Fischen wie *Eusthenopteron* oder *Panderichthys* und ähnlich wie bei frühen Strahlflossern oder beim Acanthodier *Acanthodes* (CLACK 1994b, 393). Die ethmoide und oto-occipitale Region des Hirnschädels sind getrennt (Primitivmerkmal) (CARROLL 1992, 58). Während die ethmoide Region eher karbonischen Tetrapoden ähnelt, gleicht die oto-occipitale Region mehr osteolepiformen Fischen (CLACK 1998, 62). Gegenüber *Panderichthys* sind die Ohrregion und der mittlere Teil des Hirnschädels deutlich anders gebaut (CLACK 2001, 393f.). Diese schnellen Änderungen bestimmter Teile des Hirnschädels (s. o. bei *Panderichthys*) kontrastieren mit der konservativen Natur anderer Teile (CLACK 2001, 395: „While *Acanthostega* has most of the characteristic tetrapod apomorphies of the otic and the middle braincase regions, the occipital region remains essentially like that of *Eusthenopteron* and *Panderichthys*.“).

Der kräftige Stapes ist fest mit der Wand des Hirnschädels verbunden und fungiert als einzige Verbindung zwischen Ohrkapsel und Gaumen; er hat also keine Funktion in der Schallübertragung und unterscheidet sich deutlich vom leichten, schlanken Stapes der meisten frühen Tetrapoden (CLACK 1994b, 392), aber auch vom langen, schlanken Epihyale der Osteolepiformes and Panderichthyiden; er gleicht eher dem Hyomandibulare von Actinistiern und devonischen Lungenfischen (JAN-

Abb. 13: *Acanthostega* mit 8 Fingern  
(Nach CLACK 2002a)



VIER 1996, 272). Dies paßt nicht zu einer Übergangsstellung von *Acanthostega*. Janvier (1996, 272) bemerkt dazu: „Here again, although the hyomandibula-stapes homology is hardly questionable, transitional stages in fossils are still sought that will bridge this morphological gap.“ Der Stapes hat bei *Acanthostega* wohl eine der Hyomandibula der Fische vergleichbare Funktion (Kontrolle der Gaumen- und Spritzloch-Bewegung beim Atmen) (CLACK 1989, 427).

**Schultergürtel.** Der Schultergürtel ist insgesamt fischartiger als bei *Ichthyostega* (CLACK & COATES 1995, 363). Die für die Kiemenatmung nützliche Operculogular-Knochenserie fehlt zwar, doch dies ist auch bei zahlreichen Fischen der Fall. *Acanthostega* ähnelt im Kiemenskelett kiemenatmenden Lungenfischen: es besteht bei beiden ein enger Kontakt zwischen Gaumen und Hirnschädel; die obere Hälfte des Hyoidbogens (Hyomandibula) ist reduziert und die untere Hälfte (das Ceratohyale) proximal verbreitert. Beide haben ein Kiemenskelett und einen Schultergürtel mit einer breiten postbranchialen Lamina; sehr wahrscheinlich hatte *Acanthostega* daher innere Kiemen (COATES & CLACK 1991, 235).

**Extremitäten.** Die Vorderextremität war vermutlich seitwärts gerichtet, wohl aber beweglicher als bei *Ichthyostega* (CLACK 2002a, 124). Der Humerus ist breit L-förmig – typisch für frühe Tetrapoden –, Radius und Ulna unterscheiden sich jedoch in verschiedener Hinsicht von allen anderen Tetrapoden. Der Radius ist am Humerus-Ende zylindrisch, distal aber abgeflacht und ca. doppelt so lang wie die Ulna. Die Ulna ist flach und hat distal keine Gelenkflächen; das Handgelenk war wahrscheinlich kaum beweglich (CLACK & COATES 1995, 363f.).

Die Proportionen und Formen der Extremitäten sind einzigartig unter den Tetrapoden, spiegeln aber auch die Verhältnisse bei Fleischflossern wie *Eusthenopteron* wider (CLACK 2002a, 225); zum Tragen des Gewichts waren sie kaum geeignet; Die genauen Bewegungsmöglichkeiten sind allerdings schwer einzuschätzen (CLACK 2002a, 137). Insgesamt wirken die Extremitäten eher als Paddel denn als Fuß und waren gut zum Schwimmen konstruiert. Die Hinterextremitäten waren etwas größer als die Vorderextremitäten (also umgekehrte Verhältnisse wie bei *Ichthyostega*).

Auch die Knochen der Hinterextremitäten (Abb. 14) waren abgeflacht, die Beine waren insgesamt paddelförmig und vermutlich passend fürs Schwimmen konstruiert (CLACK 2002a, 127); für das Tragen von Gewicht an Land waren sie wohl ebenfalls nicht tauglich (CLACK 2002a, 129).

**Rumpf.** Die Wirbelsäule ist von vorne bis hinten auffallend gleichförmig, ähnlich wie bei Fi-

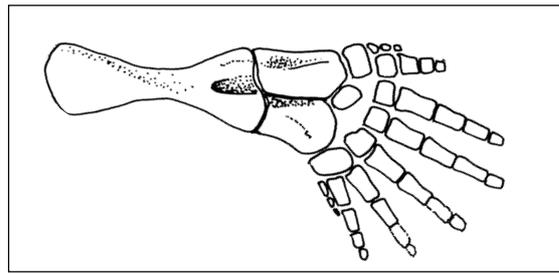


Abb. 14: Hinterextremität von *Acanthostega* (Nach CLACK 2002a)



Abb. 15: Rekonstruktion von *Acanthostega* als schwimmender Vierbeiner (Nach Richard HAMMOND)

- Geringe Beweglichkeit und paddelartige Form der Extremitäten
- Beckengürtel nicht für das Tragen eines Gewichts geeignet
- Wirbelsäule wenig differenziert und ziemlich fischartig
- Bau der Schwanzflosse
- markantes Seitenlinienorgan an Kopf
- Bezahnung gleicht zeitgenössischen Fleischflossern
- Hirnschädel ist vergleichbar mit Fischen
- Kiemenskelett bemerkenswert fischartig
- Form des kräftigen Stapes

schen wie *Eusthenopteron*. Die Wirbelkörper sind vierteilig; der Chorda-Kanal ist nicht eingeschnürt; die Wirbelsäule kaum verstärkt (COATES & CLACK 1995, 379; COATES 1996, 363). Der Atlas-Axis-Komplex ist kaum differenziert (COATES 1996, 363). Die Neuralbögen waren schwach verknöchert und Zygapophysen kaum entwickelt (CLACK 2002a, 126; COATES 1996, 363); *Acanthostega* ähnelt in dieser Hinsicht der karbonischen Gattung *Crassigyrinus*, das als sekundär aquatisch gilt (CLACK & COATES 1995, 362).

Die Rippen sind viel kürzer und ganz anders gebaut als bei *Ichthyostega*, was auf eine ganz andere Lebensweise hinweist (CLACK 2002a, 126).

Der Beckengürtel besteht aus einem einzelnen Element und ist relativ klein für einen Tetrapoden, jedoch groß für einen Fisch und in mancher Hinsicht tetrapodenähnlicher als fischähnlich; eine Verbindung mit der Wirbelsäule bestand vermutlich nur durch Bänder (CLACK 2002a, 126). Die Hüfte konnte dadurch kaum Gewicht tragen.

Die Schwanzflosse ist lungenfischähnlich gebaut. Sie konnte Muskelwellen durch den ganzen Körper erzeugen (COATES 1996, 404). Flossenstrahlen sind länger und zahlreicher als bei *Ichthyostega*. Es handelt sich um einen Schwanz eines lauerrnden Räubers; er paßt nicht zu einem Tier, das regelmäßig Landgänge macht.

**Lebensweise.** CLACK (2002a, 124) stellt als Gesamteindruck fest, daß fast alle Merkmale von *Acanthostega* ein ausschließliches Wasserleben nahelegen (Tab. 3): „Almost all the features of

Tab. 3: Merkmale, die auf ein dauerndes Wasserleben von *Acanthostega* hinweisen

*Acanthostega* that have been discovered suggest that it was likely to have been totally aquatic.“ – „The morphology of *Acanthostega* is manifestly that of an aquatic animal, attested by the form of the limb joints and digits, the extensive tail fin, notochordal vertebrae, lack of zygapophyses and short ribs with poorly differentiated sacral rib. Other features, notably the postbranchial lamina, well-ossified hyobranchial apparatus, fish-like dentition, lateral line organs embedded in bone, small naris, large stapes and possibly functional spiracle suggest that it was permanently so“ (CLACK 1997, 242). Abgesehen vom Besitz von Fingern kommen viele Merkmale von *Acanthostega*, die in einem Zusammenhang mit dem Landleben gebracht werden, auch bei modernen Fischen vor, die keine Beziehungen zu einem Leben auf Land haben (CLACK 2002a, 137).

Vermutlich lebte *Acanthostega* in vegetationsreichen Uferzonen, in denen eine tetrapodenartige Extremität passend war. Wie alle anderen oderdevonischen Tetrapoden ist auch *Acanthostega* ausschließlich zusammen mit Fischen fossil überliefert (mit Porolepiformes-Gattungen wie *Holoptychius* und einem Lungenfisch) (CLACK 2002a, 110).

Eine gehende Fortbewegung im Wasser ist übrigens nicht so ungewöhnlich: sie wird auch vom heute lebenden Sargassum-Froschfisch (*Histrio*) praktiziert (AHLBERG & MILNER 1994, 510; siehe dazu weiter unten).

**Evolutionäre Betrachtungen.** Wie bereits erwähnt, trug *Acanthostega* maßgeblich zu einem Umdenken bezüglich der Umstände der Entstehung der Tetrapoden-Extremität bei. Evolutionstheoretisch scheint nun ein Szenario nahezuliegen, wonach die Beine im Wasser evolviert sind. Extremitäten mit Fingern evolvierten demnach vor dem Landgang. Als Selektionsdruck wird ein besseres Wühlen durch vegetationsreiche Uferzonen genannt. Es wurde auch schon die Idee geäußert, daß mit Beinen eine bessere Umklammerung bei der Paarung wie auch bei heutigen Amphibien möglich sei (CLACK 2002a, 136). Zur Frage der Selektionsdrücke bei der Entstehung der Tetrapoden wird weiter unten noch besonders eingegangen; es sei aber schon angemerkt, daß man sich hier auf sehr spekulativem Boden befindet. CLACK (2002a, 136) räumt ein, daß keine der vorgetragenen Hypothesen zum Ursprung der Tetrapodenextremität derzeit testbar sei.

Ungeachtet der Selektionsverhältnisse verkürzt *Acanthostega* die Kluft zwischen Fischen und auf Land gehenden Tetrapoden. Dies gilt aber nur bei grober, undifferenzierter Betrachtung, etwa bei einem bloßen Zusammenzählen von Tetrapodenmerkmalen. Im Detail betrachtet zeigen sich evolutionstheoretische Probleme, die z. T. schon angesprochen wurden:

- Einzelne Merkmale tauchen markant verändert

im Vergleich zu potentiellen Vorläufern auf (z. B. im Bereich des Hirnschädels, oder der Besitz von Fingern).

- Das Handgelenk von *Acanthostega* war späteren Tetrapoden sehr unähnlich (CLACK 2002a, 137).
- Neben Merkmalen, in denen *Acanthostega* abgeleitet ist als *Ichthyostega* (CARROLL (1992, 60) gibt es auch Merkmale, bei denen es umgekehrt ist.
- Die Wangen und das Schädeldach sind bei *Acanthostega* und *Ichthyostega* fest verbunden, im Gegensatz sowohl zu den möglichen Fisch-Vorfahren als auch zu anderen frühen Tetrapoden (CARROLL 1992, 60); evolutionär gesehen wäre hier ein Zickzackkurs gefahren worden.
- CARROLL (1992, 60) bemerkt, daß verschiedene Spezialisierungen die Möglichkeit einer direkten Vorfahrenschaft für spätere Tetrapoden ausschließen. Eine Zusammenstellung einzigartiger, abgeleiteter und primitiver Merkmale von *Acanthostega* findet sich bei COATES (1996, 369).

