

Protokoll

Stammesgeschichte der Wirbeltiere I

Fische und Amphibien

Till Biskup

Matrikelnummer: 155567

28. Januar 2000

Einführung

Die Frage nach seiner Herkunft, und nichts anderes ist letztendlich die Frage nach der "Stammesgeschichte der Wirbeltiere", hat den Menschen seit jeher beschäftigt. So ist auch die Schilderung Brehms, die er in seinem "Tierleben" von *Amphioxus* (heute *Branchiostoma*) gibt, zu deuten: "Ein Schauer der Ehrfurcht müßte den Beobachter, dem unsere Vorstellungen über die Entwicklung der Tierreihe nicht bloße Worte sind, beim Anblick dieses unscheinbaren Tierchens erfüllen. Gilt es doch als der Urahne unseres Stammes, als ältestes Tier, von dem wir mit einiger Sicherheit die Reihe der Wirbeltiere ableiten können, als deren höchste Blüte wir Menschen uns zu betrachten gewohnt sind."¹

Daher sollte eine jegliche Vorstellung über die Herkunft der Wirbeltiere, die sehr direkt auch auf die Herkunft des Menschen abzielt, uns als Menschen auch nicht außen vor lassen und auch auf ihre Folgen für unser Bild vom Menschen hin betrachtet werden. Es ist m. E. ein Irrtum und eine Sackgasse, sich hinter dem Argument zu verschanzen, die Naturwissenschaft habe mit solchen Fragen nichts zu schaffen und sie könne und wolle sie nicht beantworten. Wenn die Biologie ein Bild des Menschen als reinem Zufallsprodukt entwirft, dann betrifft das eben nicht nur die Biologie, sondern beeinflusst uns ganz direkt in unseren Werten, insbesondere unserer Vorstellung vom Wert eines Menschen.

Aus dieser Motivation heraus möchte ich deshalb im folgenden auch ganz bewußt, besonders im dritten Teil, dem Landgang der Wirbeltiere, meine eigenen Gedanken mit einfließen lassen, da ich denke, daß hier Fragen auftauchen, die uns, auch wenn wir es vielleicht nicht glauben wollen, alle betreffen.

Auch wenn eine erschöpfende Behandlung der Gesamtthematik in der gebotenen Kürze der Darstellung nicht möglich ist, hoffe ich, trotz dieser anderen Herangehensweise in ausreichender Tiefe auf die Fragen eingegangen zu sein.

Aufgaben

1. Sind die Fische monophyletisch?
2. Skizzieren Sie die Evolution von Lunge und Schwimmblase!
3. Entwerfen Sie ein Szenario für den Landgang der Wirbeltiere!

¹zitiert nach WEHNER und GEHRING (1995)

1 Die Fische — ein Monophylum?

Interessanterweise gehört gerade die Großgliederung der Wirbeltiere zu einem der heftig diskutierten Bereiche der Systematik. Inwieweit die Stellung des Menschen innerhalb dieses Taxons zu dieser intensiven Auseinandersetzung beiträgt, sei einmal dahingestellt.

Die lange Zeit gültige Einteilung in Fische (Pisces) und Landwirbeltiere (Tetrapoda) bringt die bekannten verwandtschaftlichen Beziehungen nur sehr ungenügend zum Ausdruck und wurde daher in jüngerer Zeit durch eine Gliederung in Agnatha (Kieferlose) und Gnathostomata (Kiefermäuler) ersetzt (STORCH und WELSCH, 1994). Wie aus (Abb. 1) hervorgeht, umfaßt dabei das Monophylum Gnathostomata sowohl den größten Teil der “Fische” als auch die Tetrapoda; ein Taxon “Pisces” muß damit zwangsläufig paraphyletisch sein. Nach STORCH und WELSCH (1996) kommt den Fischen nicht einmal der Rang eines Taxons zu, sondern sie “entsprechen eher einem ursprünglichen Organisationstyp der Wirbeltiere”.

Auch wenn die moderne Systematik also eine Verwandtschaftsgruppe “Fische” verneint, wie es sie von Aristoteles bis Cuvier und Valenciennes gegeben hat, so lassen sich die einst unter diesem Begriff zusammengefaßten Tiere doch “eindeutig als primär im Wasser lebende, durch Kiemen atmende Wirbeltiere definieren. Nach Gestalt und Lebensweise sind diese Tiere schon immer als “Fische” benannt worden und in Nachschlagewerken unter diesem Begriff zu finden.” (DECKERT ET AL., 1991) Insofern stellt sich hier ein wenig die Gretchenfrage der Systematik als solcher: Will sie ein System für Menschen schaffen, das zur Vereinfachung beiträgt, indem es Kategorien vorgibt, oder soll das System die Natur wirklich nachbilden, mit all ihren Ausnahmen und Uneindeutigkeiten. Schließlich sind die Lebewesen nicht im Blick auf ihre Klassifizierung hin entstanden.

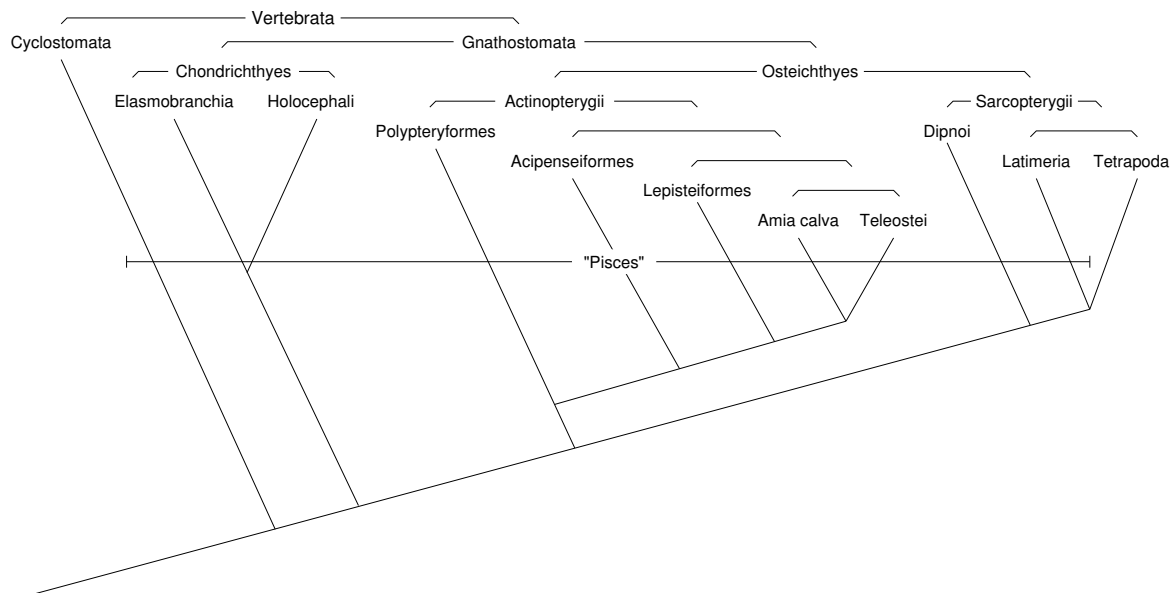


Abbildung 1: Die phylogenetische Verwandtschaft innerhalb der Vertebrata unter Betonung der Paraphylie eines hypothetischen Taxons “Fische” (“Pisces”), nach RICHTER in (COLEMAN ET AL., 2000)

