

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

Teil 1: Überblick und tetrapodenartige Fische des Oberdevons

Reinhard Junker, Rosenbergweg 29, 72270 Baisersbronn

Zusammenfassung: Die Eroberung des Landes ist ein Meilenstein in der Geschichte der Wirbeltiere. Bis vor kurzem galt die Abfolge von einem Quastenflosser wie *Eusthenopteron* zum „ersten Vierbeiner“ (Tetrapoden) *Ichthyostega* als der Weg, auf dem dieser Übergang beschränkt wurde (Abb. 1; vgl. Kasten S. 4). Zwischen beiden Formen besteht eine erhebliche morphologische Kluft. Neue Fossilfunde tetrapodenähnlicher Fische, vor allem *Panderichthys*, scheinen diesen Sprung zu verkleinern. *Panderichthys* ist jedoch ausschließlich wasserlebend und paßt als Vorläufer von Tetrapoden in manchen Merkmalen weniger als *Eusthenopteron*. Die ältesten Fossilfunde, die den Tetrapoden zugeordnet werden, sind zudem älter als *Panderichthys*. 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.

In dieser ersten Folge des auf drei Teile angelegten Beitrags über die Entstehung der Tetrapoden werden zunächst ein Überblick über die maßgebliche Fossildokumentation von Formen des Oberdevons gegeben und die wichtigsten Fragestellungen im Rahmen einer evolutionären Deutung aufgeworfen. Danach werden die Fossilien des unteren Oberdevons (Frasium-Stufe) vorgestellt und ihre evolutionäre Bedeutung diskutiert. Im zweiten Teil sollen das neue Bild vom berühmten „ersten Amphib“ *Ichthyostega* sowie vom wasserlebenden Tetrapoden *Acanthostega* und andere Formen aus dem oberen Oberdevon (Famennium-Stufe) vorgestellt werden. Der Schlußteil ist evolutionstheoretischen Problemen des mutmaßlichen Übergangs von Fischen zu Vierbeinern gewidmet – alles zusammen ein Streifzug durch spannende Kapitel aktueller paläontologischer Forschung.

Einleitung und Überblick

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

Tetrapoden. Die landlebenden Wirbeltiere werden als Tetrapoden (= Vierbeiner) bezeichnet. Die vier Extremitäten (Gliedermaßen) 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).¹

Evolutionstheoretisch werden die Tetrapoden von Knochenfischen abgeleitet, und zwar von der ab dem Devon überlieferten Untergruppe der Fleischflosser (Sarcopterygier) (s. u.). Der Übergang von Fischen zu Vierbeinern soll nach derzeitigem Kenntnisstand im Oberdevon und Unterkarbon erfolgt sein.

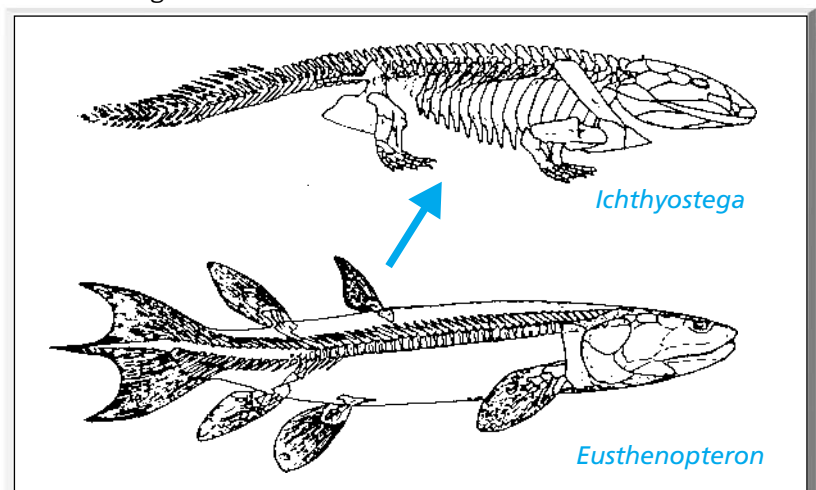


Abb. 1: Der berühmte Fisch-Amphib-Übergang vom Fleischflosser (Quastenflosser) *Eusthenopteron* zum „Uramphib“ *Ichthyostega*. *Eusthenopteron* kann allerdings nur teilweise modellhaft als Vorläuferorganismus gelten. Als direkter Tetrapodenvorläufer ist er ungeeignet, da er durch seine Schwanzflosse als Bewohner des offenen Wassers ausgezeichnet ist.