Als evolutionär relevanter Mechanismus der Entwicklung früher Tetrapoden wird eine heterochronische Entwicklung von *Eusthenopteron* zu *Acanthostega* diskutiert. Frühe Tetrapodenschädel sind paedomorphotisch im Vergleich zu den Schädeln der Osteolepididae (COATES & CLACK 1995, 382; LONG 1990); d. h. sie sind deren Jugendstadium vergleichbar. Entsprechende Merkmale wurden bei juvenilen Exemplaren von *Eusthenopteron* gefunden. In diesem Zusammenhang weist LONG (1990, 161) darauf hin, daß unter fossilen Amphibien Paedomorphosen weit verbreitet seien.

#### **War *Acanthostega* sekundär wasserlebens?**

Einige Autoren halten es für möglich, daß die ausschließliche Lebensweise im Wasser evolutionär sekundär ist, daß *Acanthostega* also von ehemals mehr landlebenden Formen abstammt. Als schlagkräftigstes Argument dafür und schwer zu widerlegen sieht CLACK (2002a, 137) den tetrapodenartigen Pelvis und den großen Femur von *Acanthostega* an: „It seems hard to imagine what the pelvis and femur evolved for if not to produce a walking leg. A similar argument is used with respect to the appearance of digits“ (CLACK 2002a, 135; vgl. CLACK & COATES 1995, 366). Außerdem hat *Acanthostega* die Knochen der Operculogular-Serie am hinteren Ende des Schädels verloren, die (wie erwähnt) im Wasser für Kiemenatmung nützlich, wenn auch nicht notwendig sind, wie andere Fische beweisen.

Die Plesiomorphien von *Acanthostega* (z. B. einfache Wirbelsäule, einfach gebaute Rippen) könnten z. T. auch als sekundäre Wasser-Anpassungen interpretiert werden.

Andererseits sprechen die Anatomie der Arme (ähnlich *Eusthenopteron*) und des Schwanzes deutlich für eine primäre aquatische Lebensweise; andernfalls müßte man eine gravierende Reversion annehmen. Kein sekundär aquatischer Tetrapode

hat einen Radius, der deutlich länger als die Ulna wäre, bei den Osteolepiformes ist das aber die Regel. CLACK & COATES (1995, 367) mutmaßen, daß die großen Pelvis und Femur primär im Wasser unbekannt Zwecke gehabt haben könnten, räumen aber ein, daß dieses Argument und ähnliche Argumente subjektiv seien. Als Reversion müßte auch das ausgeprägte, von Knochen eingeschlossene Sinneskanal-Netzwerk angesehen werden (COATES 1996, 402).

Der Besitz dermalen Flossenstrahlen macht es unwahrscheinlich, daß *Acanthostega* sekundär waserlebend war (CLACK 2002a, 128).

Die die sparsamste Phylogenese spricht ebenfalls dafür, daß es sich bei den Wassermerkmalen von *Acanthostega* um primäre Ausprägungen handelt (CLACK & COATES 1995, 359).

Insgesamt entsteht also ein widersprüchlicher Gesamteindruck – von CLACK (2002a, 136) wie folgt auf den Punkt gebracht: „It is at least as difficult to imagine a terrestrial animal with a tail fin like *Acanthostega* as it is to imagine a primitively aquatic one having evolved a large pelvis and femur.“ Allerdings besteht diese Schwierigkeit nur im Rahmen des evolutionären Paradigmas, denn dort muß nach Selektionsdrücken für die Änderungen des Baus gefragt werden und genau darin besteht das Problem und schwächt die Plausibilität evolutionärer Szenarien. Der gesamte Merkmalskomplex kann dagegen durchaus als passende Einrichtung für eine bestimmte ökologische Nische in vegetationsreichen Uferzonen verständlich gemacht werden. So kann etwa das starke Pelvis als Muskelansatzstelle für einen gut ausgebildeten Schwanz dienen, der wiederum ein schnelles Hervorstößen aus einer Lauerstellung ermöglicht (CLACK 2002a, 136). Doch eine plausible Ökologie ist noch kein Argument für einen plausiblen Evolutionsvorgang.

Wir kommen auf diese Problematik weiter unten zurück.

### Andere Tetrapoden-Gattungen des Famenniums

Weitere Gattungen des Famenniums sind nur bruchstückhaft bekannt und ihre Zugehörigkeit zu den Tetrapoden kann nicht als gesichert gelten, da in keinem Fall die vorderen Teile der Extremitäten (Ausbildung von Elle und Speiche, von Fingern?) bekannt sind.

Von *Hynerpeton* aus Nordamerika sind Schultergürtel (Abb. 16), das Jugale, ein Teil des Unterkiefers und einige Bauchschuppen fossil überliefert. DAESCHLER et al. (1994, 640) charakterisieren *Hynerpeton* als einzigartige Kombination primitiver, abgeleiteter und autapomorpher Merkmale. Im postkranialen Bereich sind die Merkmale fortschrittlicher sind als die von *Ichthyostega* und *Acanthostega* (CARROLL 1995, 389).

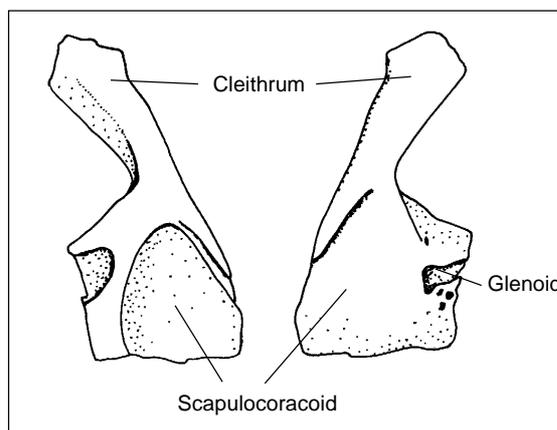


Abb. 16: Innen- (links) und Außenseite des Schultergürtels von *Hynerpeton*. (Nach DAESCHLER et al. 1994)

Der Schultergürtel weist Ansatzstellen für kräftige Muskulatur zur Vor- und Rückwärtsbewegung und Hebung der Vorderextremitäten auf; das wird als Hinweis gesehen, daß diese Gattung sich eher (oder ggf. besser) auf dem Land fortbewegen konnte als andere oberdevonische Tetrapoden (DAESCHLER et al. 1994, 641). Extremitätenknochen sind allerdings unbekannt, so daß die Fortbewegungsweise nicht bestimmt werden kann (CLACK 1997, 230). Das Fehlen der postbranchialen Lamina am Cleithrum weist das Fehlen innerer Kiemen hin (DAESCHLER et al. 1994).

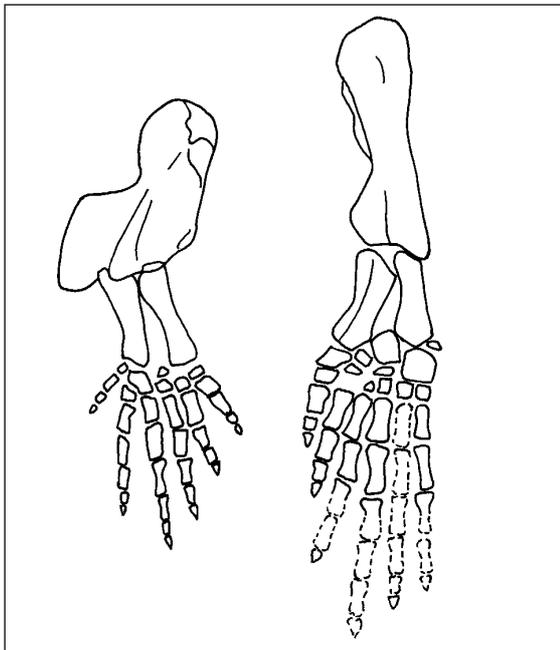
Wie alle oberdevonischen Tetrapoden wurde auch *Hynerpeton* zusammen mit Fischen abgelagert (Lungenfische, Osteolepiformes u. a.); als Ablagerungsraum wird ein großes Flußsystem angenommen (DAESCHLER et al. 1994, 640; CLACK 2002a, 132).

Insgesamt sind die Überreste zu bruchstückhaft und die Merkmale zu wenig signifikant, um klare Schlußfolgerungen über Lebensweise und Evolution zu ziehen, insbesondere angesichts der Unsicherheit über die Lebensweise bei den viel besser erhaltenen Gattungen *Ichthyostega* und *Acanthostega*.

*Tulerpeton* wurde im Oberdevon Russlands gefunden, zusammen mit Fischen in Sedimenten mit marinen Einflüssen, was unter den devonischen Tetrapoden-Standorten bislang einmalig ist (CLACK 2002a, 129; COATES & CLACK 1995, 380). Trotz der landfernen Ablagerung ähnelt diese Gattung karbonischen Formen mehr als alle anderen oberdevonischen Tetrapoden (s. u.).

Gefunden wurden eine rechte Vorder- und Hinterextremität (Abb. 17), ein linker Schultergürtel, Prämaxillare und Vomer sowie Bauchschuppen. Auffallend ist der Besitz von 6 Fingern an der Vorder- und von 7 Fingern an der Hinterextremität. Die Gliedmaßen ähneln insgesamt deutlich späteren Tetrapoden (Anthracosauriern) des Karbons (CARROLL 1992, 56; JANVIER 1996, 229). Die Knöchelkonstruktion gleicht jedoch insofern *Ichthyostega* und *Acanthostega*, als der Fuß weniger Knochen aufweist als spätere Tetrapoden. Tibia

Abb. 17: Rekonstruierte Vorder- (links) und Hinterextremität von *Tulerpeton curtum*. (Nach CLACK 2002a)

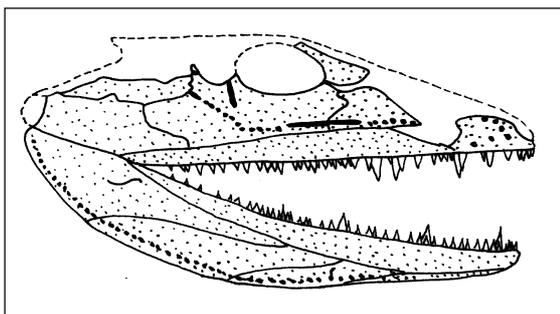


und Fibula sind abgeflacht und eher paddelartig, eine Situation, die für heutige Wassersalamander typisch ist (CLACK 2002a, 129f.).

Der Schultergürtel ist robuster als bei *Acanthostega* und kann daher als weniger „wasserangepaßt“ interpretiert werden. Am Cleithrum wurde keine postbranchiale Lamina nachgewiesen, daher hatte *Tulerpeton* vermutlich keine inneren Kiemen. LEBEDEV & COATES (1995, 307) sehen *Tulerpeton* an der Basis der Linie, die die zu den Amnioten führen soll, und stufen diese Gattung als ältesten bekannten Vertreter der Tetrapoden-Kronengruppe ein. Das heißt, die Trennung zwischen Reptiliomorphen und Batrachomorphen (Amphibienlinie) erfolgte noch vor der Devon-Karbon-Grenze. Die Polydaktylie wäre demnach noch nach der evolutionären Trennung der beiden heutigen Tetrapodenlinien bestehen geblieben, so daß die Fünffingrigkeit von polydaktylen Vorläufern zweimal unabhängig in den beiden Linien entstanden wäre.

Von *Ventastega* (Abb. 18) aus dem Oberdevon Litauens wurden Schädelteile und Teile von Schulter- und Beckengürtel gefunden. Der Schädel und Gaumen ähneln *Acanthostega*. Die Bezahnung ist z. T. ähnlich *Panderichthys* und verschieden von *Acanthostega* oder *Ichthyostega*; Reißzähne auf dem Gau-

Abb. 18: Rekonstruierter Schädel von *Ventastega curonica*. (Nach AHLBERG et al. 1994)



men werden als fischartig und primitiv eingestuft (Fressen im Wasser) (CLACK 2002a, 130). Der Unterkiefer teilt sonst viele Merkmale mit denen anderer Devon-Tetrapoden; einige werden als basale Tetrapoden-Synapomorphien interpretiert (AHLBERG et al. 1994, 303). Der Oberkiefer ähnelt grob *Acanthostega*, *Ichthyostega* und *Tulerpeton*, ebenso die Nasenregion (AHLBERG et al. 1994, 303).