2 Evolution von Lunge und Schwimmblase

Sowohl Lunge als auch Schwimmblase stehen nach STORCH und WELSCH (1994) in engem Zusammenhang mit dem Erwerb von Luftatmungsorganen bei Wirbeltieren. Auf zwei Besonderheiten sei gleich zu Anfang eingegangen: Zum einen entstanden die Luftatmungsorgane vermutlich schon während des Wasserlebens, zum anderen ging die Bildung nicht von der

Körperaußenfläche aus, wie das zum Beispiel bei den Tracheen der Arthropoda der Fall ist, sondern es handelt sich nach allgemeiner Auffassung um Ausstülpungen des Vorderdarmes. Ein möglicher Zusammenhang der Evolution dieser Organe mit dem ‐Luftschnappen‐ der Fische, der Aufnahme von Luftblasen an der Wasseroberfläche bei Atemnot, und der anschließenden Luftsammlung in den Nischen des Vorderdarmes stützt diese Überlegungen.

Der wichtigste Schritt auf dem Weg zu Tetrapodenlunge und Schwimmblase war die Entfaltung des Lungen–Schwimmblasenorgans, möglicherweise ‐vor Entfaltung der Osteichthyes oder vielleicht der Gnathostomata‐ (STORCH und WELSCH, 1994). Es ist wohl aus einem Paar hinterer Kiementaschen entstanden, die ihre Kiemenspalten verloren hatten und nunmehr zur Sammlung der geschluckten Luft dienten. Aus dieser Funktion heraus sollen sich die Kiementaschen in Lungen evolviert haben. Zunächst dienten sie nur zur Notatmung in sauerstoffarmem Wasser, wie wir es von rezenten Dipnoi und einigen primitiven Actinopterygii (*Amia*²) kennen. Diese Luftsäcke sollen sich dann in zwei Richtungen, die Schwimmblase der Fische und die Lunge der Tetrapoden, weiterentwickelt haben, die demzufolge als homologe Organe anzusprechen sind.

Als ein ‐Beweis‐ für diese Art der Herausbildung der Luftatmungsorgane führen GRZIMEK und LADIGES (1993) an, daß die ursprünglich paarigen Fischlungen (die Luftsäcke), bauchseitige ‐Ausstülpungen des Darmes, die als Lunge tätig sein können‐, bei sämtlichen ‐alten‐ Knochenfischen, etwa den Dipnoi oder bei *Polypterus*, auftreten.

2.1 Evolution der Schwimmblase

Entgegen erster Vermutungen, die man beim Vergleich der beiden Organe Schwimmblase und Lunge anstellen könnte, ist also nicht etwa die Lunge aus der Schwimmblase sondern umgekehrt die Schwimmblase — ebenso wie die Lunge der Tetrapoda — aus einer primitiven Art Lunge, der schon angesprochenen ‐Fischlunge‐ (GRZIMEK und LADIGES, 1993), entstanden und ihre Herausbildung als Spezialisierung der ursprünglich paarigen, aus hinteren Kiementaschen gebildeten Luftsäcke anzusehen, deren primäre Funktion wohl die der Atmung war (HERDER VL., 1983ff.).

Embryonal entsteht die Schwimmblase, die bei den meisten Knochenfischen auftritt — hier besonders bei freischwimmenden Arten, bei bodenlebenden Fischen, etwa den *Pleuronectidae* fehlt sie häufig vollständig (WEHNER und GEHRING, 1995) —, aus einer Ausstülpung des Vorderdarmes, sogenannten Luftsäcken (STORCH und WELSCH, 1994), ein Tatbestand, der oftmals im Sinne des HAECKELschen Prinzips, die Ontogenese wiederhole die Phylogenese, im Sinne einer evolutiven Herausbildung auf die gleiche Weise interpretiert wird. Von den ursprünglich paarig angelegten Luftsäcken wird nur der rechte zur Schwimmblase weiterdifferenziert. Dies geschieht durch Verlagerung dieses Luftsackes nach dorsal zwischen Darm und Wirbelsäule, so daß die Schwimmblase letztendlich oberhalb des Schwerpunktes zu liegen kommt. (STORCH und WELSCH, 1994)

Während in frühen Stadien in der Regel bei allen Arten noch eine Verbindung zwischen Vorderdarm und Schwimmblase existiert, der sogenannte **Ductus pneumaticus**, kann man an den adulten Tieren eine Unterscheidung nach **Physostomen** und **Physoklisten** vornehmen, wobei erstere, hierher gehören unter anderem Karpfen und Hering, diese Verbindung der Schwimmblase mit dem Verdauungstrakt zeitlebens behalten, bei letzteren dagegen der Ductus pneumaticus adult zurückgebildet wird (WEHNER und GEHRING, 1995). Daher ist die Schwimmblase der **Physoklisten** ein geschlossener Luftsack, der neue Mechanismen der Gasregulation erforderlich macht (STORCH und WELSCH, 1994): Die **Gasresorption** gehört zu den ursprünglichen Leistungen des Organs als Lunge und ist oft auf einen bestimmten Bereich, das Oval, begrenzt. Die **Gassekretion** dagegen wird durch einen oder mehrere so-

²Eine basale Stellung von *Amia* innerhalb der Actinopterygii, wie sie hier von STORCH und WELSCH (1994) vertreten wird, deckt sich allerdings nicht mit dem in Abb. 1 vorgeschlagenen System. Hier wird die Uneinigkeit in der Systematik der Wirbeltiere einmal mehr deutlich.

genannte “rote Körper” vermittelt, mit einem **Rete mirabilis** (einem stark durchbluteten Gewebe) versehene Gasdrüsen.