Tetrapoden = Vierbeiner

(griech: *tetra* = vier,
pous, podos = Bein)

Charakteristisches Merkmal:
Mehrstrahlige Extremität mit
Oberarm-/Oberschenkel-
knochen (Humerus/Femur),
Elle/Schienbein (Ulna/Tibia) und
Speiche/Wadenbein (Radius/
Fibula), Hand-/Fußwurzel-
knochen (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)

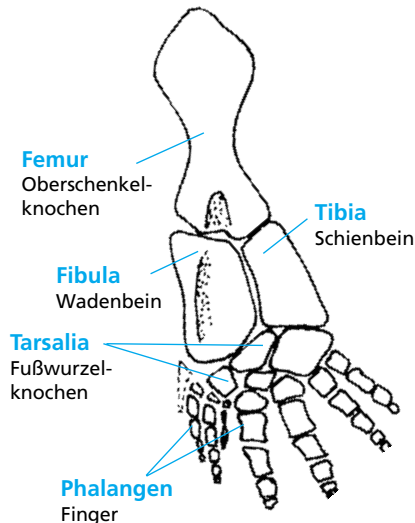


Abb. 2: Tetrapoden-Extremität von *Ichthyostega* mit 7 Fingern. (Nach CLACK 2002a)

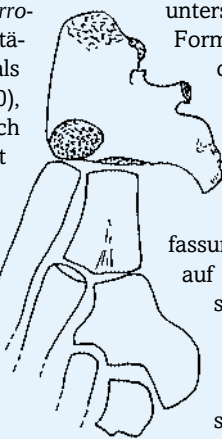
Weshalb wird *Eusthenopteron* als Vorläufer der Vierbeiner betrachtet?

Der Quastenflosser *Eusthenopteron* gilt unter den Fischen weithin als geeignetster Vorfahre der Tetrapoden. Er gehört zur Fleischflosser-Untergruppe der Osteolepiformes. Diese Gruppe ist mit den frühen Tetrapoden (Vierbeinern) durch folgende Merkmalskomplexe verbunden: Knochenmuster des Schädels, innere Nasenöffnungen, Bau der Zähne, Bau der Wirbel und Bau der Extremitäten (Gliedmaßen).

Allerdings 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 wiederum näher als die Wirbel von *Eusthenopteron* (PANCHEN 1977, 303). Der „tetrapodenähnlichste Fisch“ *Panderichthys* (Abb. 7) 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 Variationsbreiten relevanter Merkmale und eine größere Anzahl von Parallelentwicklungen und Konvergenzen innerhalb der Osteolepifor-

mes (WOROBJEWA 1975, 45, 51). *Eusthenopteron* (Abb. 1) gilt daher nicht als der Vorläufer der Tetrapoden schlechthin, sondern dient als insgesamt relativ passender Referenzorganismus.

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 Bewertungsunterschieden könnten auch Voreingenommenheiten eine erhebliche Rolle spielen.



Sterropterygion
(Nach RACKOFF 1980)