Der Schultergürtel ist ebenfalls anderen devonischen Tetrapoden vergleichbar. Nach einer phylogenetischen Studie erscheint *Ventastega* primitiver als *Acanthostega* (nach AHLBERG & CLACK 1998; CLACK 2002a, 131). Nach AHLBERG et al. (1994, 306) zeigen diverse Schädelmerkmale ohne Zweifel, daß *Ventastega* einer der primitivsten Tetrapoden ist – dies steht im Kontrast zur stratigraphischen Stellung, da *Ventastega* ausgerechnet zu den jüngsten Tetrapoden gehört. (Dabei ist noch zu bedenken, daß auch bei dieser Gattung die Tetrapodennatur nicht direkt nachgewiesen wurde.)

Der Vollständigkeit halber seien aus dem Famennium noch *Densignathus*, *Metaxygnathus* und *Sinostega* erwähnt. Von *Densignathus* aus Pennsylvania ist ein Oberkiefer gefunden worden, der *Hynerpeton* ähnelt, jedoch etwas kleiner ist (DAESCHLER 2000, 304). Ein gut entwickelter parasymphysialer Fangzahn ist eine Stammtetrapoden-Synapomorphie; es gibt aber auch Coronoid-Fangzähne, was ein fischartiges Merkmal darstellt. Die gleiche Kombination ist auch bei *Obruchevichthys*, *Ventastega* und *Metaxygnathus* verwirklicht (DAESCHLER 2000, 307).

*Metaxygnathus* ist biogeographisch bemerkenswert, denn diese Gattung wurde relativ weit entfernt von den anderen oberdevonischen Gattungen in Australien gefunden. Von *Metaxygnathus* ist nur ein Unterkiefer bekannt, dessen Merkmale z. T. tetrapodentypisch sind (CLACK 2002a, 133). Das Seitenlinienorgan ist vorhanden (CLACK 1997, 230). THOMSON (1993, 38) stellt anhand von *Metaxygnathus* die Frage, ob man aufgrund von Kiefermerkmalen wirklich auf einen Tetrapoden schließen kann. „Is this simply the jaw of an advanced 'mosaic' fish?“ Das Fossil wurde zusammen mit vielen Placodermen, aber keinem anderen Tetrapoden gefunden.

*Sinostega* aus China ist erst im Jahr 2002 beschrieben worden (ZHU et al. 2002) und hat ebenso wie *Metaxygnathus* zur Ausweitung des geographischen Bereichs devonischer Tetrapodenfunde beigetragen. Es handelt sich um den ersten Fund aus Asien; er ist zusammen mit verschiedenen Fischen und einigen Landpflanzen überliefert.

Gefunden wurde nur ein Unterkieferbruchstück. Als diagnostisch für Tetrapoden gilt das Fehlen der Meckelschen Verknöcherung (Meckelsche Lücke) und ein Präartikulare, das ein schmales mit kleinen Zähnen besetztes Band am oberen Ende aufweist. Außer *Acanthostega* und evtl. *Tulerpeton* haben alle

anderen devonischen Tetrapoden die Meckelsche Verknöcherung. *Sinostega* ähnelt am meisten *Acanthostega*, hat aber ein kleineres bezahntes Feld auf dem Präartikuläre (ZHU et al. 2002).

### Kurze Bewertung der Tetrapoden des Famenniums

Die Tetrapoden des Famenniums sind im postkranialen Bereich relativ variabel, sonst aber bemerkenswert „konservativ“ (Kieferbau, Gebiß, Gaumen, Schädeldach, Gürtel, in der Gesamtgröße, ähnlich breite, abgeflachte Schädeln) und weisen (trotz besserer Erhaltung) in diesen Merkmalen eine geringere Diversität als die älteren frasnischen Tetrapoden auf (CLACK 2002a, 137). „The genera display considerable postcranial variation, but their jaw morphology and head shape are strikingly uniform“ (AHLBERG 1995, 424); dies müsse als typisch für die Stammlinie angesehen werden und hängt vermutlich mit einer bestimmten Art des Beuteerwerbs zusammen. Die Einheitlichkeit der Schädelnform der famennischen Tetrapoden steht im Kontrast zur verlängerten und spezialisierten Schädelnform der Elginerpetontidae des Frasniums.

„The Famennian tetrapods seem to form a wholly paraphyletic array. *Tulerpeton*, *Ichthyostega* and *Acanthostega* clearly represent separate pleistions, while *Ventastega* and *Metaxygnathus* may fall below *Acanthostega* and the tetrapod stem“ (AHLBERG 1995, 423f.). Jede Gattung ist nur von einer Lokalität bekannt.

Die Datierung der famennischen Tetrapoden ist in der Regel nicht exakt möglich; sie erfolgt anhand von Pollenfunden (CLACK 2002a, 109).

### Sauripterus

Besondere Erwähnung muß noch *Sauripterus* aus dem Oberdevon, der „Fisch mit Fingern“ finden (Abb. 19). Diese Gattung gehört zur Crossopterygier-Ordnung der Rhizodontida, die phylogenetisch außerhalb einer Gruppe aus Osteolepiformes, Elpistostegaliaer und Tetrapoden gestellt wird und nicht näher mit den Tetrapoden verwandt ist (DAESCHLER & SHUBIN 1997). Die *Sauripterus*-Flosse ist mit 8 fingerartigen radialen Knochen bestückt, die oberflächlich Fingern der frühen Tetrapoden ähneln. Die Fingerknochen sind abgeflacht und relativ steif (DAESCHLER & SHUBIN 1997).

Da *Sauripterus* nicht näher verwandt mit Tetrapoden ist, müssen die fingerartigen Strukturen konvergent entstanden sein; die Brustflosse von *Sauripterus* kann daher nicht als Modell für eine Vorstufe von Beinen interpretiert werden (JOHANSON & AHLBERG 1998, 569). DAESCHLER & SHUBIN (1997) bemerken, daß der Erwerb von Fingern nicht im

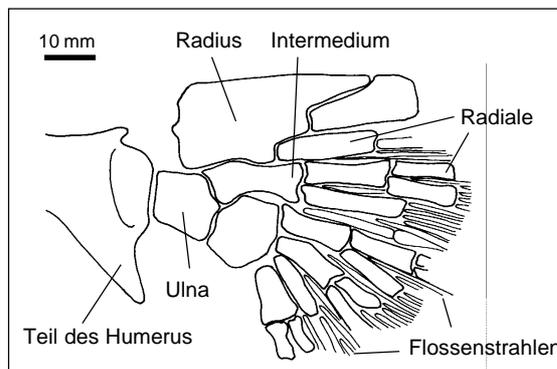


Abb. 19: Flossenskelett von *Sauripterus*. (Nach DAESCHLER & SHUBIN 1997)

Zusammenhang mit der Eroberung des Landes gesehen werden müsse. Sie schreiben: „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 forces us to question the use of digits as a key innovation associated with the origin of tetrapods“ (DAESCHLER & SHUBIN 1997, 133).

### Gesamtbewertung der oberdevonischen Tetrapoden

Insgesamt weisen die oberdevonischen Tetrapoden unterschiedliche Merkmalsmosaik auf, die in phylogenetischen Darstellungen die Annahme vieler Konvergenzen und Reversionen erfordern: „The distribution of primitive and derived characters differs from lineage to lineage, showing that many features were evolved or lost convergently. ... the convergent origin of derived features in different lineages makes it difficult to establish specific relationships, or to agree on objective criteria to differentiate tetrapods from their fish ancestors“ (CARROLL 1995, 390).

ZHU et al. (2002, 760) stellen ein relativ plötzliches Erscheinen der tetrapodenartigen Formen des Oberdevons heraus: „These forms seem to have achieved worldwide distribution and great taxonomic diversity within a relatively short time.“ Eine graduelle Entwicklung dieser Formen kann bisher nicht belegt werden. (COATES et al. 2002, 390) stellen dazu fest: „Results highlight a large data gap in the stem group preceding the first appearance of limbs with digits.“ Ebenso ist die Verbindung „nach oben“ unklar: „It is generally agreed that none of the Greenland genera is a plausible direct ancestor of later terrestrial vertebrates“ (MILNER et al. 1986, 8).

Angesichts der Formenvielfalt im Oberdevon plädiert THOMSON (1993, 48f.) dafür, die frühesten Tetrapoden nicht nur im Oberdevon, sondern im ganzen Devon zu suchen. „It is very likely that we have been looking both in the wrong place and at the wrong time“ (THOMSON 1993, 49).

### **Eusthenopteron – Panderichthys**

#### **Verluste**

- Mediane Flossen (außer Schwanz)
- Mosaik von Fronale-Knochen
- Schädelbeweglichkeit über das Schädeldach hinweg
- Reduktion der relativen Größe der Opercular-Region
- Reduktion oder Verschmelzung von Extremitätenknochen

#### **Neuerwerb**

- Verlängerung der Schnauze
- Vergrößerung der Augen und Verschiebung ihrer Lage Richtung dorsal

### **Panderichthys – Acanthostega**

#### **Verluste**

- Opercular-Serie
- Supracleithral-Serie (außer Anocleithrum)
- Dermale Flossenstrahlen an den

#### **Extremitäten**

- Dorsale Schuppen
- Mosaik von Nasale-Knochen
- Reduktion des Cleithrums

#### **Neuerwerb**

- verstärkter Hirnschädel
- Fenestra vestibuli umschließt des Kopf des Stapes
- große, knollige Basipterygoid-Fortsätze
- Rippen mit Neuralbögen und Centra verbunden
- Extremitäten mit Fingern
- Vergrößertes Scapulocoracoid
- großer dermale Interclavicular
- großer Beckengürtel
- Sakralrippen
- Vergrößerter Femur, Tibia, Fibula; Mosaik von Knöchelknochen.
- Fundamentale Neuorganisation der Ohrregion (CLACK 2001, 393f.)
- Deutliche Änderungen in der Mittelregion des Hirnschädels (CLACK 2001, 393f.)

Tab. 4: Überblick über Änderungen in der Abfolge Eusthenopteron – Panderichthys – Acanthostega (weitgehend nach CLACK 2002a, 190). Es wird deutlich, daß von Eusthenopteron zu Acanthostega nur relativ geringfügige Änderungen in Richtung Tetrapoden zu verzeichnen sind. Dagegen ist der Sprung von Panderichthys zu Acanthostega beträchtlich.

Auffällig ist, daß alle oberdevonischen Formen ausnahmslos ausschließlich zusammen mit Fischen abgelagert sind. Möglicherweise haben diese Formen mit der eigentlichen Eroberung des Landes nichts zu tun. So stellt CARROLL (1992, 47) fest: „The East Greenland genera are more primitive than all subsequent amphibians in many features, but they don't appear closely related to any of the lineages that were common in the Carboniferous“ (CARROLL 1992, 47). Für JANVIER (196, 285) ist es klar, daß die Beine ursprünglich nicht für ein Gehen an Land entwickelt wurden, sondern eine spezielle Art von Flossen bildeten, vermutlich für ein Schwimmen in Flußdeltas gegen den Strom oder durch Bereiche mit verrottendem Pflanzenmaterial.

Die tetrapodenartigen Merkmale können möglicherweise auch durch eine spezialisierte Lebensweise in vegetationsreichen Uferzonen plausibel gemacht werden. Jedenfalls dürfte das letzte Wort über die Lebensweise der oberdevonischen Tetrapoden und tetrapodenähnlichen Formen noch nicht gesprochen worden sein. Die Entdeckung der Fortbewegungsweise des Quastenflossers *Latimeria* sollte hier zur Vorsicht mahnen. Die heutigen Quastenflosser benutzen ihre Extremitäten nicht zum Watscheln, entgegen vorheriger Erwartungen (CLACK 2002a, 102). „The dubiousness of speculating of the mode of action of fossil fish limbs is made manifest by recent studies of the coelacanth *Latimeria*“ (CLACK 1997, 243).