Allgemein dient die Schwimmblase bei Teleostiern als Auftriebsorgan, das es den Tieren ermöglicht, ihr spezifisches Gewicht an das des umgebenden Wassers anzupassen. Es ermöglicht ihnen “im dreidimensionalen Lebensraum Wasser den Aufenthalt in unterschiedlichen Tiefen” (STORCH und WELSCH, 1994), da Sie im Gegensatz etwa zu Chondrichthyes, im Wasser ohne Energieaufwand zu “schweben” vermögen, also auf einer bestimmten Höhe verharren können. Zwischen dem Verhältnis des spezifischen Gewichtes des reinen Fischkörpers ohne Schwimmblase zu dem des umgebenden Wassers und dem Volumen der Schwimmblase läßt sich gemäß WEHNER und GEHRING (1995) ein deutlicher Zusammenhang feststellen: Die spezifische Dichte des Fischkörpers beträgt 1.07, die von Süßwasser 1.00 und die des Meerwassers 1.02. Entsprechend nimmt die Schwimmblase bei Süßwasser–Teleostiern etwa 7%, bei im Meer lebenden Teleostiern etwa 5% des Gesamtkörpervolumens ein. Korreliert mit der Lebensweise treffen wir bei bodenlebenden Arten wie schon angesprochen meist keine Schwimmblase an. Die Rückbildung der Schwimmblase scheint allerdings nicht immer so leicht erklärbar zu sein. STORCH und WELSCH (1994) merken zu dieser Problematik an: “Merkwürdigerweise wird die Schwimmblase mehrfach rückgebildet, nicht nur bei Bodenfischen, sondern auch bei raschen Schwimmern (Makrelen). Bei dem Crossopterygier *Latimeria* ist sie ein fettreicher Schlauch geworden.”

Allerdings sind die möglichen Funktionen der Schwimmblase weitaus vielfältiger als die bloße Regulierung der Schwimmtiefe. So kann sie bei manchen Physostomen sekundär wieder als Atmungsorgan dienen, so etwa bei *Arapaima* und *Lepisosteis* (nach DECKERT ET AL. (1991) ein ursprüngliches Merkmal dieser Gruppe). Weitere Aufgaben erfüllt sie im Bereich der Gehörorgane und der Lauterzeugung, letztere vor allem durch von Trommelmuskeln erzeugte Vibrationen der gesamten Schwimmblase, so etwa bei Triglidae und Batrachoididae, die die treffenden deutschen Bezeichnungen “Knurrhähne” und “Froschfische” tragen.

Hinter der Schallaufnahme im Wasser verbirgt sich eine recht interessante Problematik (WEHNER und GEHRING, 1995): Da die Wassertiere in etwa die gleiche Dichte wie das umgebende Medium besitzen, schwingen sie mit den auftreffenden Schallwellen mit, sind als Folge davon sozusagen “akustisch transparent”. Hier übernimmt bei Teleostiern die Schwimmblase als gasförmiges Kompartiment eine zentrale Rolle. Das Problem der Überbrückung der räumlichen Distanz zwischen Schwimmblase und Innenohr wird innerhalb der Fische auf verschiedene Weise gelöst. So besitzen Heringe schlauchförmige Fortsätze der Schwimmblase, Ostariophysi (Karpfenfische und Welse) besitzen hingegen eine Kette von Gehörknöchelchen, den sogenannten WEBER–Apparat, umgebildete Wirbelfortsätze, die eine den Mittelohrknöchelchen der Tetrapoda durchaus vergleichbare Funktion ausüben.

2.2 Entstehung der Lunge

“Wie die Kieme, so ist auch die Lunge der Wirbeltiere ein Derivat des Kiemendarms. Sie entsteht aus einer medioventralen Aussackung am hinteren Ende des Schlundes (Pharynx), die frühzeitig zweilappig wird.” (PENZLIN, 1996) Trotz dessen sie ein Charakteristikum der Tetrapoden ist, kommen Lungen auch bei manchen Fischen vor, so etwa bei den Dipnoi, für die sie sogar namensgebend war, aber auch bei den Crossopterygii, aus denen sich die Landwirbeltiere evolvierten (PENZLIN, 1996), und bei *Polypterus*, jener Gruppe, die insbesondere dadurch Bedeutung erlangt hat, daß sie relativ ursprüngliche Merkmale innerhalb des Taxons Actinopterygii aufzuweisen scheint, weshalb sie auch an deren Basis gestellt wird.

Scheinbar nur ein einziges Mal scheinen Lungen direkt aus Kiemen hervorgegangen zu sein, namentlich bei den Fächerlungen der Spinnen und Skorpione, paarig angeordneter Stapel lamellenförmiger Körpereinstülpungen, die an die Stelle ehemals kiementragender Abdominalextrimitäten treten und von Hämolymphe umspült werden. Da die sehr feinen Strukturen der Kiemen normalerweise an der Luft unweigerlich kollabierten, finden wir hier dicht an

dicht sogenannte Cuticularpfeiler, die der Versteifung dienen und so die Funktionsfähigkeit gewährleisten. (WEHNER und GEHRING, 1995)

Die Lunge der Wirbeltiere ist als differenzierte Aussackung des Vorderdarms im Gegensatz zu den ektodermalen Luftatmungsorganen wirbelloser Tiere, etwa der Tracheen der Insekten, entodermalen Ursprungs und, wie schon im Rahmen der Besprechung der Schwimmblase erwähnt, als dieser homolog zu sehen. Etwas Uneinigkeit herrscht in der Literatur über die Verwendung des Begriffes "Lunge". Während GRZIMEK und LADIGES (1993) von "Fischlungen" spricht, wenn er den gemeinsamen Vorläufer der Schwimmblase und der Tetrapodenlunge meint, findet sich in (HERDER VL., 1983ff.) für dieselbe Struktur die Bezeichnung "Luftsack". Doch trotz dieser begrifflichen Differenzen stimmen beide in ihren Überlegungen zur Evolution der beiden Strukturen Schwimmblase und Tetrapodenlunge überein. Während erstere durch dorsal gerichtete Verlagerung des rechten und unter Reduktion des linken Luftsackes entstanden sein soll, geht das Modell bei der Lunge von einer Verlagerung beider Luftsäcke nach ventral aus. Zudem bleibt die Lunge über einen unpaaren Gang, die Luftröhre oder **Trachea**, die in die beiden Hauptlungenäste (**Bronchien**) übergeht, mit dem Vorderdarm verbunden. Der Vollständigkeit halber sei hier schon erwähnt, daß die Lungen der Vögel sich dadurch auszeichnen, daß hier noch Luftsäcke an die Lungen angegliedert sind, die aber in erster Näherung nicht mit den gleichnamigen Strukturen zu verwechseln sind, aus denen sich die Lunge ursprünglich entwickelt haben soll, auch wenn sie als weitere Ausdifferenzierung derselben im weiteren Sinne mit ihnen in einen Zusammenhang zu bringen sind.