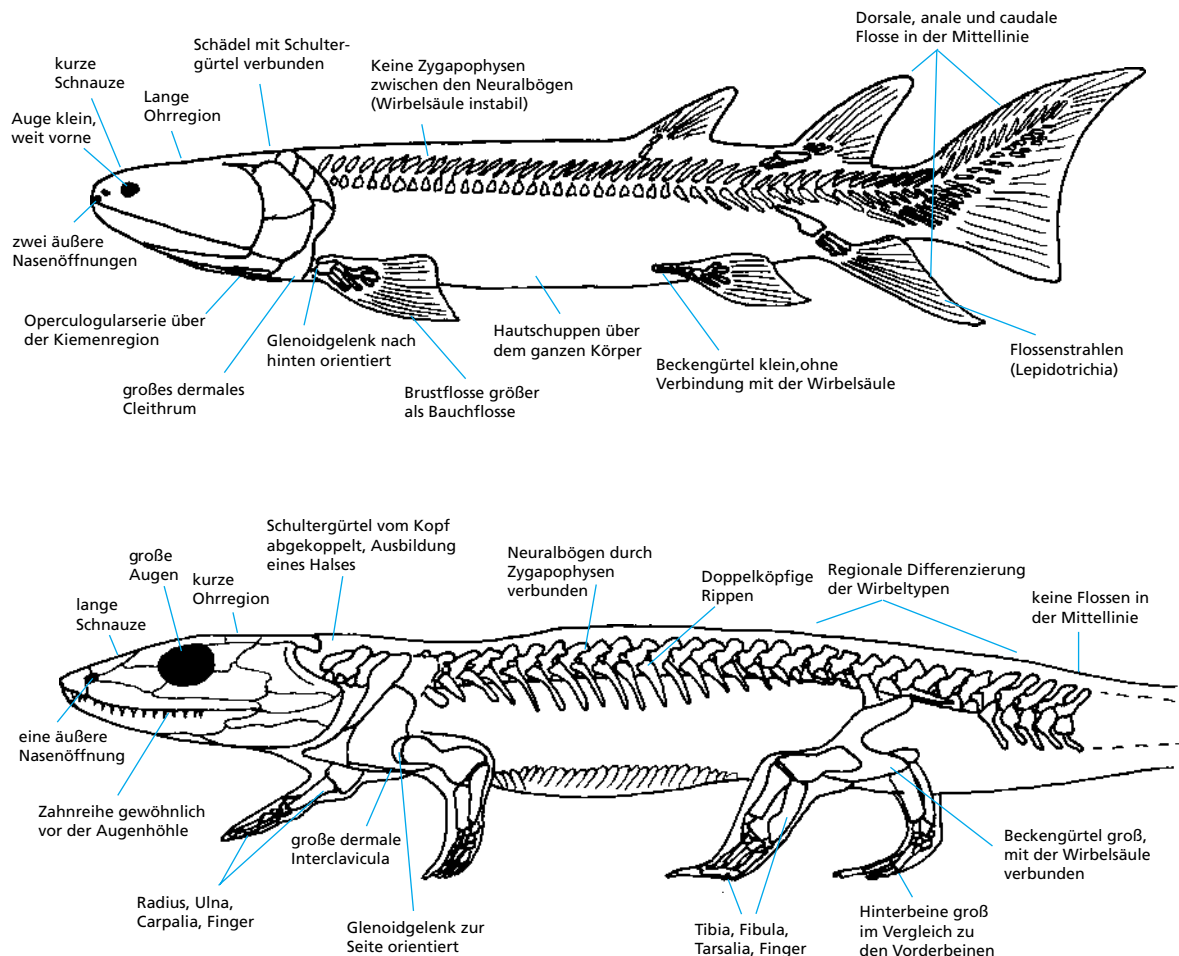
Umbauten. Bei einem Übergang von Fischen zu Vierbeinern müssen tiefgreifende Veränderungen erfolgt sein (Abb. 3; vgl. CLACK 2002a, 35; CARROLL 1993, 174ff.): Betroffen sind u. a. das Tragen des Körpers (die Kräfteverhältnisse sind auf dem Land ganz anders als im Wasser; mit Folgen für die Wirbelsäule 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 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 **makro-evolutive 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 in diesem dreiteiligen Artikel 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 ökologi-



sche 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 könnten.

Stratigraphischer Überblick. Der Übergang von Fischen zu Vierbeinern soll 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 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, 8). *Latimeria*-ähnliche Quastenflosser scheiden aber als direkter Vorfahre der Tetrapoden wegen vieler unpassender Merkmale aus. Als dafür am besten passende Gattungen gelten schon länger *Eusthenopteron* (Abb. 1) und *Panderichthys* (Abb. 7).

Biogeographie. Die oberdevonischen Tetrapoden-Funde stammen aus Grönland, Litauen, Westrussland, Schottland, Nordamerika und Australien. Im Devon lagen diese Gebiete zwar erheblich näher beieinander als heute; 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

