

Amphibische Vorstufen der Walartigen (Cetacea)?

Frieder Zimbelmann, Birkenweg 17,
67366 Weingarten

Zusammenfassung: Über die Abstammung der Wale wurde intensiv geforscht und viel publiziert. Dennoch liegt dazu bisher keine widerspruchsfreie Theorie vor. Fossilien, die die mutmaßliche stammesgeschichtliche Entwicklung von landlebenden Säugetieren bis hin zu den rezenten Walen belegen, fehlen weitgehend. Einigen Vertretern der nur fossil bekannten Archaeoceti („Urwale“) wird jedoch eine Schlüsselstellung in der Evolution der Wale zugeschrieben. Die Interpretation dieser großenteils fragmentarischen Fossilien ist allerdings nicht unumstritten. Moderne molekularbiologische Untersuchungsergebnisse widersprechen sogar der bislang üblichen Eingliederung der Pottwale bei den Zahnwalen.

Der in unserer Umgangssprache immer noch gebräuchliche Ausdruck „Walfisch“ gibt Zeugnis davon, daß man die Wale lange Zeit für Fische gehalten hat. Erst im ausgehenden 17. Jahrhundert wurde diese Tiergruppe endgültig den Säugetieren zugeordnet (RAY 1693). Der Grund für die frühere Zuordnung zu den Fischen liegt in der perfekten Anpassung der Wale an ein permanentes Leben im Wasser. In ihrem äußeren Erscheinungsbild erinnert zunächst kaum etwas an ihre Verwandtschaft mit landlebenden Säugetieren. Da Wale jedoch mit Lungen atmen, lebende Junge zur Welt

Gruppe zählt man Formen, die vollständig ans Wasserleben angepaßt waren, sowie einige Gattungen, deren Anatomie auf eine amphibische Lebensweise schließen läßt (THENIUS 1987).

Zahnwale (Odontoceti) sind ebenfalls schon aus Schichten des Eozän bekannt, Bartenwale (Mysticeti) dagegen erst ab dem Oligozän. Die Zahnwale tauchen also in der fossilen Überlieferung zuerst auf. Ihre Vorfahren betrachtet man als Stammgruppe der Bartenwale. Eine lückenlose Reihe fossiler Übergangsformen zwischen landlebenden Säugetieren und Zahnwalen einerseits, sowie zwischen Zahnwalen und Bartenwalen andererseits gibt es jedoch bisher nicht. Neuere Funde (Vertreter der Archaeoceti) scheinen die Fossilücken teilweise zu schließen; wir wenden uns ihnen im folgenden zu.

Neue Fossilfunde

Zunächst befassen wir uns mit der Gattung *Pakicetus* aus dem Eozän. *Pakicetus* gilt als ältester fossiler Wal (THEWISSEN et al. 1994). Nach THENIUS (1987) handelt es sich dabei um einen amphibisch lebenden Süßwasserbewohner aus einem See Südasiens. Von *Pakicetus* sind nur wenige Reste erhalten. Aufgrund von Merkmalen des Gehirnschädels wird er den Archaeoceti zugeordnet. Seine Zähne sind – anders als bei den rezenten Walen und in Übereinstimmung mit landlebenden Säugetieren – in Schneide, Eck- und Backenzähne differenziert.

Auf die mutmaßliche amphibische Lebensweise von *Pakicetus* weisen Fossilien hin, die in unmittelbarer Nähe gefunden wurden: Landsäugetiere, Schnecken, Schildkröten, Krokodile und Fische. Der Bau seiner Gehörknöchelchen liefert ein weiteres Indiz dafür: Ihre Form und ihre Proportionen lassen den Schluß zu, daß *Pakicetus* ähnlich wie die rezenten Hundsrobben und Walrosse sowohl an Land als auch im Wasser hören konnte. Aufgrund des Baus der Ohrkapsel war eine Orientierung durch Ultraschall (wie bei rezenten Zahnwalen) allerdings nicht möglich (REHFELD 1995).