2.3 Evolutive Abwandlungen der Tetrapodenlunge

Während die Lungen der Amphibien, Reptilien und Säugetiere im strömungstechnischen Sinne einen Typ verkörpern — ihnen allen gemeinsam ist die Strömungsumkehr der Luft zwischen Ein- und Ausatmung —, besitzen die Vögel mit ihren ähnlich den Fischkiemen unidirektional durchströmten, durchgehenden Luftkapillaren anstelle blind endigender Alveolen und als Blasebälge wirkenden Luftsäcken den mit Abstand leistungsfähigsten Lungentyp aller Wirbeltiere. Bei einem Vergleich der Effizienz der Luftatmungsorgane im Tierreich werden sie dennoch von den Insekten bei weitem geschlagen, die mit ihren teilweise bis direkt zu den Mitochondrien der Muskelzellen reichenden Tracheolen in Verbindung mit der im Vergleich zu Wasser um ein vielfaches höheren Diffusionsrate in Luft das effektivste Gasaustauschsystem der belebten Natur besitzen, was wiederum wesentlich für die großen Leistungen dieser Tiergruppe verantwortlich sein dürfte.

Zurück zum ersten der beiden Lungentypen der Wirbeltiere, der bei Amphibien, Reptilien und Säugetieren in unterschiedlicher Effektivität ausgeprägt ist. Das wichtigste Merkmal dieses Typs, die Ventilation der respiratorischen Epithelien in **bidirektioneller Wechselströmung** durch Ein- und Ausatmung, wurde soeben angesprochen. Als wichtigste Konsequenz dieser Art der Ventilation ergibt sich unvermeidlich der Verbleib eines gewissen Restvolumens in den luftleitenden Strukturen wie Trachea und Bronchien, die zusammen den sogenannten Totraum bilden. Dies hat ungünstigere Konzentrationsverhältnisse der Luft in der Lunge gegenüber der Außenluft zur Folge. Während die Lunge der Amphibien meist sackartig gestaltet ist, kann man beim Vergleich mit Reptilien- und Säugetierlungen eine zunehmende Komplexität des Aufbaues feststellen. Bei Reptilien sorgen bindegewebige, von Blutgefäßen durchzogene Leisten und Falten für eine stärkere Kammerung der Lunge und dadurch für eine Vergrößerung der Oberfläche der respiratorischen Epithelien, bei Säugetieren kann man gar von einer schwammartigen Struktur als Millionen kleinster Hohlräume, den **Alveoli**, sprechen. Die großen Luftwege innerhalb dieses Schwammwerkes werden als Bronchien bezeichnet. Sie dienen ausschließlich der Luftleitung und nehmen keine respiratorische Funktion wahr. Insbesondere bei Säugetieren können wir eine immer feinere Verzweigung des Systems von Atmungswegen von den Bronchien über die Bronchiolen bis hin zu den Alveolarkanälen verfolgen, die dann schließlich in die blind endigenden Alveoli, die stark

durchbluteten Orte des Gasaustausches, münden. (WEHNER und GEHRING, 1995)

Wie schon angesprochen haben wir mit der **Vogellunge** den leistungsfähigsten Lungentyp der Wirbeltiere vor uns. Ihre anatomischen Besonderheiten seien im Folgenden noch einmal kurz zusammengefaßt: Die erste wichtige Voraussetzung ist die Existenz **durchgehender Luftkapillaren** an Stelle blind endigender Alveolen, die genau wie Fischkiemen unidirektional durchströmt werden. Vordere und hintere **Luftsäcke** wirken dabei als Blasebälge, die die Luft beim Ein- und Ausatmen von vorn nach hinten durch die parallel verlaufenden **Parabronchien** (Lungenpfeifen) treiben und untereinander über rechtwinklig von ihnen abzweigende Luftkapillaren in Verbindung stehen. Als weiterer "Vorteil" gegenüber der Säugerlunge müssen die kürzeren Diffusionswege gelten, der Durchmesser der Luftkapillaren beträgt hier lediglich $5\ \mu\text{m}$, die Diffusionsbarriere Luft-Blutkapillaren $0.1\ \mu\text{m}$ gegenüber $1\ \mu\text{m}$ bei der Säugerlunge. Als direkte Folge dieser so ermöglichten im Vergleich zu den anderen Wirbeltierlungen effizienteren Strömungstechnik ergibt sich die große Ausdauer der Vögel, die sich insbesondere in langen Nonstop-Flügen sowie dem Flug in großen Höhen, in denen sich ein Säugetier kaum noch bewegen könnte, manifestiert. (WEHNER und GEHRING, 1995)

Abschließend zu diesem Vergleich der unterschiedlichen Ausprägung der Lungen innerhalb der Wirbeltiere möchte ich mich STORCH und WELSCH (1997) anschließen, die feststellen, daß "die Lungen selbst [...] sich mit den erhöhten Anforderungen an einen gesteigerten Stoffwechsel [komplizieren]." Das, was wir sehen, wenn wir als Anatom oder als Physiologe die Tiere betrachten, ist, daß es ganz klar Unterschiede im Bau und auch in der Effektivität der Lungen gibt, aber was wir genauso feststellen müssen ist, daß kein Tier, auch nicht der Lurch mit seiner aus unserer Sicht vielleicht noch so ineffektiven Lunge, in seinem natürlichen Lebensraum unter den dort vorherrschenden Bedingungen an Atemnot leidet oder nicht mit seinem ihm eigenen Luftatmungssystem leben kann. Insofern ist das strenge Schema einer Höherentwicklung von einfach zu komplex stark von unseren menschlichen Kriterien geprägt und führt m. E. zuweilen zu einer vorschnellen Beurteilung und einteilung in "primitive" und "höherentwickelte" Tiere. So leben die plethodonten Salamander, die immerhin etwa 70% der rezenten Salamander-Arten stellen, vollkommen ohne Lungen oder Kiemen und atmen ausschließlich über die Haut. "Nevertheless, their common occurrence indicates that the plethodont salamanders are quite successful with what from our viewpoint appears a rather inadequate respiratory apparatus." (SCHMIDT-NIELSEN, 1997)

3 Szenario für den Landgang der Wirbeltiere

Die besondere Bedeutung, die Fragen nach der Herkunft der Wirbeltiere ganz allgemein zukommt, ist ihre zwangsläufige Übertragung auf den Menschen, der sich rein biologisch betrachtet als einstweiliger Höhepunkt einer Entwicklung der gesamten Tierwelt systematisieren läßt. Aus diesem Grund muß sich jede Ansicht über die Entstehung insbesondere der Wirbeltiere zwangsläufig auf das Bild des Menschen von sich selbst auswirken. Diesen Gesichtspunkt sollten wir m. E. immer vor Augen haben, wenn wir uns über unsere eigene Herkunft, welcher Natur auch immer sie sein mag, Gedanken machen. Denn wer den Menschen auf ein reines Zufallsprodukt reduziert, was die gängigen Evolutionstheorien in aller Regel tun, sollte sich auch der Konsequenzen bewußt sein, die das für unser Selbstverständnis hat.