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

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

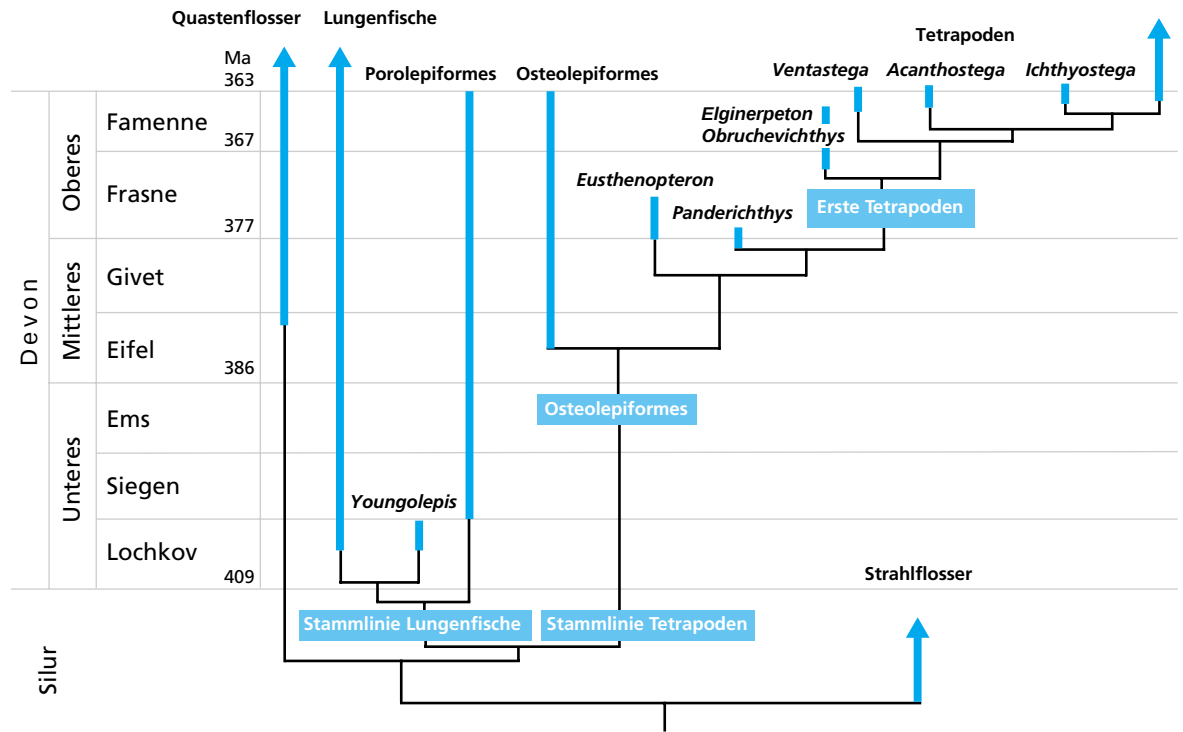
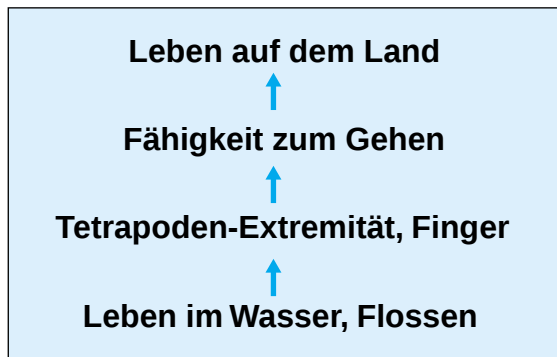


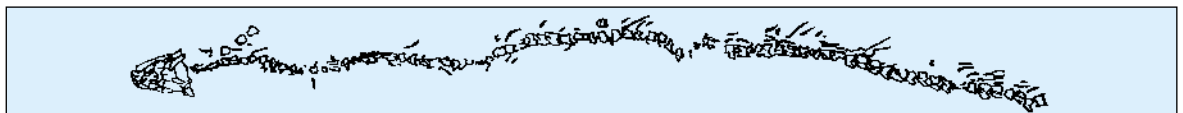
Abb. 5: Der Übergang vom Wasser ans Land kann evolutionstheoretisch in drei Teilschritte unterteilt werden.



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 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 in drei Teilschritte unterteilt (Abb. 5): 1. Erwerb der Finger (bzw. der typischen Tetrapoden-Extremität), 2. Fähigkeit zum Gehen, 3. Schritt aufs Land.

Abb. 6: Die extrem spezialisierte Aistopoden-Gattung *Lethiscus*; der älteste Aistopode aus dem Viséum (mittleres Unterkarbon). (Nach CARROLL 1992)



- Einige Fossilfunde verkleinern in mancher Hinsicht die Kluft zwischen *Eusthenopteron* und *Ichthyostega*. Allerdings passen diese Formen bei weitem nicht widerspruchsfrei in eine Zwischenposition.

- *Ichthyostega*, das „erste Amphib“, lebte wahrscheinlich hauptsächlich im Wasser und war kein Landgänger. Zudem sperrt sich eine Reihe von Merkmalen deutlich gegen eine Einordnung als Übergangsform zwischen Fischen und landlebenden Tetrapoden. Ob der Weg zu *Ichthyostega* zugleich auch der Weg in Richtung Landleben ist, gilt mittlerweile als ungewiß.

„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. Erst im Jahr 2002 wurde die Gattung *Pederpes* als erstes gut erhaltenes Fossil beschrieben, das in diese Lücke fällt (CLACK 2002b). 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. 6). Die Vielfalt der Merkmalskombinationen erlaubt keine stammesgeschichtlichen Rekonstruktionen. Ebenso ist der Anschluß der oberdevonischen Formen an die unterkarbonischen unklar.

Im Folgenden sollen die oberdevonischen Fossilfunde vorgestellt und ihre Bedeutung für den Übergang Fisch – Vierbeiner diskutiert werden (s. Abb. 4). Demnach folgt auf *Eusthenopteron* der tetrapodenähnlichste Fisch *Panderichthys* und die ähnliche, aber nicht so gut erhaltene Gattung *Elpistostege*. Im Frasnium (unteres Oberdevon) sind *Elginerpeton* und *Obruchevichthys* 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*.