Aus derselben geologischen Formation wie *Pakicetus* – allerdings aus einer 120m höher abgelagerten Schicht – stammt *Ambulocetus*, ein weiterer Vertreter der Archaeoceti. Blattabdrücke einerseits und Gehäuse von Meeresmollusken in seiner unmittelbaren Nähe andererseits geben auch hier einen Hinweis auf amphibische Lebensweise. Von *Ambulocetus* sind Teile des Schädels,

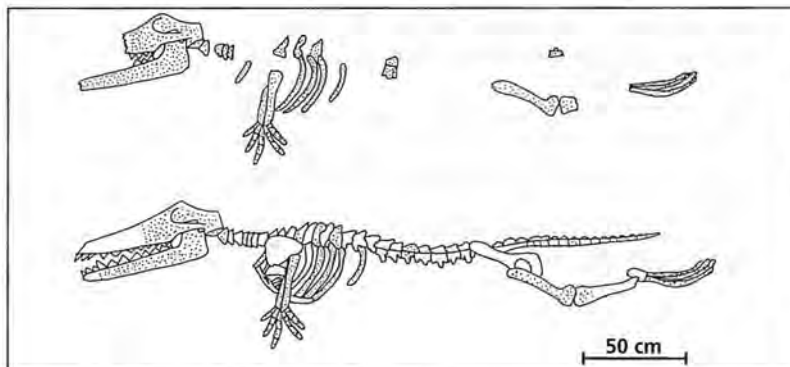


Abb. 1: *Ambulocetus*. Oben die fossil erhaltenen Teile des Skeletts, unten mit den vorgenommenen Ergänzungen. Nach THEWISSEN et al. (1994), verändert.

bringen und diese „säugen“, erfüllen sie die Kriterien für eine systematische Einordnung in die Klasse der Säugetiere.

Über die postulierte stammesgeschichtliche Entwicklung der Wale gibt es bisher kaum mehr als Spekulationen. Die Vorfahren der Wale sucht man konsequenterweise unter den landlebenden Säugetieren bzw. deren Vorfahren. Eine bedeutende Rolle für die Herkunft der Wale spielt die ausgestorbene Gruppe der Archaeoceti (Urwale), deren Fossilien in Schichten des Eozän bis Miozän gefunden wurden (KUHN-SCHNYDER 1984). Zu dieser

des Achsenskeletts, sowie der Vorder- und Hintergliedmaßen erhalten. Danach hatte auch diese Art ein heterodontes Gebiß. Große und kräftige Vorder- und Hinterextremitäten lassen eine Fortbewegung an Land, die vielleicht derjenigen der rezenten Walrosse entspricht, vermuten. Über die Fortbewegung im Wasser läßt sich nur spekulieren, da die für eine entsprechende Interpretation entscheidenden Teile des Skeletts nicht erhalten sind. So fehlt vom Becken jede Spur, und von der Wirbelsäule sind nur je ein Wirbel des Bauch- und ein Wirbel des Schwanzbereichs erhalten (Abb. 1).

THEWISSEN et al. (1994) nehmen an, daß *Ambulocetus* mit ausgestreckten Hinterbeinen (ähnlich rezenten Ottern) und durch Auf- und Abwärtsbewegung des Schwanzes schwimmen konnte. Wahrscheinlich hatte *Ambulocetus* keine Fluke (horizontale Schwanzflosse); fossile Hinweise darauf fehlen jedenfalls. BERTA (1994) betont dagegen, daß noch nicht einmal der Beweis für eine Verbindung zwischen Achsenskelett und Hinterextremitäten bei *Ambulocetus* erbracht ist. Eine Aussage über die Fortbewegungsweise ist damit praktisch unmöglich. BERTA stellt weiterhin die Zugehörigkeit der Gattung *Ambulocetus* zu den Walartigen in Frage und weist darauf hin, daß eine solche Zuordnung abhängig ist von den Kriterien, nach denen man einen „Wal“ definiert. Die für eine Abgrenzung von den Mesonychiden (die nach gängiger Auffassung als landlebende Stammgruppe der Wale favorisiert werden) entscheidenden Schädel- und Gebißmerkmale sind bei *Ambulocetus* nicht erhalten. So muß die Frage offen bleiben, ob *Ambulocetus* tatsächlich ein Wal oder – evolutions-theoretisch gedeutet – ein Vorfahr der Wale war. Möglicherweise gehörte er auch zu einer (ausgestorbenen) amphibisch lebenden Gruppe von Landsäugetieren.