Es sei an dieser Stelle nicht verschwiegen, daß ich persönlich ein sehr zurückhaltendes Verhältnis zur allgemein in der Biologie vorherrschenden Meinung, alles sei evolutiv entstanden, habe. Von diesem Standpunkt aus werde ich mich im folgenden auch bemühen, die Fragestellung nach einem Landgang der Wirbeltiere etwas differenzierter zu betrachten, als es die Aufgabe vielleicht vorsah, und mich weitestgehend einer Wertung der Fakten, wie sie die Literatur nennt, enthalten.

Der Schritt vom Leben im Wasser zu einem Landleben ist zweifellos ein sehr bedeu-

tender Einschnitt, geht doch mit ihm eine grundlegende Umorganisation der wichtigsten Organe einher, seien es nun Atmungs-, Kreislauf- und Exkretionssystem oder Integument, Bewegungsapparat und Skelett, wie WEHNER und GEHRING (1995) aufzählen. Um der Vorstellung davon, welcher Umstellungen ein solcher Übergang bedarf, ein wenig Vorschub zu leisten, möchte ich einleitend auf die grundlegenden physikalischen Unterschiede zwischen Wasser und Luft eingehen, da sie letztendlich den Schlüssel für jegliche Anpassung der Tiere, sei es nun an das Wasser oder an das Land oder gar an beide Medien, wie teilweise bei Amphibien realisiert, darstellen. Des weiteren halte ich es für wichtig, zumindest exemplarisch auf einige Anpassungen an den jeweiligen Lebensraum einzugehen, um dann schließlich das eigentliche Szenario anhand einiger derzeit gängiger Vorstellungen zu entwickeln. Schließen möchte ich mit einer Diskussion ausgewählter Aspekte, die der Modellierung eines solchen Landganges auf verschiedene Art Probleme bereiten könnten.

3.1 Vergleich: Wasser — Luft

Eine wie ich finde sehr erschöpfende, wenn auch auf den ersten Blick vielleicht ein wenig erschlagende Gegenüberstellung der wichtigsten physikalischen Parameter von Wasser und Luft gibt Tab. 1 wieder.

	Water	Air	Ratio: water/air
O ₂ concentration (liter/liter)	0.007	0.209	~ 1:30
Density, ρ (kg/liter)	1.000	0.0013	~ 800:1
Dynamic viscosity, (cP)	1	0.02	50:1
Heat capacity (cal/liter °C)	1000	0.31	~ 3000:1
Heat conductivity (cal/s cm °C)	0.0014	0.000 057	~ 25:1
Diffusion coefficient D_{O_2} (cm ² /s)	0.000 025	0.198	~ 1:8000
Diffusion coefficient D_{CO_2} (cm ² /s)	0.000 018	0.155	~ 1:9000
Diffusion constant, K_{O_2} (cm ² /atm min)	34×10^{-6}	11	~ 1:300 000
Diffusion constant, K_{CO_2} (cm ² /atm min)	850×10^{-6}	9.4	~ 1:11 000
Liters of medium per liter O ₂	143	4.8	~ 30:1
Kilograms of medium per liter O ₂	143	0.0062	~ 23 000:1

Tabelle 1: Comparison of air and water as respiratory medium, SCHMIDT-NIELSEN (1997)

Wesentlich für die weitere Betrachtung ist insbesondere das Verhältnis der Dichten zueinander sowie die Größenordnung des Verhältnisses der Diffusionskonstanten und -koeffizienten sowie der Masse des Mediums bezogen auf ein Liter darin enthaltenen Sauerstoff. Diese Werte spielen insbesondere eine Rolle für das Verständnis der Fortbewegung im jeweiligen Medium sowie der Tragfähigkeit, die sowohl für den Knochenbau als auch für den grundlegenden Aufbau respiratorischer Strukturen von großer Wichtigkeit ist, und sie liefern auch eine Erklärung für den Energieaufwand, den die Tiere im jeweiligen Lebensraum nur für die Atmung aufbringen müssen und der die im Wasser lebenden Tiere in ihrer Aktivität im allgemeinen doch stark einschränkt.

3.2 Anpassungen an das Leben im Wasser

Der allgemein verbreiteten Auffassung zufolge lebten Wirbeltiere ursprünglich ausschließlich im Wasser, eine Vorstellung, die durch den Fossilbefund gestützt zu werden scheint (CZIHAK ET AL., 1996). Als vielleicht augenscheinlichste Merkmale der Anpassung der Fische an ihren Lebensraum Wasser könnten neben der **Fischgestalt** — einem spindelförmigen Körper mit Flossenbildungen, der nach CZIHAK ET AL. (1996) sicherlich unabhängig voneinander bei mehreren frei schwimmenden Vertebratengruppen entstanden ist — die der Fortbewegung dienenden paarigen **Flossen** sowie **Kiemen** als Atmungsorgane genannt werden. Schon bei

ausschließlicher Betrachtung dieses Merkmalskomplexes müssen wir feststellen, daß er für eine Besiedlung des Landes absolut unbrauchbar ist. Zwar stellen die Kiemen aufgrund ihrer Struktur bezogen auf ihre Leistung ein wesentlich effektiveres Gasaustauschersystem dar, als das bei den Lungen der Tetrapoden der Fall ist, doch kann die Zartheit der Strukturen nur dadurch erreicht werden, daß Wasser aufgrund seiner hohen Dichte, die nahezu dem des Fischkörpers entspricht, für starken Auftrieb sorgt, so daß eine Verfestigung der Kiemenfeinstrukturen nur in eingeschränktem Maße notwendig ist. Das Problem der Kiemen an Luft offenbart sich jedem, der einen Fisch aus dem Wasser zieht: Der Fisch erstickt nicht etwa, weil seine Kiemen an sich nicht effektiv genug wären, sondern weil mangels Auftrieb ihre feinen Strukturen kollabieren und die Oberfläche des respiratorischen Epithels dadurch drastisch verringert wird.

Ein weiterer Gesichtspunkt, der mit dem Auftrieb des Wassers zusammenhängt, ist die allgemeine Konstitution des Skeletts. Während ein Fisch keine Verbindung der ventral gelegenen Flossen mit der Wirbelsäule benötigt, ist ein durchgehendes Knochengerüst mit Ansatz der Extremitäten an dieser für alle landlebenden Tiere eine notwendige Voraussetzung, da sie sonst mangels Auftrieb ihr eigenes Gewicht nicht tragen könnten.