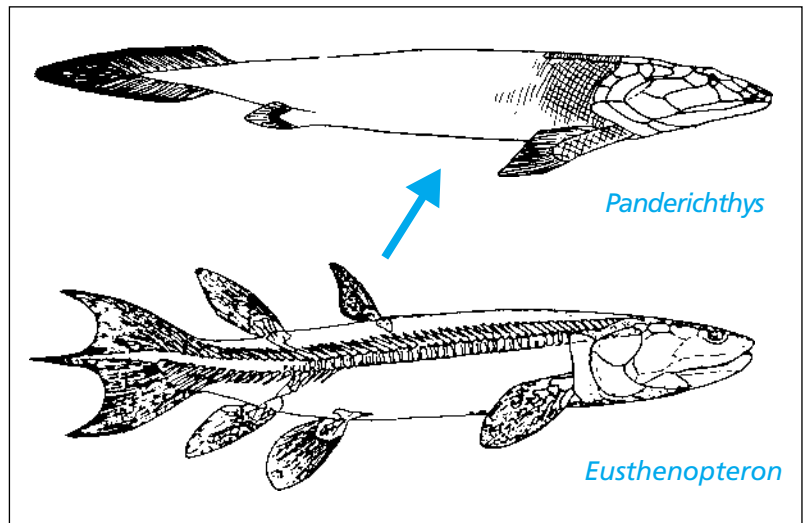
Aus dem Famennium (oberes Oberdevon) wurden acht weitere Tetrapoden-Gattungen beschrieben: die bekannteren und gut erhaltenen *Ichthyostega* und *Acanthostega* sowie die nur bruchstückhaft überlieferten Gattungen *Ventastega*, *Hynerpeton*, *Tulerpeton*, *Densignathus*, *Metaxygnathus* und *Sinostega*.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

Tetrapodenähnliche Fische

Panderichthys (Abb. 7). Diese Gattung gilt als tetrapodenähnlichster Fisch, der den Vierbeinern in einigen Merkmalen näher steht als *Eusthenopteron* (Abb. 1, 7) 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 (s. u.). *Panderichthys* war über 1 m lang und hatte einen ca. 30 cm langen Schädel; der Schädel war abgeflacht und die Schnauze ziemlich ausgezogen; die Augen lagen ziemlich nahe beieinander und relativ weit hinten. Das Schädeldach war stabiler als bei anderen Fisch-Gattungen. Damit erweckt der Schädel einen tetrapodenartigen Eindruck (CLACK 2002a, 64; JANVIER 1996, 270). Daneben gibt es aber auch einzigartige Merkmale im Schädel, und insgesamt ist die Ähnlichkeit des Schädels mit *Eusthenopteron* ziemlich groß (AHLBERG et al. 1996, 61).

Dem Kiefer fehlen eindeutige Tetrapoden-Merkmale; er ist im wesentlichen Osteolepiformen-typisch (AHLBERG & CLACK 1998, 13). Der Hirnschädel weist – anders als das Schädeldach – keines der abgeleiteten Merkmale der oberdevonischen Tetrapoden auf, sondern ist mit dem von *Eusthenopteron* fast identisch und besitzt ein fischtypisches intrakraniales Gelenk; im Vergleich zum frühen Tetrapoden *Acanthostega* gibt es tiefgehende Unterschiede (AHLBERG et al. 1996, 61).

Auffallend ist das Fehlen von Dorsal- und Anal-flosse. Diese Flossen sind abrupt spurlos verschwunden. Die paarigen Flossen (Abb. 7, 8) zeigen keine charakteristischen Merkmale von Landwirbeltieren (CARROLL 1996, 19). Die Skelettele-



mente der Flossen sind breit und abgeflacht; eine Besonderheit ist die Verschmelzung der distalen (körperfernen) Elemente in der Brustflosse zu einer Platte (WOROBEWA 1974/75, 315; CLACK 2002a, 43). Die Flossen von *Panderichthys* sind also weniger tetrapodenähnlich als die von *Eusthenopteron* (CLACK 2002a, 159; JANVIER 1996, 270). Der Trend geht also in die entgegengesetzte Richtung statt hin zur Ausprägung Richtung Tetrapoden (JANVIER 1996, 270).² 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 aus der Stammlinie der Tetrapoden ausschließt.