Aus eozänen Ablagerungen in Pakistan wurde

die Gattung *Rodhocetus* beschrieben (GINGERICH et al. 1994). Von dem ca. 2 m langen Fossil sind Schädel, Wirbelsäule und Rippen großenteils, sowie Becken und Oberschenkel erhalten. Schultergürtel und Vorderextremitäten fehlen. Aufgrund des Vorkommens planktonischer Foraminiferen und Nanofossilien wird die Fundschicht als Tiefseesediment interpretiert. Große Spinalfortsätze an den Rumpfwirbeln, die als Ansatzstellen für Kopf- und Vorderbeinmuskulatur betrachtet werden, legen allerdings die Vermutung nahe, daß sich *Rodhocetus* zumindest zeitweise an Land fortbewegt hat. Dafür spricht auch die feste Verbindung zwischen Becken und Wirbelsäule. Das Fehlen von Schultergürtel und Vorderextremitäten läßt aber keine endgültige Aussage über die Fortbewegungsweise zu.

Rodhocetus ist eine Mosaikform mit Merkmalen, die typisch sind für Landsäugetiere (z.B. kräftig ausgebildete Spinalfortsätze an den Rumpfwirbeln) und waltypischen Merkmalen (z.B. unverschmolzene Sakralwirbel, die die Vertikalbewegung des Schwanzes ermöglichen). Dieses Merkmalsmosaik ermöglichte es *Rodhocetus* mit hoher Wahrscheinlichkeit, sich sowohl schwimmend als auch an Land fortzubewegen (siehe auch Kasten).

Die Fossilisation in einem Tiefseesediment zwingt nicht zu der Annahme, daß sich *Rodhocetus* zu Lebzeiten ausschließlich weitab vom Ufer aufgehalten hat. Es ist auch denkbar, daß er die im Eozän weit verbreiteten Flachmeere besiedelt hat und erst kurz vor oder nach seinem Tod mit einer Meeresströmung an den Ort seiner Ablagerung verfrachtet wurde.

Der schon länger bekannte *Basilosaurus*² ist ein weiterer Vertreter der eozänen Archaeoceti. Bei ihm ist der Rumpf durch Streckung und Verlängerung der Lendenwirbel sehr stark verlängert (THENIUS 1979). Die Hinterextremitäten sind nach