**Sind die oberdevonischen Tetrapoden ein „Dead-end“?** Vor dem Hintergrund der genannten Daten und Argumente stellt sich die Frage, ob die oberdevonischen wasserlebenden Tetrapoden überhaupt als Vorläufer für die im Karbon überlieferten Land-Tetrapoden geeignet sind. Diese Fra-

ge wird bei der Besprechung der Karbon-Tetrapoden aufzugreifen sein, doch können schon an dieser Stelle dazu einige Bemerkungen gemacht werden:

- *Ichthyostega* scheidet aufgrund vieler spezieller Merkmale als Übergangsform aus.
- Bei *Acanthostega* kommen alle Merkmale außer den Extremitätenmerkmalen auch bei modernen Fischen vor, die nichts mit dem Landleben zu tun haben (CLACK 2002a, 137).
- Es ist kein guter Anschluß an unterkarbonische Formen möglich: „There seems to be no obvious connection between the tetrapods of the Late Devonian and those of the Early Carboniferous. ... It may be that most of the Devonian forms became extinct at the end of the Devonian ... By the time they are found in any numbers in the fossil record, Carboniferous tetrapods had reradiated into a wide range of morphologies and ecologies“ (CLACK 2002a, 196).
- Alle Oberdevon-Tetrapoden sind zusammen mit Fischen abgelagert. Das läßt schließen, daß die die Oberdevon-Tetrapoden auch wasserlebend waren, womit ihre Deutung als Übergangsformen, die sich auf dem Weg ans Land befinden, geschwächt ist.

## **Evolutionstheoretische Probleme**

### **Sind die oberdevonischen Tetrapoden primär oder sekundär wasserlebend?**

Erstaunlicherweise wird diskutiert, ob *Acanthostega* und sogar die stratigraphisch frühe Gattung *Elginerpeton* und eventuell auch andere Formen möglicherweise sekundär wasserlebend waren, also von einer früheren Landlebensweise wieder ins Wasser zurückgekehrt sind (CLACK 2002a, 129, 135; WESTENBERG 1999). Bei der Besprechung der betreffenden Formen wurde dies bereits erwähnt.

**Argumente für sekundäres Wasserleben.** Als Argumente für eine sekundär wasserlebende Lebensweise werden genannt:

- Die Ausbildung eines tetrapodenartigen Pelvis und großen Femur sowie der Besitz von Fingern. „It seems hard to imagine what the pelvis and femur evolved for if not to produce a walking leg. A similar argument is used with respect to the appearance of digits“ (CLACK 2002a, 135).
- Der Verlust des Flossennetzes (fin webbing). Warum sollte dieses im Wasser verloren gehen?
- *Acanthostega* hat die Operculogular-Serie am hinteren Ende des Schädels verloren. Im Wasser sind diese Knochen für Kiemenatmung aber wichtig, mindestens nützlich. Die luftschnappenden Lungenfische haben trotz Besitz von Kiemen diese Knochenserie auch nicht, aber atmen zusätzlich auch mit Lungen. Auch einige moderne Fische

haben die Operculogular-Serie nicht, einige atmen Luft, andere nicht (CLACK 2002a, 135f.).

- Für ein sekundäres Wasserleben einiger Tetrapoden sprechen auch physiologische Gründe. JANIS & FARMER (1999, 117ff.) halten es für unwahrscheinlich, daß im Wasser Kiemen zurückgebildet oder gar aufgegeben werden, weil sie nicht nur der Atmung, sondern auch der Ausscheidung von Kohlendioxid und Ammoniak sowie der Ionenregulation und Säure-Basen-Regulation dienen. Die Ausscheidung ist eine fundamental wichtige Fähigkeit der Kiemen für wasserlebende Organismen, auch wenn zusätzlich Ausscheidung über die Nieren erfolgt. „Gills are simply too valuable to be lost by an aquatic animal, even in those air-breathing fishes that no longer use the gills for oxygen uptake“ (JANIS & FARMER 1999, 123). Wasserlebende Tetrapoden ohne Kiemen müßten daher von Formen abstammen, die zuvor bereits an Land lebten. „We are unable to devise a scenario whereby the loss of gills in a primarily aquatic animal would be adaptive: all the available evidence points to the contrary“ (JANIS & FARMER 1999, 124).

Bei *Acanthostega* und *Ichthyostega* ist der Besitz von Kiemen zwar praktisch sicher, aber die erwähnten anatomischen Merkmale im hinteren Kopfbereich sprechen für eine Reduktion der Kiemen. Nach der Argumentation von JANIS & FARMER (1999) ist aber bereits eine Rückbildung der Kiemen bei dauerhaft wasserlebenden Formen problematisch.

**Argumente für primäres Wasserleben.** Einige anatomische Merkmale sprechen dagegen deutlich für eine *primär* aquatische Lebensweise (man müßte sonst gravierende Reversionen annehmen):

- die Anatomie der Arme. Die Arme von *Acanthostega* sind *Eusthenopteron* am ähnlichsten, wären also am leichtesten direkt von einem Fischvorfahren abzuleiten. (Allerdings gilt die Ausbildung von Fingern als evolutionäre Neuheit, die übergangslos auftritt.) Beiden gemeinsam ist eine deutlich unterschiedliche Länge von Radius und Ulna. Bei landlebenden Formen sind diese beiden Knochen etwa gleichlang. Dagegen hat kein sekundär aquatischer Tetrapode einen Radius, der deutlich länger als die Ulna wäre, wie dies bei *Acanthostega* der Fall ist (CLACK 2002a, 136).

- die Anatomie des fischartigen Schwanzes mit langen Flossenstrahlen, die auf Land wenig Sinn machen. „It is at least as difficult to imagine a terrestrial animal with a tail fin like *Acanthostega* as it is to imagine a primitively aquatic one having evolved a large pelvis and femur“ (CLACK 2002a, 136).

- Wenn manche wasserlebenden Tetrapoden von mehr landlebenden abstammen, wäre zu erwarten, daß die Gliedmaßen gelenkiger sind als dies tatsächlich bei den oberdevonischen Tetrapoden der Fall ist (soweit die Extremitäten fossil überliefert sind).

Neben diesen anatomischen Gründen gibt es aus evolutionstheoretischer Sicht noch indirekte Argumente gegen die sekundär aquatische Lebensweise:

- Wenn manche oberdevonische Tetrapoden sekundär wasserlebend waren, müßte es viele langlebende Tetrapoden im Devon gegeben haben, doch davon fehlt jede Spur (CLACK 2002a, 135).

- Das Rückkehr-Szenario ist unplausibel, da die zunächst ans Landleben angepaßten Formen bei ihrer Rückkehr auf harte Konkurrenz stoßen müßten (s. Abschnitt „Selektionsdrücke“). Es wird oft argumentiert, daß Konkurrenz die Fische aufs Land getrieben hätte, wo sie dann einen konkurrenzfreien Raum hatten. Vor diesem Hintergrund erscheint eine Rückkehr ins Wasser nicht glaubhaft.

Evolutionstheoretisch tut sich hier ein Dilemma auf: Sowohl die Entstehung der Tetrapoden-Merkmale im Wasser als auch die Rückkehr ins Wasser sind unplausibel. Unterm Strich heißt das: es gibt überhaupt kein plausibles Szenario für die evolutive Entstehung der oberdevonischen Tetrapoden. Die Lösung aus diesem Dilemma könnte einfach darin bestehen, daß die oberdevonischen Formen, die möglicherweise in einem vegetationsreichen Uferbereich als lauernde Räuber gelebt haben, für diesen speziellen (oder einen ähnlichen) Lebensraum geschaffen wurden. In Uferbereichen dürfte es eine Vielfalt an ökologischen Nischen gegeben haben, darunter damals möglicherweise auch Lebensräume, die es in dieser Form heute gar nicht mehr gibt. Dieser Vielfalt könnte eine Vielfalt an Formen mit unterschiedlichen Mosaiken von Konstruktionen des Kiemenapparats, der Extremitäten, der Wirbelsäule und des Schwanzes usw. entsprechen. Wenn die realisierten Merkmalskombinationen sowohl einer primär als auch einer sekundär wasserlebenden Lebensweise deutlich widersprechen, erhält die Möglichkeit einer nicht-evolutionären Entstehung einige Plausibilität.

### **Selektionsdrücke – oder: Warum entstanden die Tetrapoden?**

CLACK (2002a, 99) bezeichnet viele Szenarien zur Entstehung der Tetrapoden als „Mythologie“ (CLACK 2002a, 99). Die Vorstellung, daß solche Fische, die auch Lungen besaßen, prädestiniert fürs Überleben waren, wird aus zwei Gründen in Frage gestellt: 1. Viele Fleischflosser überlebten die Devon-Karbon-Grenze (so nötig war der Schritt aufs Land daher gar nicht; ein entsprechender Selektionsdruck ist also wenig plausibel); 2. Wahrscheinlich hatten auch die frühen Strahlflosser Lungen, so daß der Besitz von Lungen wohl keine entscheidende Prädisposition darstellt (CLACK 2002a, 100).

Auf Alfred ROMER geht eine sehr populär gewordene Vorstellung zurück, die man mit etwas Humor als „Von Tümpel zu Tümpel sich schleppen müssen-Hypothese“ bezeichnen könnte. Demnach

soll die Tetrapodenextremität dadurch entstanden sein, daß devonische Quastenflosser in austrocknenden Tümpeln nur dadurch dem Tod entrinnen konnten, daß sie sich zu einem nahegelegenen Tümpel schleppen konnten. Die „Red Beds“ des Devons gelten dabei als Hinweis auf ein trockenere Klima. Für das Erreichen nahegelegener Tümpel waren kräftige, fleischige Flossen sehr nützlich, und entsprechend soll sich ein Selektionsdruck zur Entwicklung von Beinen aufgebaut haben. Das Romersche Szenario ist ausgesprochen paradox: Die Beine sollen sich entwickelt haben, damit die zu Tetrapoden werdenden Fische *im Wasser bleiben* konnten – ein solches Konzept ist also schon in sich unschlüssig (COATES & CLACK 1995, 375). Dennoch hat es große Popularität gewonnen und findet sich in fast jedem Lehrbuch zur Evolution der Lebewesen. Die Romersche Hypothese wird heute jedoch aus weiteren Gründen als sehr fragwürdig angesehen, z. B. werden mittlerweile die Red Beds des Devons nicht mehr unbedingt mit trockenem Klima in Verbindung gebracht. Zudem ist gar nicht gesichert, daß in den Gebieten, in welchen die Tetrapoden entstanden, ein trockenes Klima herrschte. Viele devonische Sedimente sind jedenfalls Fluß- oder Küstensedimente (CLACK 2002a, 101). Die ökologischen Bedingungen, unter denen die frühen Tetrapoden entstanden, sind nicht bekannt; es könnten statt Süßwasser- auch Brackwasserbedingungen gewesen sein. Im Oberdevon gab es offenbar eine große Vielfalt an Biotopen. Damit spielen Trockengebiete im Devon für die Entstehung der Tetrapoden auch von daher möglicherweise keine Rolle (CLACK 2002a, 102). Zudem entspricht keine der frühen Tetrapoden-Umwelten, wie sie aus der Fazies der Tetrapodenfunde erschlossen werden können, dem Romerschen Szenario der saisonalen Trockenzeiten (COATES & CLACK 1995, 381).

Dazu kommt noch folgende Beobachtung: Moderne Amphibien suchen bei Austrocknung keine neuen Wasserlöcher, sondern sammeln sich in den austrocknenden Pools und sterben oft. Ein Selektionsdruck würde Schutz gegen Austrocknung fördern, nicht den Erwerb von (längeren) Beinen. Im Devon wäre das wohl kaum anders gewesen (CLACK 2002a, 100).

Mit den neueren Hinweisen schießlich, daß die Tetrapodenextremität im Wasser entstanden sein dürfte, ist das Romersche Konzept wohl endgültig aus dem Rennen.

Doch auch das Szenario der Entstehung von Beinen im Wasser erscheint nicht plausibel. Denn weshalb sollten im Wasser aus Flossen Beine mit Fingern entstehen? Müßte Selektion das nicht verhindern? Extremitäten mit Fingern ermöglichen immerhin ein besseres Kraulen in dichter Vegetation, gleichzeitig wird aber ein bewährtes Organ (Flossen) aufgegeben, obwohl sich der Lebensraum nicht wesentlich gewandelt hat. Immerhin

erscheint ein solches Szenario plausibler als die Romersche Hypothese. Sie macht allerdings nur den Erwerb der Finger durch die Selektionsbedingungen plausibel, nicht den Schritt ans Land (vgl. Abb. xx). (Und selbst wenn selektiv nichts gegen eine evolutive Entstehung der Tetrapodenextremität im Wasser sprechen würde, wäre nur eine notwendige und keine hinreichende Bedingung für die evolutive Entstehung erfüllt.)