Abb. 7: Von *Eusthenopteron* zu *Panderichthys* aus dem unteren Oberdevon ist ein deutlicher Sprung zu verzeichnen. (Nach CLACK 2002a)

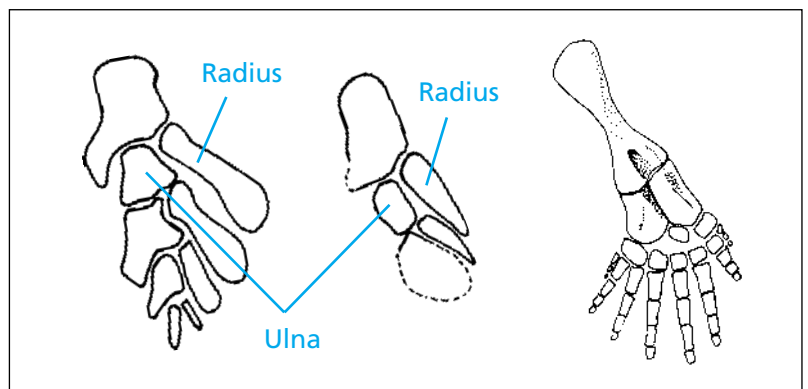


Abb. 8: Vorderextremitäten von *Eusthenopteron* (links), *Panderichthys* (Mitte) und Hinterextremität von *Acanthostega* (rechts). (Nach CLACK 2002a)

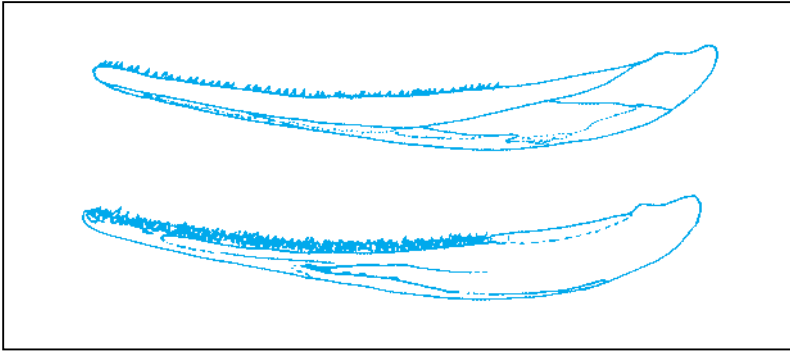


Abb. 9: Langgestreckter Unterkiefer von *Elginerpeton* (oben von außen, unten von innen). (Nach CLACK 2002a)

Evolutionstheoretische Bewertung. Insgesamt weist *Panderichthys* ein Merkmalmosaik auf, das eine widerspruchsfreie Einordnung in eine evolutionäre Abfolge *Eusthenopteron* – *Panderichthys* – frühe Tetrapoden in mehrfacher Hinsicht nicht erlaubt. Sowohl im Bau des Hirnschädels als auch im Bau der Extremitäten ist in dieser Abfolge eine plötzliche, nicht-evolutionäre Änderung zu verzeichnen (AHLBERG et al. 1996, 63; vgl. CARROLL 1996). In der Hirnschädel-Konstruktion gibt es seit dem Ursprung der Fleischflosser 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 zu den karbonischen Formen (AHLBERG et al. 1996, 63). VOROBYEVA & SCHULTZE (1991, 84) halten die *Panderichthyiden* für so verschieden von Osteolepiformes und Tetrapoden, daß sie eine eigene Ordnung für diese Gruppe für gerechtfertigt halten.

Wir haben also die oft anzutreffende Situation, daß einzelne Merkmale wohl in eine Übergangstellung passen – hier zwischen den Osteolepiformes 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 Übergangstellung dieser Gattung, da er in älteren Schichten als *Eusthenopteron* gefunden wurde (CLACK 2002a, 48; vgl. Abb. 4).

***Elpistostega*.** Diese Gattung wurde an der gleichen Lokalität in Kanada wie *Eusthenopteron* gefunden. Zusammen mit *Panderichthys* wird sie zu den *Elpistostegalia* gestellt (vgl. AHLBERG et al. 2000, 533). Von dieser Gattung sind nur Schädelfragmente und Wirbel gefunden worden. Aufgrund der Schädelmerkmale wird *Elpistostega* von AHLBERG et al. (2000, 542) als noch tetrapodenähnlicher eingestuft als *Panderichthys*, doch sind diese Befunde aufgrund der fragmentarischen Erhaltung wenig aussagekräftig. Auch diese Gattung paßt stratigraphisch nicht gut in den Übergangsbereich zu den Tetrapoden.

Die ersten mutmaßlichen Tetrapoden aus dem Frasnium

Als älteste Tetrapoden werden die beiden recht ähnlichen Gattungen *Elginerpeton* (Abb. 9) aus Schottland und *Obruchevichthys* aus Litauen und Westrussland klassifiziert. 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.

Allerdings gibt es für die Einstufung als Vierbeiner nur indirekte Hinweise, denn das entscheidende Merkmal, der Bau der Extremitäten, ist zum großen Teil unbekannt.

Von *Elginerpeton* sind Teile des Ober- und Unterkiefers sowie einige Extremitäten- und Gürtel Elemente (Oberschenkelknochen, Schienbein, Schulter- und Beckengürtelteile; evtl. ein Oberarmknochen) bekannt, wobei 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 zu 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).