Weitere Aspekte einer ganz gezielten Anpassung an das Wasser finden sich etwa bei der Exkretion — Fische scheiden in aller Regel das sehr gut wasserlösliche, aber ebenso hoch toxische Ammoniak (NH_3) als stickstoffhaltiges Endprodukt aus, weshalb sie auch als **ammoniotelische Tiere** bezeichnet werden. Die Exkretion erfolgt dabei diffusiv direkt über Kiemen und Integument in Form von NH_4^+ -Ionen (WEHNER und GEHRING, 1995) —, den Sinnesorganen, hier etwa den besonderen Gegebenheiten für optische, akustische und chemische Reizaufnahme sowie als Sonderbildung die teilweise der Orientierung und innerartlichen Kommunikation (*Mormyridae*, *Gymnotidae*), bei anderen Arten dagegen dem Beuteerwerb und der Verteidigung (*Elektrophorus*, *Torpedo*, *Malapterurus*) dienenden **elektrischen Organe** sowie bei der Kopulation.

Primär wasserlebende Tiere besitzen in aller Regel keine **Kopulationsorgane**, die Spermien werden direkt über die Kloake nach außen abgegeben, wo sie die auf gleiche Weise ins freie Wasser gelangten Eizellen besamen. Doch auch innere Besamung kommt bei diesen Tieren vor, die durch komplizierte Verhaltensweisen auch ohne besondere Kopulationsorgane gesichert ist. Die berühmte Ausnahme von der Regel finden wir dann schließlich bei Haien und einigen wenigen Teleostiern, die sogar Kopulationsorgane besitzen, bei ersteren ein aus zwei Strahlen der paarigen Bauchflossen entstandenes ♂ sogenanntes **Pterygopodium**, bei Teleostiern das **Gonopodium**, Strahlen der unpaaren Analflosse mit gleicher Funktion. (WEHNER und GEHRING, 1995)

Ein weiterer nicht zu vernachlässigender Punkt beim Vergleich der Leistungen von im Wasser lebenden mit Landtieren ist der prozentuale Anteil der Stoffwechselenergie, der aufgewendet werden muß, um die Atmung zu sichern. Wie wir Tab. 1 entnehmen können, ist Wasser im Vergleich zu Luft achthundertfach dichter und besitzt die fünfzigfache Viskosität. Erschwerend kommt noch hinzu, daß die Löslichkeit von Sauerstoff in Wasser gegenüber Luft erheblich geringer ist — alles Faktoren, die die Sauerstoffaufnahme im Wasser erschweren. Welche Auswirkung haben nun diese physikalischen Parameter auf den prozentualen Anteil der nur für die Atmung genutzten Stoffwechselenergie bei Fischen? "Some investigators have suggested that more than 50% of the oxygen obtained by a fish goes into the work of pumping water. This seems quite unrealistic, for an estimate of the mechanical work needed for pumping, can be obtained from the pressure drop across the gills and the volume of water flow. These calculations give figures closer to 1%." (SCHMIDT-NIELSEN, 1997). Für andere Fische wurden Werte zwischen 3 und 5% gemessen. Sollten diese doch recht niedrigen Werte richtig sein, bleibt nur die Erklärung, daß die Kiemen bedingt durch ihre Anatomie trotz der physikalischen Gegebenheiten des Wassers einen sehr hohen Grad der Perfektion und Leistungsfähigkeit verkörpern.

3.3 Anpassungen an das Landleben

Neben den schon angesprochenen Faktoren des Auftriebs, der Dichte und Diffusionsgeschwindigkeit sowie des Sauerstoffgehaltes, die allesamt mehr auf den Vergleich der Wasser- und Luftatmung abzielen, sind für das Verständnis der Anpassungen der Landwirbeltiere an ihren Lebensraum noch weitere Faktoren von Bedeutung. Genannt seien an dieser Stelle nur die im Vergleich zum Wasser erhebliche Strahlenexposition durch kosmische Strahlung sowie die ständige Gefahr der Austrocknung.

Als Paradebeispiele für einen Übergang vom Wasser- zum Landleben werden oft die Amphibien angeführt, da sie, wie ihr Name schon sagt, sowohl im Wasser als auch an Land "zu Hause" sind. Doch sollten wir nie aus den Augen verlieren, daß auch die Amphibien mit ihrer wenn auch für Wirbeltiere einzigartigen Metamorphose eine sehr spezialisierte Tiergruppe darstellen, die an ihren spezifischen Lebensraum bestens angepaßt sind. Natürlich betonen die Evolutionstheoretiker immer wieder, wir könnten nicht die rezenten Arten ansehen und von diesen ausgehend ohne weiteres auf ihre Ahnen schließen, da alle von uns in ihrem Lebensraum untersuchbaren Tiere ohne Zweifel an diesen angepaßt sind, aber ich möchte doch an dieser Stelle trotzdem anmerken, daß wohl doch meist, und sei es aus Gründen der Vorstellungskraft, zumindest unbewußt genau dieser Schritt vollzogen wird, den Haeckel, auch wenn er selbst die Gefahr der Suggestivkraft dieser Formulierung sah und davor warnte, gewissermaßen als Leitmotiv — "Die Ontogenese wiederholt die Phylogenese" — zusammenfaßte.

"Die meisten diagnostischen Merkmale der Amphibien stehen mit der neuen terrestrischen Lebens- und Fortbewegungsweise in Zusammenhang, die notwendige Umkonstruktionen im Atmungs-, Kreislauf- und Exkretionssystem, im Integument, Bewegungsapparat und damit Skelettsystem nach sich zog." (WEHNER und GEHRING, 1995) Unbestreitbar ist der rein morphologisch-physiologische Teil dieser Aussage, den wir jederzeit nachprüfen können, mehr oder weniger interpretatorischen Charakter möchte ich dagegen der Aussage zuweisen, es handele sich hierbei um eine neue Lebens- und Fortbewegungsweise. Sicherlich spricht manches für eine solche Interpretation, und was wichtiger ist, ausgehend von einer solchen Betrachtungsweise läßt sich ein auf den ersten Blick sogar relativ widerspruchsfreies System der Herkunft der Tiere konstruieren, aber es bleibt ein System, das Hinterfragungen standhalten muß und sich nicht vor diesen verschließen sollte.

Drei Aspekte der Anpassung an das Landleben seien im folgenden kurz noch einmal angesprochen, namentlich die **Anatomie des Skeletts**, das Integument und die Kopulationsorgane. Der Beckengürtel der Amphibien ist im Gegensatz zu dem der Fische mit den Querfortsätzen der Sacralwirbel fest verbunden, woraus eine hohe Stabilität des gesamten Körpers resultiert, da auftretende Kräfte über die Wirbelsäule auf den ganzen Körper übertragen werden können. In der Interpretation von WEHNER und GEHRING (1995) "ermöglicht die Entwicklung beweglicher Hebelsysteme (Extremitäten [...]) mitsamt entsprechenden Umkonstruktionen des Muskelsystems ganz neue Arten der Lokomotion", und ohne Zweifel gehört die Tetrapodenextremität mit ihrer unbestreitbaren Bedeutung für die gesamte Motorik auch zum Grundmuster dieser Tiergruppe.