Die *Rückkehr* ins Wasser (s. o.) ist von den Selektionsbedingungen her noch weniger schlüssig. Gerade erst der Konkurrenz im Wasser entflohen, mühsam an ein teilweises Landleben angepaßt, dabei Einrichtungen fürs Leben im Wasser verloren: in dieser Situation sollen frühe Tetrapoden „fit“ gewesen sein für die erneute Konkurrenz im Wasser?

Als weitere Idee zur Entstehung von Beinen wurde die Vorstellung ins Spiel gebracht, Beine hätten sich entwickelt, um sich damit in Schlamm einbuddeln zu können. Dieses Szenario gilt aber als unwahrscheinlich, da dies bei heutigen Formen so nicht geschieht. Die Lungenfische mit ganz anderen Extremitäten machen es auch nicht so (CLACK 2002a, 100). „*Neoceratodus*, although it would seem to have the most suitable fins for terrestrial transport, is actually the most aquatic of living lungfishes“ (EDWARDS 1989, 246). „*Protopterus* uses its fins for substrate locomotion underwater ... and it is probable that osteolepid rhipidistians“ did so, too“ (EDWARDS 1989, 246). Außerdem: sollten die Beine zum Graben evolviert sein, wären sie nicht fürs Laufen geeignet gewesen (CLACK 2002a, 101; unter Bezugnahme auf eine Arbeit von EWER 1955).

Und schließlich: Die heutigen Lungenfische und einige primitive Strahlflosser besiedeln Biotope, die zeitweise austrocknen. Diese Fische drängen nicht ans Land, sondern machen einen Sommerschlaf, bei dem der Stoffwechsel drastisch heruntergefahren wird (BRAY 1985, 310). „Inger pointed out that in many cases, air bladders allow the fishes to remain in the water when the water becomes anoxic, rather than to allow them to make excursions on the land“ (CLACK 2002a, 101).

Die Fortpflanzungsweise der frühen Tetrapoden ist unbekannt. Selektionsdrücke in diesem Gebiet sind somit spekulativ (CLACK 2002a, 101).

Ein anderer möglicher Selektionsfaktor könnte Populationsdruck bzw. Feinddruck sein (CLACK 2002a, 101, 104), doch auch dies ist spekulativ. Keine der vorgetragenen Hypothesen zum Ursprung der Tetrapodenextremität ist derzeit testbar (CLACK 2002a, 136). Die Ideen über Selektionsdrücke und Lebensbedingungen der oberdevonischen Tetrapoden sind zwar zahlreich, die Evidenzen jedoch unklar. Die meisten Ideen können mit Gegenargumenten gekontert werden. Ohne zusätzliche Fossilien sind derzeit nur Vermutungen möglich (CLACK 2002a, 104).

**Weitere Probleme.** Zu den genannten Punkten kommen folgende Beobachtungen noch erschwerend hinzu:

- Heutige Fische zeigen, daß es keine logische Verknüpfung zwischen dem Verlust von Flossenstrahlen und Flossennetzen, Bildung von Fingern und Exkursionen auf dem Land gibt. So sind Aale diejenigen Fische, die heute die längsten Wanderungen auf dem Land unternehmen; deren paarige Flossen sind aber stark reduziert (CLACK 2002a, 102).

- Es gibt moderne Strahlflusser mit Anpassungen ans Landleben und solche, die fingerartige Strukturen von Flossenstrahlen ausgebildet haben. Diese zwei Gruppen überlappen sich fast nicht. Fische mit Fingern gehen nicht aufs Land, und solche, die aufs Land gehen, haben keine fingerartigen Strukturen an ihren Extremitäten (CLACK 2002a, 103). Z. B. hat der in der Tiefsee lebende Sargassum-Froschfisch acht Finger. „... there is little relationship between the origin of limblike appendages and terrestriality“ (CLACK 2002a, 103). „Fishes leave water and spend time on land under a wide range of conditions and circumstances (Sayer and Davenport 1991), but there is no link between those that do leave the water and those that have evolved digitlike structures“ (CLACK 2002a, 103). „The plethora of reasons for why modern fish leave the water demonstrate how difficult it would be to cite any one as the main stimulus for tetrapods to have done so“ (CLACK 2002a, 104).

EDWARDS (1989, 249ff.) beschreibt Bau und Fortbewegung des Froschfisches (Anglerfisch, Antennariidae). „Antennariids employ their fins in a tetrapod fashion to walk over the substrate in order to creep up in prey“ (EDWARDS 1989, 250). „The large number of tetrapod analogies found in the underwater locomotion of antennariids support Eaton's (1960) hypothesis of the aquatic origin of the tetrapod limb. All of the propulsive actions found in sprawling tetrapod locomotion can also be utilized underwater. Therefore, the tetrapod limb may well have evolved as an underwater propulsor that was preadapted for use on land“ (EDWARDS 1989, 251).

Damit aber stellt sich auch die Frage, ob mit dem Erwerb von Fingern unter Wasser überhaupt Argumente dafür gewonnen sind, daß auf dieser Basis der Schritt ans Land erfolgen konnte. Offenbar haben die meisten gefingerten Formen diesen Schritt jedenfalls nicht getan.

- Die Strahlflusser werden bekanntlich in keine nähere Verbindung mit dem Ursprung der Tetrapoden gebracht. Dennoch sind unter ihnen 59 amphibisch lebende Arten aus 16 marinen und limnischen Familien bekannt. Keine davon hat Analoga zu den Tetrapoden-Beinen entwickelt (COATES & CLACK 1995, 301). Bei diesen Formen wäre ein Selektionsdruck in diese Richtung am ehesten nachvollziehbar.

Aus diesen Befunden ergibt sich als Gesamtergebnis, daß ein Zusammenhang mit der Eroberung des Landes (bzw. einer amphibischen Lebensweise) mit dem Erwerb der Vierbeinigkeit mit Fingern durch Daten wenig begründet ist.

### **Polydaktylie – ein Primitivmerkmal?**

Unter den ältesten Tetrapoden besitzen einige Gattungen mehr als fünf Finger: *Acanthostega* hat acht Finger, *Tulerpeton* vorne sechs und hinten sieben, *Ichthyostega* hinten sieben (was allerdings wie erwähnt von JARVIK [1996] bestritten wird; die Verhältnisse bei der Vorderextremität sind unbekannt). Alle karbonischen Tetrapoden haben fünf Finger (oder weniger). Der Besitz von mehr als fünf Fingern erscheint somit als Indiz dafür, daß noch keine festen „evolutionären Bahnen“ erreicht seien, was typisch für frühe Phasen der Evolution neuer Baupläne sei. Mit der Fünffingrigkeit seien dagegen stabile Verhältnisse erreicht. Diese Deutung einer instabilen Frühphase ist jedoch kaum prüfbar; dazu müßten die genetischen Verhältnisse bekannt sein, was bei ausschließlich fossil erhaltenen Organismen nicht möglich ist. Ein im Jahr 2003 beschriebenes Tetrapoden-Fossil aus der Trias läßt zudem Zweifel an dieser Deutung aufkommen. Dieses bislang noch unbenannte marine Reptil hat an der Vorderextremität vor dem ersten Finger einen bzw. zwei zusätzliche gut entwickelte Finger (WU et al. 2003). Die Morphologie der Hand und des Fußes ähnelt stark der von den frühesten Tetrapoden, stellen WU et al. (2003) fest. Es handelt sich um den ersten Fall eine Polydaktylie, die den Verhältnissen der oberdevonischen Tetrapoden gleicht, bei einem jüngeren Fossil. Die Autoren sprechen von einem schlagenden Beispiel für Konvergenz.

Polydaktylie kommt auch bei den meisten Ichthyosauriern vor. Sie ist allerdings von deutlich anderer Art als bei den devonischen Tetrapoden. Die Fische zeigen wie das neue polydaktyle Trias-Fossil, daß eine strenge Fixierung auf maximal fünf Finger unter evolutionstheretischer Perspektive gar nicht gegeben ist. Die Deutung einer Fixierung nach einer instabilen evolutionären Frühphase ist daher fragwürdig. Es dürfte ein heuristisch fruchtbarer Ansatz sein, nach der Funktionalität der Polydaktylie zu fragen anstatt diese als zufälliges evolutionäres Durchgangsstadium zu interpretieren.

### **Der Sprung zu den karbonischen Tetrapoden**

Im Oberdevon gab es zwar bereits Tetrapoden, doch scheinen sie – wie gezeigt – den Sprung ans Land nicht vollzogen zu haben. Alle devonischen

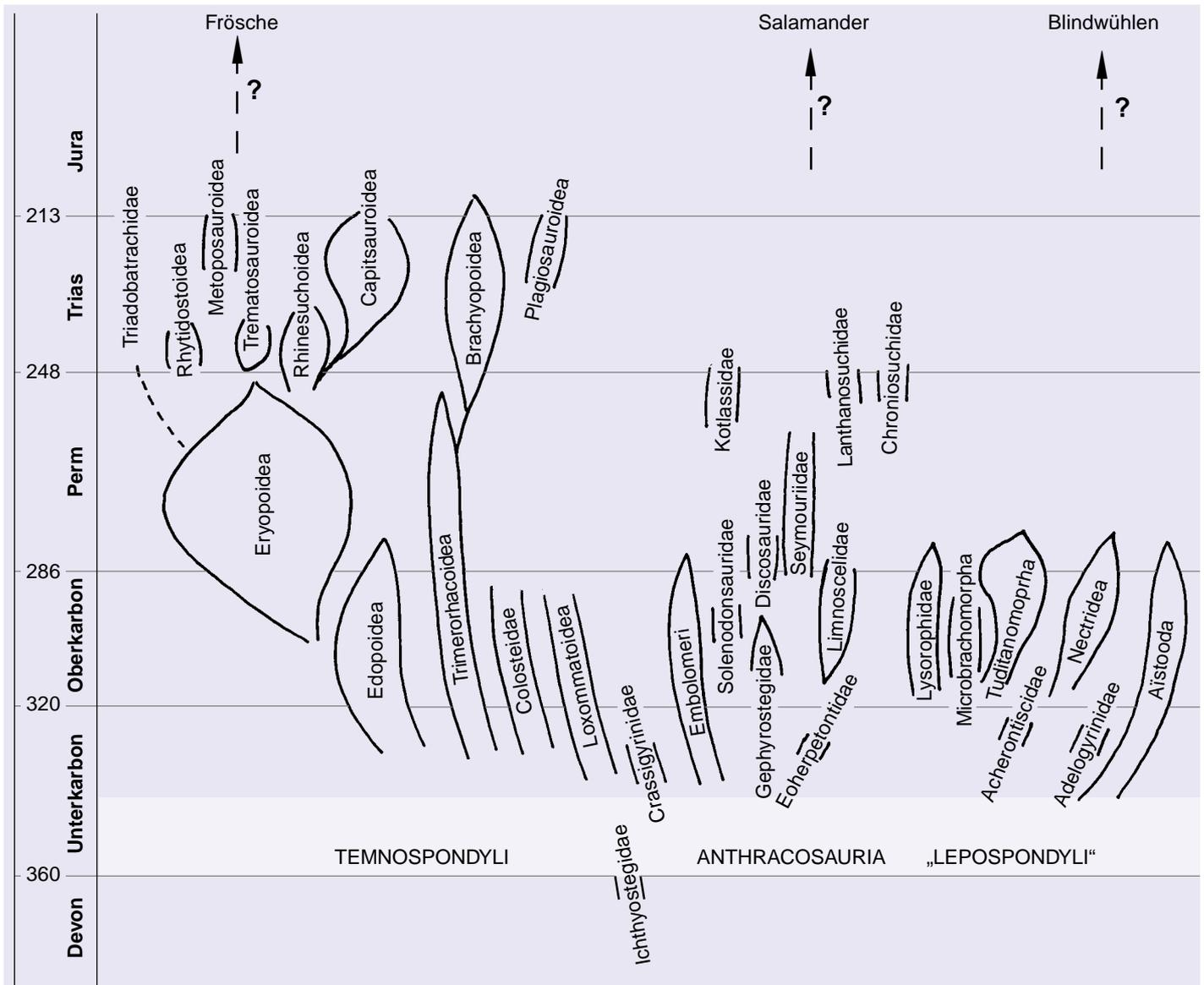


Abb. 20: Überblick über die stratigraphischen Positionen der paläozoischen Tetrapoden. Die Romer-Lücke ist farblich hervorgehoben. Die Verwandtschaftsverhältnisse können kaum bestimmt werden. Die Verbindungen zu den heutigen Amphibiengruppen sind unklar. (Nach CARROLL 1993)

Tetrapoden weisen deutliche Einrichtungen für ein hauptsächliches oder dauerhaftes Leben im Wasser auf. Selbst *Ichthyostega*, das berühmte „erste Amphib“, hat sich mit zunehmender Kenntnis als wertige Ausnahme ist die im Jahr 2002 beschriebene Gattung *Pederpes* (CLACK 2002b), auf die weiter unten eingegangen wird. Sonst sind nur wenige isolierte Fuß- und Gürtelfragmente aus dem Tournai von Nova Scotia (Kanada) gefunden worden (CLACK 2002b, 197).