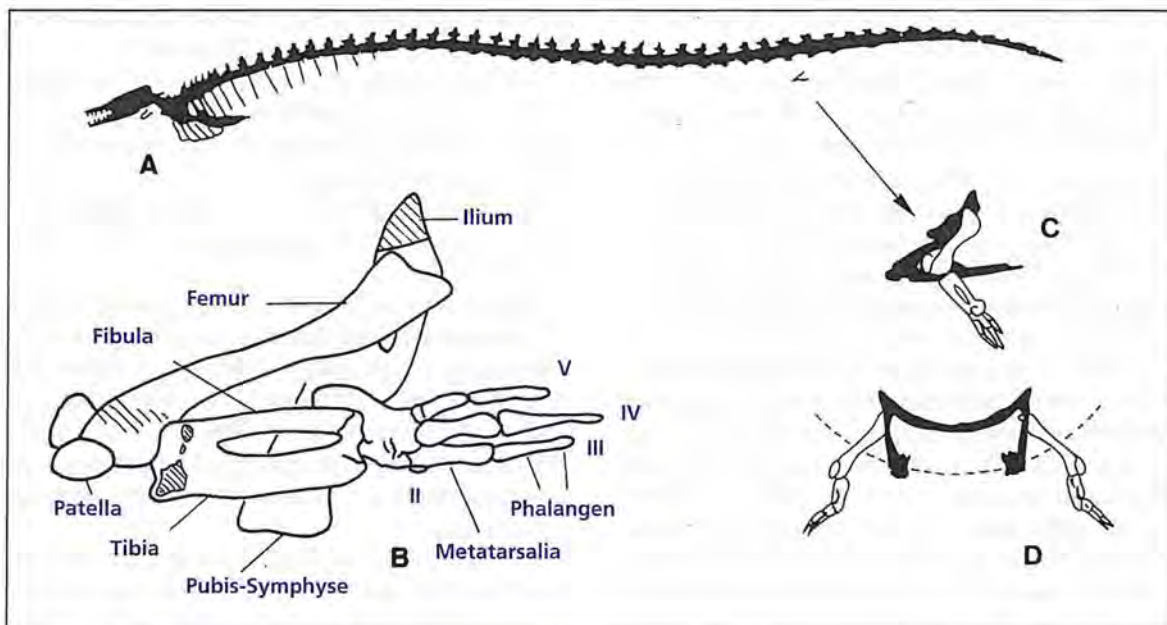


Abb. 2:
Basilosaurus.
A: Schema des kompletten Skeletts;
B: Anatomie der linken Hinterextremität;
C, D: vermutliche Funktionsweise und Lage innerhalb des Körpers (dessen Umrisse gestrichelt).
Nach GINGERICH et al. (1990), verändert.

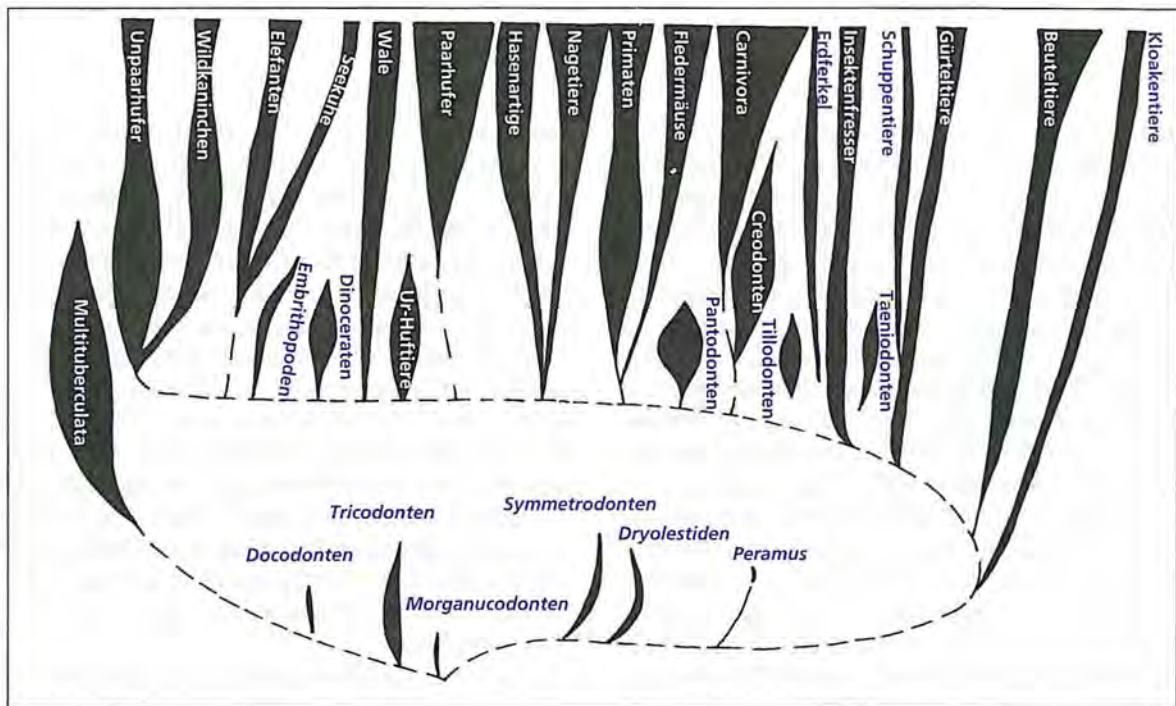


Abb. 3: Adaptive Radiation der Säugetiere im Känozoikum. Jeder senkrechte Balken entspricht einer Ordnung. Nach STANLEY (1994), verändert.

neueren Funden aus Ägypten (GINGERICH et al. 1990) zwar stark reduziert, aber nicht funktionslos. Da sämtliche Knochenelemente der Hinterextremitäten noch vorhanden sind (Abb. 2), ist anzunehmen, daß sie auch einen Zweck zu erfüllen hatten. Denkbar ist z.B., daß die reduzierten Hinterextremitäten von *Basilosaurus* zum Greifen und Umklammern bei der Kopulation dieser schlangenartig langen Tiere nötig waren.