Schulter- und Beckengürtel sowie die erhaltenen Teile der Extremitäten sind teilweise fischtypisch, ähneln aber teilweise auch den Tetrapoden *Ichthyostega* oder *Acanthostega* oder weisen intermediäre Ausprägungen zwischen *Panderichthys* und *Acanthostega* auf (so die Form des Oberarmknochens). Die schwach ausgebildete postbranchiale Lamina (blattartige Knochenfläche) am Cleithrum (Bestandteil des Schultergürtels) von *Elginerpeton* ist sogar abgeleiteter als bei *Acanthostega* (die Lamina ist wichtig für die Kiemenatmung). Andere Merkmale wie der sehr kleine und ausgeprägt konvexe Kopf des Humerus sind einzigartig ausgebildet (AHLBERG 1998, 130); insgesamt ergibt sich eine schwer einzuordnende Merkmalskombination.

Der Oberschenkelknochen ist sehr kurz und abgeflacht und kaum in der Lage, Gewicht zu tragen, sondern eher als Paddel geeignet. Dagegen ist das zum Becken gehörende Darmbein sehr kräftig und würde zu einer Fortbewegung auf Land passen (CLACK 2002a, 91). Die einzelnen Merkmale erscheinen hier widersprüchlich.

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 Tat-

sache, daß *Elginerpeton* zusammen mit typischen devonischen Fischen abgelagert wurde (CLACK 2002a, 91).

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.

Von *Obruchevichthys* sind nur Teile des Unterkiefers bekannt, die in der Form und der Größe *Elginerpeton* ähneln. Die Gattung wird den Vierbeinern 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). Aufgrund der „einzigartigen, abgeleiteten Kopf-Morphologie“ (AHLBERG 1995, 420) stehen sie deutlich abseits der (evolutionär anzunehmenden) Tetrapoden-Stammlinie; möglicherweise bedingt durch eine spezielle (nicht genau bekannte) Lebensweise (AHLBERG 1995, 424). CLACK (2002a, 96) spricht von einem frühen spezialisierten Seitenzweig (vgl. CARROLL 1995, 389). Offenbar treten relativ unvermittelt in einer beachtlichen Vielfalt verschiedene Formen auf, die eine zeitlich ausgedehnte, jedoch unbekannte evolutionäre Vorgeschichte erfordern (vgl. AHLBERG 1995, 420). Für manche Forscher ist damit die Suche nach tetrapodenartigen Formen in älteren Schichtfolgen (Mitteldevon) motiviert.

Die funktionell unverstandene Kombination von Land- und Wasseranpassungen bei der Hinterextremität wird von AHLBERG (1991, 301) als Hinweis gewertet, daß tetrapodenartige Extremitäten *im Wasser* evolutiv entstanden und daß sie folglich *im Wasser* eine passende Funktion ausüben konnten. Diese Deutung erhält durch die eigenartige Merkmalskombination von *Acanthostega* erheblichen Auftrieb. *Acanthostega* gilt heute fast definitiv als ausschließlich wasserlebender Vierbeiner. Daher gilt der Besitz von vier Beinen für sich alleine nicht mehr als ausreichendes Indiz für ein (teilweises) Leben an Land. Für die Frage nach der Eroberung des Landes spielt dies eine erhebliche Rolle. Wir werden bei der Besprechung von *Acanthostega* im zweiten Teil darauf zurückkommen.

Livoniana (Abb. 10). 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 sehr früh auf. Bisher sind von dieser neuen Gattung aber nur zwei Fragmente des Unterkiefer-Vorderendes bekannt, das mit mehreren (bis zu 5) Reihen kleiner, abgerundeter Zähne besetzt ist.

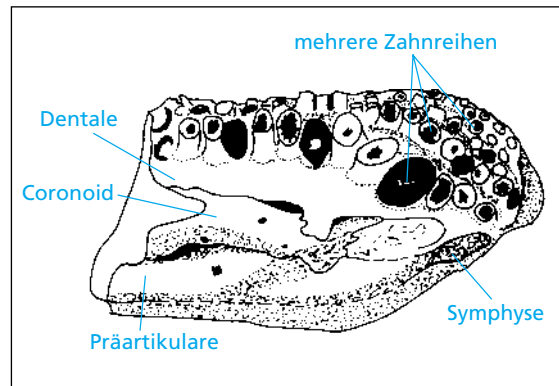


Abb. 10: Eigenartiges Gebiß von *Livoniana*. (Nach CLACK 2002a)

Dieses einzigartige Merkmal kommt bei keinem anderen tetrapodenartigen Tier vor. Die Kiefer weisen aber auch Merkmale auf, die sonst nur bei Arten bekannt sind, die den Tetrapoden nahestehen. *Livoniana* ist in dieser Hinsicht abgeleiteter als *Panderichthys*, jedoch primitiver als alle bekannten devonischen Tetrapoden (AHLBERG et al. 2000, 534).