Im Viséum, der zweiten Stufe des Karbons, erscheint fossil dann eine Fülle sehr verschiedener Tetrapoden (vgl. Abb. 20), darunter auch eindeutig landlebende. Das Spektrum reicht von zarten, mausgroßen Tieren wie *Casineriabis* zu großen, räuberisch lebenden Formen wie *Crassigyrinus* (Abb. 21) oder beinlosen, schlangenförmigen Tieren wie die Aistopoden (Abb. 7). Der „Konservativismus“ der oberdevonischen Formen ist aufgebrochen: „... It is as if some kind of threshold had been crossed that allowed the animals to colonize the new territory and exploit the variety of niches that were being

newly provided among the plants and invertebrates“ (CLACK 2002a, 209).

Manche Formen wie die Aistopoda (Abb. 7) oder Nectridea sind so sehr spezialisiert, daß evolutionär eine lange Vorgeschichte angenommen werden muß, für die es jedoch keine Fossil dokumentation gibt (CLACK 2002a, 221). Nach dem Fossilbefund tauchen landlebende Tetrapoden also abrupt auf. Die frühen karbonischen Tetrapoden weisen eine Diversität von Formen und Funktionen und entsprechende ökologische Verhältnisse und Lebensweisen auf, die heute nicht mehr anzutreffen ist. In vielen Fällen können über ihre evolutionäre Rolle nur Mutmaßungen angestellt werden. Ihre Verwandtschaftsverhältnisse zueinander oder zu jüngeren Formen und auch die Frage, ob sie von mehr ans Landleben angepaßten Vorfahren abstammen, sind ungeklärt (CLACK 2002a, 196, 221).

Diese Situation wird durch die folgenden Einschätzungen wiedergegeben: „... many characters show conflicts (incongruence) in their distribution.

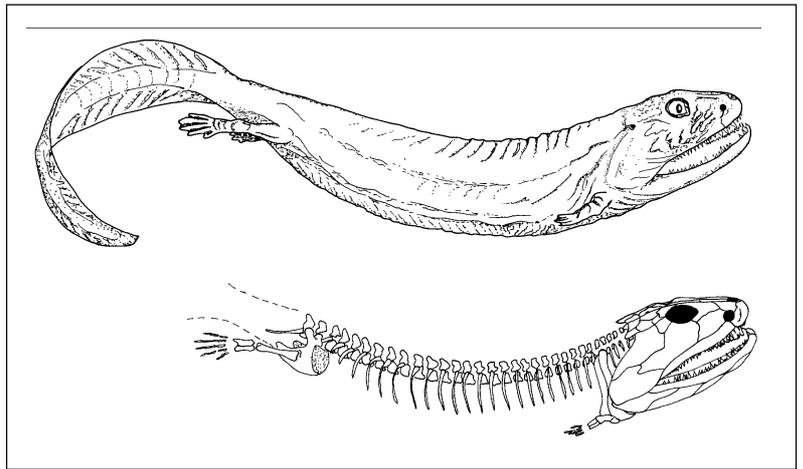
In other words, the distribution of primitive and derived characters do not always overlap cleanly and simply in the way one might expect“ (CLACK 2002a, 14).

„It has long been clear that none of the early tetrapod groups are ideal ancestors for any of the rest. All exhibit a mosaic of primitive and derived characters that indicate significant periods of independent evolution since the initial divergence of each group“ (CARROLL 1992, 49). CARROLL (1998, 144) stellt daher allgemein fest: „There is currently no consensus as to the specific interrelationships of any of the major groups of Palaeozoic tetrapods“ (CARROLL 1998, 144; Hervorhebung nicht im Original).<sup>5</sup>

Vor diesem Hintergrund ist verständlich, daß die Formenvielfalt, die ab dem Viséum im Karbon abrupt auftaucht, kaum eine phylogenetische Rekonstruktion erlaubt. So stellt CARROLL (1992, 47) fest: „... recent descriptions of the earliest known members of the major groups emphasize their distinctive natures. Much more needs to be learned of the latest Devonian and earliest Carboniferous tetrapods before a reliable phylogeny can be established“, und DAESCHLER (2000, 301) schreibt: „... phylogenetic resolution within stem-tetrapods is lacking.“ Cladistische Analysen decken eine ungewöhnlich große Zahl an Konvergenzen und Reversionen auf. (Die weiter unten besprochenen Gattungen werden dies beispielhaft zeigen.) Die Fülle der karbonischen Amphibiengruppen kann auf der Basis abgeleiteter Merkmale nicht in Form ineinandergeschachtelter Gabelungen phylogenetisch angeordnet werden, ohne daß eine große Anzahl von Reversionen angenommen wird (CARROLL 1982, 102f.).<sup>6</sup>

In jüngster Zeit fassen SCHOCH & CARROLL (2003, 315) die Situation wie folgt zusammen: „Recent phylogenetic analyses by CLACK (2002) and CLACK & AHLBERG (in press), based on newly recognized species from the Lower Carboniferous, show very poor resolution of sister-group relationships among Paleozoic tetrapods. *Tetrapods from the Upper Devonian, Lower Carboniferous, and Upper Carboniferous appear as a succession of radiations, each of which are characterized by unresolved polytomies*“ (Hervorhebung nicht im Original).<sup>7</sup>

**Abgeleitete Formen am Anfang.** Die Romer-sche Lücke erscheint umso markanter, als die ersten Formen, die am oberen Ende dieser Lücke fossil erscheinen, abgeleitete Merkmale aufweisen. Dies gilt insbesondere für die Aistopoda, schlangenförmige, extrem spezialisierte Organismen (Abb. 7, s. u.). Es ist nicht übertrieben zu sagen, daß man solche Formen am allerletzten am „karbonischen Ufer“ der Romer-Lücke erwartet hätte. Aber auch sonst sind die unterkarbonischen Formen aus dem Visé und unteren Namur relativ fortschrittlich; sie ähneln späteren karbonischen Formen in ihrer ta-



xonomischen Zusammensetzung (AHLBERG & MILNER 1994, 513; vgl. MILNER & SEQUEIRA 1994, 359). „Thus, more advanced tetrapod morphologies are being described from the Viséan, while Famennian tetrapods prove to be more primitive than previously suggested“ (AHLBERG & MILNER 1994, 513). Das bedeutet, daß durch die neuere Forschung die Romer-Lücke von beiden Seiten her eher tiefer geworden ist. Die einzige Ausnahme bildet *Pederpes* (s. u.).

Ebenfalls bereits im Viséum wurden Gattungen gefunden, die zu den beiden Hauptgruppen der Tetrapoden, den Amphibien und den Amnioten, gestellt werden. Deren evolutionärer Ursprung muß entsprechend früher angesetzt werden und ist fossil nicht dokumentiert (CLACK 1994c, 375f.).

Einzelne Gattungen, die am ehesten an die oberdevonischen Tetrapoden angeschlossen werden könnten, sowie Fossilien, die stratigraphisch sehr früh erscheinen, werden im Anhang besprochen.

### Evolutions- oder Besiedlungsabfolgen?

Wie gezeigt ist es kaum möglich, aus der Vielfalt der oberdevonischen Formen und erst recht der karbonischen Formen evolutionäre Abfolgen herauszudestillieren. Zu den genannten Schwierigkeiten gesellen sich noch zwei weitere Problempunkte evolutionärer Rekonstruktionen.

- Es ist nicht sicher und vielleicht nicht einmal wahrscheinlich, daß die fossil erhaltenen Formen für die jeweiligen Zeiten repräsentativ sind, denen die Fundschichten zugeordnet werden. Denn aquatische Formen werden gegenüber den terrestrischen bevorzugt fossil überliefert (SMITHSON et al. 1994, 383). „The major sites that produce Paleozoic tetrapods are known to represent a restricted range of paleoenvironments, mostly low-lying flood plains, and deltas at continental margins (MILNER et al. 1986). Not all types of environments are conducive to the entombment and preservation of

Abb. 21: *Crassigyrius* aus dem Viséum (mittleres Unterkarbon); vermutlich sekundär wasserlebend. (Nach CLACK 2002a)

animal remains, and this is particularly true of uplands. ... *the known fossils represent relatively few environments, and there are organisms that will never be available for study*" (BOLT & LOMBARD 1992, 380; Hervorhebung nicht im Original). Über höhergelegene Gebiete ist fast nichts bekannt, und man weiß nur wenig über die mehr ans Landleben angepaßten Tetrapoden zu jener Zeit (CLACK 2002a, 195f.). Vielleicht spiegeln die Fossilien teilweise ökologische Zonierungen anstelle von evolutionären Abfolgen wider.

- Die Fossilfunde stammen großenteils aus einer relativ begrenzten geographischen Region. Lange Zeit waren karbonische Tetrapoden abgesehen von einer Handvoll uninteressanter Formen nur von der Südküste Euramerikas bekannt (MILNER et al. 1986, 12). Diese Autoren werfen die Frage auf, ob die Abfolgen der fossil überlieferten Tiere eine evolutionäre Sequenz repräsentieren oder nur eine lokale Sukzession von Lebensgemeinschaften, die jeweils durch Einwanderer von irgendwoher abgelöst wurden, oder handelt es sich vielleicht um eine komplexe Mischung aus beidem?<sup>8</sup>

Mittlerweile wurde eine diverse Tetrapodenfauna in der Südhemisphäre (Australien) aus dem mittleren Viséum entdeckt, was eine neue Situation darstellt (THULBORN et al. 1996). Zusammen mit vielen Süßwasserfischen wurden mindestens drei Typen von Tetrapoden gefunden. Die Verbreitung ist geographisch so weit, daß an eine mehrfach unabhängige Entwicklung von Tetrapodengruppen gedacht wird: „The new material raises the possibility that different tetrapod groups diversified in parallel in different regions of the equatorial belt and subsequently extended their geographical range“ (MILNER 1996, 742). Die Möglichkeit, daß fossile Abfolgen auf Einwanderungen statt auf evolutionäre Tendenzen in Anpassung an neue Lebensräume zurückgehen, bleibt aber weiter offen.

## Zusammenfassung

1. Die evolutionstheoretischen Vorstellungen über die oberdevonischen Tetrapoden und mögliche Fisch-Vorläufer haben sich in den letzten Jahren stark gewandelt. Die Vierbeinigkeit wurde bis vor kurzem als gleichbedeutend mit einer (teilweise) landlebenden Lebensweise gleichgesetzt. Dies trifft nach heutigen Erkenntnissen nicht mehr zu. Die Vierbeiner des Oberdevons lebten hauptsächlich oder sogar ausschließlich im Wasser. Diese Einschätzung trifft neuerdings auch auf das berühmte „erste Amphib“ *Ichthyostega* zu, das diesen Status damit verloren haben dürfte.

2. Möglicherweise haben die oberdevonischen Tetrapoden mit der Eroberung des Landes gar nichts direkt zu tun (auch nicht in evolutionstheoretischer Perspektive). Die Formen sind alle mehr

oder weniger deutlich spezialisiert (vermutlich auf eine Lebensweise in vegetationsreichen Uferzonen) und eignen sich nicht als direkte Vorläufer für karbonische Formen. Es ist durchaus denkbar, daß es sich bei den oberdevonischen Tetrapoden – in evolutionärer Interpretation – um eine Sackgasse handelt, die nicht ans Land führte, und daß die Weg ans Land über andere, unbekanntere Formen ging.