Evolutionäre Zusammenhänge?

Die Archaeoceti sind insgesamt eine sehr heterogene Gruppe. In ihr vereinigt sind Arten, die mit hoher Wahrscheinlichkeit eine amphibische Lebensweise führten (z.B. *Ambulocetus*) und Arten, die das Wasser zeitlebens wohl nicht verlassen konnten (z.B. *Basilosaurus*). Eine Evolutionsreihe von landlebenden Säugetieren über *Ambulocetus* und *Basilosaurus* zu den modernen Zahnwalen ist jedoch Spekulation und schon deshalb unglaublich, weil sowohl *Ambulocetus* als auch *Basilosaurus* bereits im Eozän vorkamen. Nimmt man diesen Evolutionsweg der Wale an, dann bedeutet das, daß sich in dem kurzen Zeitraum, den das Paläozän und das Eozän umspannen, sowohl die Cetacea (Wale) als auch die Artiodactyla (Paarhufer) aus den Mesonychidae (eine Familie der „Urhüftiere“ Condylarthra) entwickelt haben müssen.

Das Problem einer sehr kurzen Zeitspanne für eine sehr umfangreiche adaptive Radiation (Entstehung vieler unterschiedlich angepaßter Arten aus einer Stammform) existiert allerdings nicht nur für die Wale allein, sondern betrifft sämtliche Säugetierordnungen. STANLEY (1994) schreibt hierzu: „Man beachte, daß die meisten känozoischen Ordnungen schon zu Beginn des Eozäns entwickelt waren, nur 10 Millionen Jahre nachdem die Dinosaurier ausgestorben waren“. Die Fossil-

funde aus dem frühen Känozoikum (Paläozän und Eozän) belegen also eine geradezu explosionsartige Radiation (Abb. 3).

Zurück zu den Archaeoceti: Die meisten Urwal-Funde stammen aus Randbereichen des Tethysmeeres (Nord-Afrika, Vorderindien, Nord-Amerika). Sie waren größtenteils Flachmeerbewohner. Darauf weist ihre Anatomie (die auf amphibische Lebensweise schließen läßt) und der Fossilinhalt der Sedimente, in denen sie gefunden wurden, hin. Größere Flachmeergebiete gibt es heute kaum noch. Es ist daher denkbar, daß die Archaeoceti deshalb ausgestorben sind, weil ihr Lebensraum verschwunden ist.

Nach evolutionstheoretischen Vorstellungen haben sich die Archaeoceti schrittweise besser an das Wasserleben angepaßt und gleichzeitig ihren Lebensraum in das freie Meer verlegt. Später entstanden dann aus den Zahnwalen die Bartenwale. Geht man von diesem Szenario aus, so ergeben sich nach dem momentanen Stand der Forschung allerdings einige Probleme:

- Schon im Eozän, d.h. zu der Zeit, als die ersten Archaeoceti in der Fossilüberlieferung auftauchen, gibt es bereits vollkommen an ein Leben im Wasser angepaßte Gattungen.
- Die ältesten echten Zahnwale (Odontoceti) stammen wahrscheinlich ebenfalls aus dem Eozän (THENIUS 1979).
- Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Archaeoceti konnten bisher nicht geklärt werden. Offensichtlich sind einige Archaeoceti näher mit den Bartenwalen (Mysticeti) verwandt als mit anderen Archaeoceti (BERTA 1994). Wir haben es mit Mosaikformen zu tun, die nicht problemlos als Übergangsformen gedeutet werden können (vgl. Kasten).
- Die Ableitung der Walartigen von Landsäugetier-Vorfahren wird durch die Tatsache erschwert, daß die Wale eine Reihe reptilienartiger Merk-