Das **Integument** als äußere Körperhülle erfüllt in erster Linie die Aufgabe des Schutzes vor Austrocknung sowie vor dem Eindringen von Krankheitserregern, aber auch vor zu hoher Strahlenbelastung, die sich schädigend auf das Erbgut und damit auf die gesamten Körperfunktionen auswirken könnte. Bei den Amphibien begegnet es uns als nackte Haut, die mit einer Vielzahl mehrzelliger epidermaler Schleim- und Giftdrüsen übersät ist, die, tief in die Epidermis eingesenkt, mit ihren Sekreten einen Austrocknungs- und Infektionsschutz gewährleisten. Weitere, hier nur mit WEHNER und GEHRING (1995) angesprochene Funktionen des Integuments sind die Thermo- und Osmoregulation, die Respiration, die Rezeption sowie die Bedeutung als Signalgeber für intra- und interspezifische Kommunikation, etwa durch optische Muster oder Pheromonsignale.

Im Gegensatz zu den primär wasserlebenden Wirbeltieren besitzen die Tetrapoden als ♂

Begattungsorgan einen Penis, der embryonal als Derivat der Kloake entsteht. Während er bei Eidechsen und Schlangen paarig auftritt, finden wir ihn bei Krokodilen und Schildkröten als unpaare Ausbildung. Innerhalb der Vögel tritt ein Penis nur bei Straußen und Enten auf, die übrigen Vögel pressen während der Kopulation ihre Kloaken aneinander und umgehen so durch spezifisches Verhalten die Notwendigkeit eines Kopulationsorgans. Kommen wir abschließend noch zu den Säugetieren: Deren Penis “entwickelt sich unter dem Einfluß androgener Sexualhormone aus einem undifferenzierten Geschlechtshöcker, der im weiblichen Geschlecht zur Clitoris wird.” (WEHNER und GEHRING, 1995)

Zur Erklärung des aus menschlicher Sicht viel breiteren Leistungsspektrums der Landfauna im Vergleich zur Fauna des Wassers wird zuweilen das Argument herangezogen, daß die Tiere, nachdem sie den Übergang zum Landleben vollzogen hatten, aufgrund des wesentlich geringeren Aufwandes für die Bereitstellung des Sauerstoffs freie Ressourcen für die Entwicklung anderer biologischer Leistungen hatten. (WEHNER und GEHRING, 1995)

3.4 Zeitliche Einordnung eines hypothetischen Landganges

Allgemein wird der hypothetische Landgang der Wirbeltiere in die Zeit des **Devon**, also vor etwa 350 (CZIHAK ET AL., 1996) bis 400 Millionen Jahren (WEHNER und GEHRING, 1995), gelegt. Folgt man CARROLL (1997), der in *Eusthenopteron* und *Acanthostega* die hypothetischen Endpunkte eines Übergangs vom Fisch zum Amphibium sieht, und nimmt man für diese beiden Species ein Alter von etwa 377 Millionen Jahren für *Eusthenopteron* und 363 Millionen Jahren für *Acanthostega* an, ergibt sich daraus alles in allem ein Zeitraum von etwa 15 Millionen Jahren für diesen Vorgang. Eine Diskussion dieser Zahlen muß hier mangels weiterer Vergleichsdaten unterbleiben.

3.5 Das Szenario

Für den groben Überblick möchte ich mich in meiner Darstellung der eigentlichen Vorgänge während eines Überganges vom wasserlebenden Fisch zum landlebenden Amphibium, insofern diese Taxa hier überhaupt verwendbar sind, zunächst im wesentlichen auf CZIHAK ET AL. (1996) stützen. Diese sprechen die *Crossopterygii*³, die Quastenflosser, als entscheidende Fischgruppe für die Erschließung des Landlebens durch die Wirbeltiere an, von der aus die Evolution der Tetrapoda ihren Ausgang nahm, wie reiches Fossilmaterial zu belegen scheint.

Der Lebensraum dieser Tiere waren relativ kleine und flache Süßwassertümpel, in denen dank der tropischen Klimabedingungen Mangel an gelöstem Sauerstoff herrschte und die gelegentlich austrockneten. Aus diesen Gegebenheiten heraus soll sich die **Fischlunge**, die homolog der Tetrapodenlunge ist, als Organ zur Aufnahme atmosphärischen Sauerstoffs durch und nach Luftschnappen entwickelt haben, wie schon bei der Evolution von Lunge und Schwimmblase diskutiert. Diese zusätzlich zur Kiemenatmung entstehende Aufnahmemöglichkeit für Sauerstoff entfaltete gemäß gängiger Theorien unter den speziellen Bedingungen des Lebensraumes ihre positive Selektionswirkung.

Weitere Anpassungen, die ebenfalls günstigen Einfluß auf die weitere Entwicklung gehabt haben sollen, sind zum einen die **Choanen**, innere Nasenöffnungen, die die Atmung durch die Nase ermöglichen und die zudem die schöne Eigenschaft besitzen, im Fossilmaterial in aller Regel erkennbar zu sein, auch wenn die Zuordnung einer Funktion ausschließlich anhand eines toten Skeletts immer einen gewissen Unsicherheitsfaktor in sich birgt, sowie das **Kriechen auf dem Grund**, das offensichtlich in den flachen Wohngewässern wesentlich wichtiger als Schwimmen im freien Wasser war. Als Anpassungen daran werden die Flossen mit muskulöser Basis und das stark verknöcherte Skelett interpretiert.

³im System nach Abb. 1 taucht das Taxon *Crossopterygii* nicht auf, da sich rezent dahinter ausschließlich *Latimeria* verbirgt.

Die Herausbildung von Fischlunge und Muskelextremitäten ist schließlich nach Auffassung von CZIHAK ET AL. (1996) der Schlüssel zum Landleben, da sie wahrscheinlich die Fortbewegung über das Land, wenn auch vorerst nur über kurze Strecken, bei Austrocknen der Wohngewässer ermöglicht haben soll. Als ursprünglichste und demzufolge älteste fossil nachgewiesene Wirbeltiere mit typischen Laufextremitäten gelten die Ichthyostegalia aus dem Devon Ostgrönlands, die typische Übergangsformen zwischen Crossopterygiern und Amphibien darstellen (CZIHAK ET AL., 1996).