Aufgrund der ungewöhnlichen Bezaehlung kann *Livoniana* keine Übergangsform zu späteren Tetrapoden sein. Gegen diese Deutung spricht auch die frühe stratigraphische Position. *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 geradliniger Fortschritt darstelle, sondern ein großes Ausmaß an morphologischer Vielfalt beinhalte (vgl. CLACK 2002a, 64).

Kurze Bewertung der Tetrapoden des Frasniums. Die Tetrapoden des Frasniums weisen eine erhebliche Vielfalt auf. Im Vergleich zu den späteren oberdevonischen 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 auffallender spezieller Merkmale als deutlich spezialisiert und werden deshalb auf Seitenzweige gestellt. Eine offenkundige Linie von Fischen zu Tetrapoden läßt sich unter den Tetrapoden des Frasniums nicht ausmachen.

Diese Formen überlebten die Grenze zum Famennium (oberes Oberdevon; vgl. Abb. 4) offenbar nicht; die stratigraphisch nachfolgenden Tetrapoden lassen sich nicht ohne Weiteres an die frasnischen stammesgeschichtlich anschließen.

Zwischenergebnis und Ausblick

Die Fossilien des unteren Oberdevons (Frasnium bzw. Frasn, vgl. Abb. 4) weisen in einzelnen Merkmalen intermediäre Ausprägungen zwischen typischen Fleischflossern und typischen Tetrapoden

auf (z.B. Merkmale des Oberarmknochens; Bau der Wirbelsäule). Bei komplexeren Schlüsselmerkmalen wie dem Bau der Tetrapodenextremität oder dem Bau des Hirnschädels ist ein evolutiver Übergang fossil kaum belegt. Dies entspricht der Tatsache, daß ein funktioneller Übergang auch theoretisch schwer denkbar erscheint.

Bei komplexen Schlüsselmerkmalen ist ein evolutiver Übergang fossil kaum belegt.

Die Abfolge der Formen in der Schichtenfolge paßt nur teilweise zur mutmaßlichen evolutionären Abfolge. So sind die Tetrapoden des Frasniums jünger als die Fische *Eusthenopteron* und *Panderichthys*, von deren Organisationsstufe die Tetrapoden abgeleitet werden. *Panderichthys* als tetrapodenähnlicher Fisch ist dagegen in älteren Schichten als der „tetrapodenentferntere“ *Eusthenopteron*. Die Tetrapodennatur der „ersten Tetrapoden“ *Elginerpeton* und *Obruchevichthys* ist zudem nicht gesichert und nur indirekt erschlossen worden. Die ältesten Formen sind deutlich spezialisiert und könnten allenfalls auf einen Seitenast der Entwicklung zu Tetrapoden gestellt werden.

In der zweiten Folge dieser Artikelserie sollen die viel besser erhaltenen „Kronzeugen“ für einen Übergang vom Wasser ans Land, *Ichthyostega* und *Acanthostega* vorgestellt und ihre Bedeutung für diesen Übergang diskutiert werden. Wahrscheinlich stehen auch diese Formen auf nachkommenlosen Seitenästen. Im dritten Teil wird gezeigt, weshalb ein evolutionäres Szenario sowohl aufgrund der Merkmalskonstellationen der Devon-Tetrapoden als auch aufgrund der Selektionsproblematik unplausibel ist.

Anmerkungen

- ¹ Sekundär können die Gliedmaßen allerdings ganz oder teilweise reduziert sein (z. B. Blindschleichen, die taxonomisch dennoch zu den „Vierbeinern“ gerechnet werden). Auch die Vögel werden in diesem Sinne als „Vierbeiner“ betrachtet, auch wenn die Vorderextremitäten als Flügel ausgebildet sind.
- ² 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. „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).

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 & LUKSEVICS E (1996) Rapid braincase evolution between *Panderichthys* and the earliest tetrapods. *Nature* 381, 61-64.
- AHLBERG PE, LUKSEVICS E & MARK-KURIK E (2000) A near-tetrapod from the Baltic Middle Devonian. *Palaeontology* 43, 533-548.
- AHLBERG PE & MILNER AR (1994) The origin and early diversification of tetrapods. *Nature* 368, 507-514.
- 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.
- 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.
- JANVIER P (1996) Early Vertebrates. Oxford: Clarendon Press.
- PANCHEN AL (1977) The origin and early evolution of tetrapod vertebrates. In: ANDREWS SM, MILES RS & WALKER AD (eds) Problems in Vertebrate Evolution. London: Academic Press, pp 289-318.
- 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.
- 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.
- 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.