3. Die Ausbildung von Fingern muß nicht in einem Zusammenhang mit der Eroberung des Landes stehen, wie auch das Vorkommen von Fingern bei *Sauripterus* beweist, der nicht näher mit Tetrapoden verwandt ist. Aber die Vierbeinigkeit stellt für die Eroberung des Landes eine bessere Präadaptation dar als der Besitz von Flossen.

Erst recht müssen viele andere Tetrapodenmerkmale bei Fischen nichts mit einem Übergang zum Landleben zu tun haben. Dies wird bei *Acanthostega* beispielhaft besonders deutlich. Diese Gattung weist zu 2/3 Tetrapodenmerkmale auf (CLACK & COATES 1995, 359), ist aber nach Einschätzung der Paläontologen 100 % wasserlebend.

4. Der Übergang einzelner Schlüsselmerkmale ist nicht gut oder gar nicht fossil belegt. Der Erwerb von Fingern ist nicht durch Fossilfunde dokumentiert, ebensowenig wie der Umbau der Ohregion zum Hören in der Luft. Der Übergang von paddelförmigen Schwimmbeinen zu solchen, die Körpergewicht an Land tragen und für ein Gehen an Land geeignet sind, ist ebenfalls nicht überzeugend fossil belegt. Erwähnung kann hier auch der schnelle (d. h. fossil nicht belegte) Umbau des Hirnschädels finden, ebenso der Bau des Beckengürtels: „Even in the earliest known tetrapods, the pelvic girdle had become very different in structure from that of a fish“ (CLACK 2002a, 42).

Andererseits zeigen viele Merkmale durchaus graduelle Abstufungen unter den einzelnen Gattungen, etwa in der Anzahl oder Größe von Knochen im Kopf-/Hals-/Schultergürtel-Bereich. Man kann aber davon ausgehen, daß diese unterschiedlichen Ausprägungen für die jeweilige Lebensweise passend waren und nicht funktionsloser Ausdruck von evolutionären Umbauten darstellen. (Dies führt in das Thema der Rudimentation, auf das hier nicht eingegangen wird; siehe dazu JUNKER 2002.) Der Vielseitigkeit der Lebensräume in Uferbereichen könnte hier eine graduelle Vielfalt von Merkmalsausprägungen entsprechen. Dieser Befund der graduellen Unterschiede gibt evolutionären Deutungen eine gewisse Plausibilität, allerdings müssen vielfach Konvergenzen angenommen werden (s.u.).<sup>9</sup>

5. In der Schichtenfolge aufsteigend kann man in vergrößerter Betrachtungsweise eine Zunahme an tetrapodenartigen Merkmalen feststellen. Im Oberdevon gibt es erste Tetrapoden, die im Mitteldevon

fehlen, und im Unterkarbon gibt es unzweifelhaft terrestrische Formen, die im Oberdevon nicht überliefert sind. Im Detail betrachtet passen mögliche evolutionäre Abfolgen jedoch oft nicht zur Stratigraphie. So ist der „tetrapodenähnlichste Fisch“ *Panderichthys* älter als *Eusthenopteron*. *Ventastega* gilt als einer der primitivsten Tetrapoden, ist aber unter den oberdevonischen Formen eine der jüngsten. Im Unterkarbon tauchen ausgerechnet die abgeleiteten Formen (Aistopoda) zuerst in der Fossilüberlieferung auf.

6. Die karbonischen Formen treten in der Fossilüberlieferung nach der „Romer-Lücke“ plötzlich in großer Vielfalt auf. Die Formenvielfalt ist so vielseitig, daß es kaum möglich ist, klare Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den einzelnen Gattungen herzustellen. Dendrogramme offenbaren zahlreiche Konvergenzen und Reversionen.

7. Die Selektionsdrücke, die zur Entstehung der Vierbeinigkeit bei den devonischen Formen führten, sind unklar. Es gibt starke Argumente für eine Entstehung von Fingern und Tetrapodenextremität im Wasser, aber ähnlich kräftige Argumente dagegen bzw. Argumente dafür, daß die oberdevonischen Tetrapoden sekundär wasserlebend sind. Die jeweiligen Argumente schließen die jeweils andere Position aus. Dieses Dilemma ist evolutionstheoretisch ungelöst.

8. Alternativ zu einem evolutionstheoretischen Szenario könnten die oberdevonischen Formenabfolgen auch ökologische Zonen repräsentieren.

## Anmerkungen

<sup>1</sup> Dazu eine kleine Auswahl erhellender Zitate: „It has not been possible to specify any particular genus or even family of rhipidistian fish as the most appropriate ancestors for amphibians, whether they are considered monophyletic or polyphyletic. This may mean either that we lack the fossils of the appropriate rhipidistian group, or that adaptive differences between rhipidistians and amphibians are so great that we would not recognize a specific ancestor at the rhipidistian level“ (CARROLL 1980, 300).

„The crux of the debate rests on the fact that there are only a few shared derived characters of osteolepiforms and tetrapods from the fossil record, and numerous similarities between extant lungfishes and amphibians“ (LONG 1990, 157).

„Aus dem Gesagten wird klar, daß es unmöglich ist, das Protetrapoden-Organisationsniveau eindeutig morphologisch zu charakterisieren. Deshalb sehen wir die Rhipidistia mit Stegocephalen-ähnlichen Merkmalen als eine Sammelgruppe von Formen verschiedener Entwicklungslinien an, die durch Adaption an das Flachwasser parallel verschiedene Tetrapoden-Merkmale in verschiedenen Linien angenommen haben“ (WOROBJEWA 1975, 52).

„Many of the claimed similarities between rhipidistians and tetrapods are insignificant either because they are primitive characters or because the characters are variable. Because of the extensive variation among the rhipidistians, it is difficult to determine which characters are apomorphic for this group (or its subgroups), making it hard to establish their cladistic relationships. It remains to be seen whether or not all of the above-mentioned similarities between *Eusthenopteron* and tetrapods are shared by, or primitive for, rhipidistians as a group“ (HOLMES 1985, 396).

<sup>2</sup> „ROSEN et al. (1981) demonstrated that the argument for a 'rhipidistian'-tetrapod group that excludes dipnoans is strongly influenced by a priori assumption of an ancestor-descendant relationship between the well-studied osteolepiform *Eusthenopteron* and primitive tetrapods. Anatomical details of *Eusthenopteron* have been interpreted in the light of primitive tetrapods, and primitive tetrapods, in turn, have been interpreted in the light of *Eusthenopteron*. However, it seems that Rosen et al. (1981) similarly were predisposed to favor a close dipnoan-tetrapod affinity in their consideration of the evidence“ (CHANG 1991, 3).

„Depending on the phylogenetic view in favor, the similarities and differences between the paired appendages of particular sarcopterygian groups and tetrapods often have been either exaggerated or discounted“ (CHANG 1991, 20).

„The entire question of relationships turns on an evaluation of similarities and dissimilarities of features in order to assess their homologies accurately“ (SCHULTZE 1991, 60).

<sup>3</sup> „One would have expected that the presumed closest relatives to tetrapods, the panderichthyids, would have had a paired fin skeleton that foreshadowed the tetrapod limbs, and in particular the position and number of radials. This is not the case; the panderichthyid skeleton shows the same basic pattern as that of *Eusthenopteron*, but most of the distal radials and mesomeres are fused into a large bony plate. This trend is opposite to that in tetrapods, which have numerous and segmented digits“ (Janvier 1996, 270).

<sup>3</sup> „The dilemma is thus that which from other characters, appear to be more closely related to the tetrapods than the dipnomorphs. ... At the moment, the question of the origin of the tetrapod limb is merely the question of whether the hand and foot are unique to tetrapods or have homologues in fishes, and it is unanswered“ (Janvier 1996, 270).

<sup>5</sup> Weitere Statements zu karbonischen Tetrapoden: „The tetrapod family tree is in fact more like a bush, with several main branches, some of which have died out during the course of evolution and some of which have become large and important from small beginnings“ (CLACK 2002a, 3).

Über karbonische Tetrapoden: „We have emphasized in this chapter the very tentative nature of our conclusions about the interrelationships of non-amniote tetrapods and, particularly in the case of the 'reptiliomorphs', their relationships to the extant taxa. As is so often the case with fossil taxa, any given grouping is supported by so few synapomorphies that only limited confidence can be

placed in it, and any idea that homoplasies can be detected by parsimony may be rejected out of hand. ... As we have seen, there are particularly worrying cases of incongruent characters leading to different patterns of relationship" (PANCHEN & SMITHSON 1988, 25f).

„... not all these characters [unique to most known tetrapods] evolved at once, and the sequence of their evolution is unknown in many cases" (CLACK 2002a, 66).

„By the time tetrapod fossils became at all common, during the later parts of the Carboniferous, they had already acquired many of the characteristics that mark them as terrestrial tetrapods, which makes understanding this sequence of events very difficult" (CLACK 2002a, 191).

„For the moment, many of the new discoveries [of fossils] are in fact making things even more confused because they represent animals that span apparently separate groups" (CLACK 2002a, 76). Als Beispiel dafür wird *Psarolepis* genannt.

„Six lineages of lepospondyls are recognized, ranging in time of first appearance from Lower to Upper Carboniferous, none of which can be reliably linked to any of the Labyrinthodont lineages by convincing synapomorphies" (SCHOCH & CARROLL 2003, 315).

„In fact, the phylogeny of early tetrapods is still very uncertain and controversial, so that the ideal of showing when and how often certain changes took place is still a long way off" (CLACK 2002a, 273; nach einer Besprechung verschiedener cladistischer Studien).

One of the major unresolved problems in vertebrate evolution is to establish the specific relationships of the ancestral amniotes and the ancestors of the three modern amphibian orders" (CARROLL 1992, 47).

<sup>6</sup> Statements zu Konvergenzen: „Clearly, convergence among small amphibians past and present is a widespread phenomenon" (MILNER 1988, 83).

„Within Nectridea, each family shares one to three further features with the Lissamphibia but these cannot support a sister-relationship between the Lissamphibia and the Nectridea as a whole, and must be due to convergence, unless the Nectridea are the paraphyletic stem-group of the Lissamphibia" (MILNER 1988, 84; Näheres dort).

„All three Palaeozoic groups [Nectridea, Microsauria, Temnospondyli; erg.] share some homologies with lissamphibians and there is clearly *considerable convergent evolution*, probably associated with the phenomenon of progenesis and miniaturization" (MILNER 1988, 94; Näheres dort).

<sup>7</sup> Statements zu Cladogrammen und zur Klassifikation: „Interrelationships of temnospondyl groups ... are very poorly worked out. Cladograms of subsets of Temnospondyli have been published, but there is not a single published well-supported cladogram for the group as a whole" (BOLT & LOMBARD 1992, 387).

„The absence of fossils of early members of most Paleozoic lineages also precludes the possibility of establishing a reliable classification of the main groups of living tetrapods" (CARROLL 2002, 36).

„Many derived characters exhibited by divergent clades of Carboniferous lepospondyls resemble those achieved *convergently* among Cenozoic squamates that have elongate bodies and reduced limbs, and by lineages of modern amphibians that have undergone miniaturization.

on. *Incongruent* character distribution, poorly resolved cladograms and functionally improbable character transformations determined by phylogenetic analysis suggest that *convergence* was also common among paleozoic amphibians with a skull length under 3 cm, including lepospondyls, early amniotes and the putative ancestors of modern amphibians. *For this reason, it is injudicious to equate apparent synapomorphy* (perceived common presence of a particular derived character in two putative sister-taxa) *with strict homology of phylogenetic origin*" (CARROLL 1999, 47; Hervorhebungen nicht im Original). Der letzte Satz ist besonders bemerkenswert, denn er besagt, daß Homologien nicht im Sinne von „Anzeiger für gemeinsame Abstammung" (Synapomorphien) erkannt werden können.

„The genera shown in Figs 3 & 4 are among the earliest known members of each of these groups [Lepospondylen und Labyrinthodontier], and all of them show nearly every bone in the body. Yet, *no member of any of these groups provides obvious evidence of relationships with other Paleozoic tetrapods, or with living amphibians or amniotes*" (CARROLL 1999, 55; Hervorhebung nicht im Original).