Wesentlich weiter ins Detail geht CARROLL (1997): “The transition occurred between a particular group of lobe-finned fish, the osteolepiforms, which uniquely share with land vertebrates the possession of internal nostrils surrounded by the dermal bones of the palate and the marginal toothbearing bones of the skull.” Als die beiden Endpunkte dieser Entwicklung sieht er, wie schon angesprochen, *Eusthenopteron* und *Acanthostega*, wobei letzterer normalerweise als Leitfossil für die Entwicklung eines Grundmusters früher Tetrapoden gewählt wird und entsprechend gut erforscht ist. Von 145 Veränderungen anatomischer Details, die CARROLL zwischen beiden Species feststellt, seien alleine 91 in Zusammenhang mit der Adaptation an das Landleben zu sehen. Doch trotz dieser stattlichen Zahl an Veränderungen bleibt im Großen und Ganzen eine relativ große Ähnlichkeit zwischen beiden Gruppen erhalten: “Changes in the dermal bones of the skull were primarily associated with consolidation of the areas of the snout, cheek, and skull table that articulated with one another in primitive osteolepiforms, and the loss of a number of small bones that had been undergoing reduction since earlier in the Devonian.”

3.6 Diskussion: Mit einem Landgang verbundene Probleme

Wie schon bei der Diskussion der Merkmale der Anpassung an den Lebensraum Wasser angeführt, sind der Fortbewegung dienende paarige Flossen sowie Kiemen als Atmungsorgane für eine Besiedlung des Landes denkbar ungeeignet, ja sie ist sogar gänzlich unmöglich. Ein Vorgang von solch ungeheurer Tragweite und Komplexität wie der Übergang vom Leben im Wasser zum Landleben setzt vorausgehende Anpassungen der Tiere an den neuen Lebensraum voraus, in der Sprache der Evolutionstheoretiker **Präadaptationen** oder Prädispositionen genannt. Sie müssen bei jedem einschneidenden Wechsel des Lebensraumes gegeben sein und bestehen aus einem Komplex von Schlüsselmerkmalen, die die Erschließung des neuen Lebensraumes ermöglichen. Diese **additive Typogenese** erfolgt in kleinen Schritten noch im alten Lebensraum, und zwar auch hier nach den strengen Regeln der Selektionstheorie. Das erfordert den Kunstgriff bei der Erklärung dieser “Voraus Anpassungen”, sie zwar einerseits als normale (Post-)Adaptationen im gegebenen Lebensraum zu deklarieren, ihnen aber gleichzeitig zuzusprechen, rein zufällig günstige Voraussetzungen für den neuen Lebensraum zu schaffen.

Inwieweit man dieser Interpretation glauben schenken möchte, sei jedem selbst überlassen, es bleibt jedenfalls nach wie vor, trotz intensiver Bemühungen und vieler teilweise faszinierender Modelle zur Erklärung dieser und gerade dieser Anpassungsschritte, ein für uns unvorstellbarer Vorgang, der sich vor allem, und das ist m. E. ein sehr schwerwiegender Punkt für die Evolution als eine wissenschaftliche Theorie, nicht im geringsten über Experimente verifizieren oder falsifizieren läßt.

3.7 Fazit

Über die **Bedeutung der Evolution des Tetrapodentums** führen CZIHAK ET AL. (1996) aus, daß die Erschließung einer ökologischen Zone, die bislang von Vertebraten ungenutzt war, eine wiederholte und umfängliche adaptive Radiation ermöglichte, als deren Ergebnis wir die uns mehr oder weniger bekannte Aufspaltung der Tetrapoden in nach alter Systematik vier Hauptgruppen und viele weitere Untergruppen, jedenfalls unbestreitbar eine unüberschaubare Vielzahl unterschiedlicher Species zu betrachten haben. Es handele sich hierbei

um “eine transspezifische Evolution großen Ausmaßes, die in reichlich 300 Millionen Jahren bis zum Menschen geführt hat.”

Wie gezeigt, kann ein Landgang der Wirbeltiere innerhalb der Evolution durchaus beschrieben und begründet werden; einer Interpretation, wie sie etwa CARROLL vornimmt, wenn er feststellt: “Without the presence of stout endochondrial supports in the paired fins of demersal osteolepiforms, the history of land vertebrates would have been very different — or they might never have arisen” (CARROLL, 1997, p. 302), die also den Menschen als reines Produkt des Zufalls darstellt, kann ich mich jedoch nicht anschließen. Wir sollten vielleicht zuweilen vorher überlegen, welche Auswirkungen derartige “Erkenntnisse” auf unser Menschenbild haben, bevor wir sie als Faktum propagieren, obwohl es sich dabei nur um eine mehr oder weniger unbeweisbare Theorie handelt, die damit dem Kriterium POPPERS nach der Falsifizierbarkeit als wichtigste Voraussetzung für jede gute Theorie nicht entspricht.

Literatur

- CARROLL, R. L. (1997): *Patterns and Processes of Vertebrate Evolution* (Cambridge University Press, Cambridge), cambridge paleobiology series 2 Aufl.
- COLEMAN; HEJNOL; LANGE; LUNDBERG; OHL; RICHTER und SCHOLTZ (2000): *VL Morphologie, Phylogenie und Systematik der Tiere, WS 1999/2000*
- CZIHAK, G.; H. LANGER und H. ZIEGLER, Hg. (1996): *Biologie. Ein Lehrbuch* (Springer, Berlin Heidelberg), sechste Aufl.
- DECKERT; DECKERT; FREYTAG; GÜNTHER; PETERS und STERBA (1991): *Urania Tierreich*, Bd. Fische, Lurche, Kriechtiere (Urania Verlag, Leipzig, Jena, Berlin)
- GRZIMEK, B. und W. LADIGES, Hg. (1993): *Grzimeks Tierleben*, Bd. Fische 2, Lurche (dtv, München)
- HERDER VL., Hg. (1983ff.): *Lexikon der Biologie* (Herder und Spektrum Akad. Verl., Freiburg und Heidelberg)
- PENZLIN, H. (1996): *Lehrbuch der Tierphysiologie* (G. Fischer, Jena, Stuttgart), 6. Aufl.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1997): *Animal Physiology. Adaption and environment* (Cambridge University Press, Cambridge), 5. Aufl.
- STORCH, V. und U. WELSCH (1994): *Kurzes Lehrbuch der Zoologie* (Gustav Fischer, Jena)
- (1996): *Kükenthals Zoologisches Praktikum* (Gustav Fischer, Stuttgart, Jena etc.), 22. Aufl.
- (1997): *Systematische Zoologie* (Gustav Fischer, Jena)
- WEHNER, R. und W. GEHRING (1995): *Zoologie* (Thieme, Stuttgart, New York), 23. Aufl.