<sup>7</sup> „Do the sequences of animals which have been described represent the evolutionary sequence of early land vertebrates responding to changing environments, or *merely a local succession of communities*, each being replaced by immigrants from elsewhere, or a complex mixture of the two?" (MILNER et al. 1986, 12; Hervorhebung nicht im Original).

<sup>9</sup> Ein Beispiel dazu: AHLBERG & CLACK (1998) präsentieren eine cladistische Analyse zu den Kiefern früher Tetrapoden. Sie können zwar eine Abfolge von Gattungen präsentieren, bemerken aber: „What we cannot always say is which of these events happened several times in parallel, or whether there were many instances of character reversal" (AHLBERG & CLACK 1998, 38). The distribution of lateral line characters [am Kiefer] is not wholly congruent, and there may have been a considerable amount of parallelism and reversal in this process. The earliest known example of the fully derived condition is *Tulerpeton*" (AHLBERG & CLACK 1998, 38). „There is evidently a fair amount of incongruence in the details of the dentition, but the outlines of the general trends are clear" (AHLBERG & CLACK 1998, 40).

## Literatur

- AHLBERG PE (1991) Tetrapod or near-tetrapod fossils from the upper devonian of scotland. *Nature* 354, 298-301.
- AHLBERG PE (1995) *Elginerpeton pancheni* and the Earliest Tetrapod Clade. *Nature* 373, 420-425.
- AHLBERG PE (1998) Postcranial stem tetrapod remains from the Devonian of Seat Craig, Morayshire, Scotland. *Zool. J. Linn. Soc.* 122, 99-141.
- AHLBERG PE & CLACK JA (1998) Lower jaws, lower-tetrapods – a review based on the Devonian genus *Acanthostega*. *Trans. R. Soc. Edinb.* 89, 11-46.
- AHLBERG PE, CLACK JA & LUKSEVICS E (1996) Rapid braincase evolution between *Panderichthys* and the earliest tetrapods. *Nature* 381, 61-64.
- AHLBERG PE, LUKSEVICS E & LEBEDEV OA (1994) The first tetrapod finds from the Devonian (Upper Famennian) of Latvia. *Philos Trans. R. Soc. Lond. B* 343, 303-328.
- AHLBERG PE, LUKSEVICS E & MARK-KURIK E (2000) A near-

- tetrapod from the Batic Middle Devonian. *Palaeontology* 43, 533-548.
- AHLBERG PE & MILNER AR (1994) The origin and early diversification of tetrapods. *Nature* 368, 507-514.
- BOLT JR & LOMBARD RE (1992) The nature and quality of the fossil evidence of otic evolution in early tetrapods. In: WEBSTER D, FAY RR & POPPER AN (eds) *The Evolutionary Biology of Hearing*. New York: Springer Verlag, pp 377-407.
- BRAY AA (1985) The evolution of the terrestrial vertebrates: environmental and physiological considerations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 309, 289-322.
- CARROLL RL (1980) The hyomandibular as a supporting element in the skull of primitive tetrapods. In: PANCHEN AL (ed) *The Terrestrial Environment and the Origin of Land Vertebrates*. London, NY: Academic, pp 293-317.
- CARROLL RL (1982) Early evolution of reptiles. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13, 87-109.
- CARROLL RL (1992) The primary radiation of terrestrial vertebrates. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 20, 45-84.
- CARROLL RL (1993) Paläontologie und Evolution der Wirbeltiere. Stuttgart.
- CARROLL RL (1995) Between fish and amphibian. *Nature* 373, 389-390.
- CARROLL RL (1996) Revealing the patterns of macroevolution. *Nature* 381, 19-20.
- CARROLL RL (1998) Cranial anatomy of ophiderpetontid aistopods: Palaeozoic limbless amphibians. *Zool. J. Linn. Soc.* 122, 143-166.
- CARROLL RL (1999) Homology among divergent Paleozoic tetrapod clades. In: *Homology*. Novartis Foundation Symposium 222. Chichester, pp 47-64.
- CARROLL RL (2002) Early land vertebrates. *Nature* 418, 35-36.
- CHANG MM (1991) Head exoskeleton and shoulder girdle of *Youngolepis*. In: CHANG MM, LIU Y-H & ZHANG G-R (eds) *Early vertebrates and related problems of evolutionary biology*. Beijing.
- CLACK JA (1989) Discovery of the earliest known tetrapod stapes. *Nature* 342, 425-430.
- CLACK JA (1994a) *Acanthostega gunnari*, a Devonian tetrapod from Greenland; the snout, palate and ventral parts of the braincase, with a discussion of their significance. *Meddelelser om Gronland, Geoscience* 31, 1-24.
- CLACK JA (1994b) Earliest known tetrapod braincase and the evolution of the stapes and fenestra ovalis. *Nature* 369, 392-394.
- CLACK JA (1994c) *Silvanerpeton miripedes*, a new anthracosauroid from the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland. *Trans. R. Soc. Edinb. Earth Sci.* 84, 369-376.
- CLACK JA (1997) Devonian tetrapod trackways and track-makers; a review of the fossils and footprints. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 130, 227-250.
- CLACK JA (2001) The otoccipital region: origin, ontogeny and the fish-tetrapod transition. In: AHLBERG PE (ed) *Major Events in Vertebrate Evolution*. London, New York: Taylor & Francis, pp 392-405.
- CLACK JA (2002a) *Gaining Ground*. The origin and evolution of Tetrapods. Bloomington and Indianapolis: Indiana University Press.
- CLACK JA (2002b) An early tetrapod from 'Romer's Gap'. *Nature* 418, 72-76.
- CLACK JA (2003) A uniquely specialized ear in a very early tetrapod. *Nature* 423, 65-69.
- CLACK JA & COATES MI (1995) *Acanthostega* - a primitive aquatic tetrapod? In: ARSENAULT M, LELIÈVRE H & JANVIER P (eds) *7th International Symposium on Studies on Early Vertebrates*. Paris: Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., pp 359-372.
- COATES MI (1996) The Devonian tetrapod *Acanthostega gunnari* Jarvik: postcranial anatomy, basal tetrapod interrelationships and patterns of skeletal evolution. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh* 87, 363-421.
- COATES MI & CLACK JA (1991) Fish-like gills and breathing in the earliest known tetrapod. *Nature* 352, 234-236.
- COATES MI & CLACK JA (1995) Romer's gap: tetrapod origins and terrestriality. In: ARSENAULT M, LELIÈVRE H & JANVIER P (eds) *Studies on early vertebrates (VIIth International Symposium, Miguasha Parc, Quebec)*. Paris: Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., pp 373-388.
- COATES MI, JEFFERY JE & RUTA M (2002) Fins to limbs: what the fossils say. *Evol. Dev.* 4, 390-401.
- DAESCHLER EB (2000) Early tetrapod jaws from the Late Devonian of Pennsylvania, USA. *J. Paleont.* 74, 301-308.
- DAESCHLER EB & SHUBIN N (1997) Fish with fingers? *Nature* 391, 133.
- DAESCHLER EB, SHUBIN NH, THOMSON KS & AMARAL WW (1994) A Devonian tetrapod from North America. *Science* 265, 639-642.
- EDWARDS JL (1989) Two perspectives on the evolution of the Tetrapod limb. *Am. Zool.* 29, 235-254.
- HOLMES EB (1985) Are lungfishes the sister group of tetrapods? *Biol. J. Linn. Soc.* 25, 379-397.
- JANIS CM & FARMER C (1999) Proposed habitats of early tetrapods: gills, kidneys, and the water-land transition. *Zool. J. Linn. Soc.* 126, 117-126.
- JANVIER P (1996) *Early Vertebrates*. Oxford.
- JARVIK E (1996) The Devonian tetrapod *Ichthyostega*. *Fossils Strata* 40, 1-206.
- JOHANSON Z & AHLBERG PE (1998) A complete primitive rhizodontid from Australia. *Nature* 394, 569-573.
- JUNKER R (2002) Ähnlichkeiten, Rudimente, Atavismen. *Studium Integrale*. Holzgerlingen.
- LEBEDEV OA & COATES MI (1995) The postcranial skeleton of the Devonian tetrapod *Tulerpeton curtum* Lebedev. *Zool. J. Linn. Soc.* 114, 307-348.
- LONG JA (1990) Heterochrony and the origin of tetrapods. *Lethaia* 23, 157-166.
- MILNER AR (1988) The relationships and origin of living amphibians. In: BENTON MJ (ed) *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Vol. 1: Amphibia, Reptilia, Birds*. Oxford: Clarendon, 59-102.
- MILNER A (1996) Early amphibian globetrotters? *Nature* 381, 741-742.
- MILNER AR, SMITHSON TR, MILNER AC, COATES MI & ROLFE WDI (1986) The search for early tetrapods. *Modern Geology* 10, 1-28.
- MILNER AR & SEQUEIRA SEK (1993) The temnospondyl amphibians from the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland. *Trans. R. Soc. Edinb.* 84, 331-362.
- PANCHEN AL (1977) The origin and early evolution of tetrapod vertebrate. In: ANDREWS SM, MILES RS & WALKER AD (eds) *Problems in Vertebrate Evolution*. London: Academic Press, 289-318.
- PANCHEN AL & SMITHSON TR (1988) The relationships of early tetrapods. In: BENTON MJ (ed) *The phylogeny and classification of the tetrapods*. Oxford: Clarendon Press, pp 1-32.
- RACKOFF JS (1980) The origin of the tetrapod limb and the ancestry of tetrapods. In: PANCHEN AL (ed) *The terrestrial environment and the origin of land vertebrates*. London, pp 255-292.
- ROSEN DE, FOREY PL, GARDINER BG & PATTERSON C (1981) Lungfish, tetrapods, palaeontology, and plesiomorphy. *Am. Mus. Nat. Hist.* 167, 159-276.
- SCHOCH RR & CARROLL RL (2003) Ontogenetic evidence for the Paleozoic ancestry of salamanders. *Evol. Dev.* 5, 314-324.
- SCHULTZE H-P (1991) A Comparison of Controversial Hypo-

- theses on the Origin of Tetrapods. In: SCHULTZE H-P & TRUEB L (eds) *Origins of the higher groups of tetrapods*. Ithaca, London: Comstock Publ. Associates, pp29-67.
- SCHULTZE H-P & ARSENAULT M (1985) The panderichthyid fish *Elpistostege*: A close relative of tetrapods? *Palaeontology* *28*, 293-309.
- SMITHSON TR, CARROLL RL et al. (1994) *Westlothiana lizziae* from the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland. *Trans. R. Soc. Edinb. Earth Sci.* *84*, 383-412.
- THOMSON KS (1993) The origin of the tetrapods. *Am. J. Sci.* *293*, 33-62.
- THULBORN T, WARREN A, TURNER S & HAMLEY T (1996) Early Carboniferous tetrapods in Australia. *Nature* *381*, 777-780.
- VOROBYEVA E & SCHULTZE H-P (1991) Description and Systematics of Panderichthyid Fishes with Comments on Their Relationship to Tetrapods. In: SCHULTZE H-P & TRUEB L (eds) *Origins of the higher groups of tetrapods*. Ithaca, London: Comstock Publ. Associates, 69-109.
- WARD PD (1993) *Der lange Atem des Nautilus. Oder: Warum lebende Fossilien noch leben*. Heidelberg, Berlin, Oxford: Spektrum Akad. Verlag.
- WESTENBERG K (1999) From fins to feet. *Nat. Geogr.* *195*, 114-126.
- WOROBJEWA EI (1974/75) Bemerkungen zu *Panderichthys rhombolepis* (Gross) aus Lode in Lettland (Gauja-Schichten, Oberdevon). *Neues Jahrbuch Geol. Paläont.* 315-320.
- WOROBJEWA EI (1975) Formenvielfalt und Verwandtschaftsbeziehungen der Osteolepidida (Crossopterygii). *Paläont. Z.* *49*, 44-55.
- WU X-C, LI Z, ZHOU B-C & DONG Z-M (2003) A polydactylous amniote from the Triassic period. *Nature* *426*, 516
- ZHU M, AHLBERG PE, ZHAO W & JIA L (2002) First Devonian tetrapod from Asia. *Nature* *420*, 760-761.

**STAND: 3. 1. 2004**