

Als Fische laufen lernten – Die Evolution des Landgangs (Von Luca bis Eva Teil 14)

Wie gelangten die aquatischen Wirbeltiere an Land und wurden zu vierbeinigen Landtieren, den Tetrapoden? Dieses Thema fasziniert Paläontologen und Biologen seit über einem Jahrhundert, und natürlich gab es viele Kontroversen und viele Fehlvorstellungen. Eine der bekanntesten – und tatsächlich falschesten – Bilder ist die Vorstellung eines Fisches, der mit seinen Flossen aus dem Wasser an Land kriecht und die typischen Tetrapodenmerkmale, allen voran die Gliedmaßen, an Land entwickelte.

Dramatische neue Entdeckungen in den letzten Jahrzehnten haben aber die Vorstellungen von diesem Übergang völlig revolutioniert. Auch wenn längst nicht jede Frage restlos geklärt ist, so haben wir wichtige Erkenntnisse über diesen evolutionären Übergang gewonnen.¹

¹ Eine Reihe an Literatur befasst sich mit der Evolution des Landgangs der Wirbeltiere. Folgende Lehrbücher bzw. Kapitel dienen als Orientierung, während in den folgenden Fußnoten nur noch auf Spezialliteratur zu einzelnen Fragestellungen verwiesen wird:

- Benton, M (2015). Vertebrate Paleontology. Wiley Blackwell, 4th edition, Kapitel 4 „early tetrapods and amphibians“.
- Benton, M (2020; Hrsg). Cowens's History of Life. Wiley Blackwell, 6th edition, Kapitel 8 „Leaving the water“
- Benton, M, Harper, D (2020): Introduction to Paleobiology and the Fossil Record. Wiley. Kapitel 16 „Fishes and basal tetrapods“.
- Clack, JA (2002). Gaining Ground: The Origin and Early Evolution of Tetrapods. Bloomington: Indiana University Press.
- Clack, JA (2009). The Fish–Tetrapod Transition: New Fossils and Interpretations. *Evo Edu Outreach* 2, 213–223. <https://doi.org/10.1007/s12052-009-0119-2>
- Hall, BK (2007, Hrsg): Fins into limbs. Evolution, Development, and Transformation. University of Chicago Press, besonders „Part I Evolution“
- Kardong, K (2009). Vertebrates Comparative Anatomy, Function, Evolution; fifth edition. Kapitel 3 „The Vertebrate Story“.
- Laurin, M (2010). How Vertebrates Left the Water. University of California Press, Berkeley.
- Long, JA (2010). The Rise of Fishes (2nd ed.). Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Prothero, D (2013). Bringing Fossils to Life: An Introduction to Paleobiology. 3rd ed. New York: Columbia University Press, Kapitel 17: „Dry Bones. Vertebrates and their relatives“.
- Prothero, D (2017). Evolution – What the Fossils say and why it matters. Second edition. New York: Columbia University Press, Kapitel 10: „Fish out of water“
- Prothero, D (2021). The Evolving Earth. Oxford University Press, Kapitel 17: „Fishes and basal tetrapods“
- Prothero, D (2022). Vertebrate Evolution. CRC Press, Kapitel 4 “Primitive Gnathostomes”, Kapitel 6: „The transition to land. The Tetrapods“
- Shubin, N (2008). Your Inner Fish: A Journey into the 3.5 Billion History of the Human Body. Pantheon, New York.
- Oschmann, W (2018). Leben der Vorzeit. Kapitel 30: „Gnathostomata und Amphibien“
- Zimmer, C (1998). At the Water's Edge: Macroevolution and the Transformation of Life. New York: Free Press

Amphibien?

Bevor wir diesen Übergang im Detail besprechen, müssen einige semantische Fragen geklärt werden. Das alte Linné'sche System der Tierklassifizierung teilte die Wirbeltiere in mehrere Gruppen ein: „Fische“, „Amphibien“, „Reptilien“ und so weiter. Uns allen wird von klein auf beigebracht, dass Amphibien (wie Frösche und Salamander) Tiere sind, die sowohl im Wasser als auch an Land leben. Im Rahmen der modernen phylogenetischen Klassifizierung müssen natürliche Gruppen jedoch alle ihre Nachkommen umfassen. Die Abstammungslinie, die zu den Reptilien führt, entwickelte sich aus einer anderen Gruppe von Amphibien als die heutigen Frösche und Salamander. Daher müssen Amphibien entweder alle Tetrapoden umfassen, oder Amphibien sind keine monophyletische Gruppe. Um dieses Problem zu umgehen, verwenden die meisten modernen kladistischen Klassifizierungssysteme nicht mehr das veraltete Wort „Amphibien“, sondern stattdessen die natürliche monophyletische Gruppe, die als Tetrapoden bekannt ist (alle vierbeinigen Landwirbeltiere). Die heute lebenden Amphibien, Frösche und Salamander sind nur eine Teilgruppe und werden als Lissamphibia von den anderen abgegrenzt.² Es gab eine enorme Vielfalt an Stammgruppen innerhalb der Tetrapoden, die näher oder entfernter mit den Lissamphibia verwandt sind. Die wohl nächsten Verwandten der Lissamphibia sind die Temnospondyli, die sich im späten Karbon vor etwa 330 Mio. Jahren entwickelten und in der frühen Kreidezeit vor ca. 120 Mio. Jahren ausstarben.

Ihre Lebensgeschichte ist gut erforscht, da Fossilien aus dem Larvenstadium, der Metamorphose und dem Erwachsenenalter bekannt sind. Die meisten Temnospondyli waren halb aquatisch, obwohl einige fast vollständig an Land lebten und nur zur Fortpflanzung ins Wasser zurückkehrten. Sie gehörten zu den ersten Wirbeltieren, die sich vollständig an das Leben an Land angepasst hatten. Obwohl Temnospondyli mit den Lissamphibia nah verwandt sind, wiesen viele Merkmale wie Schuppen und große panzerartige Knochenplatten (Osteoderme) auf, die sie im Allgemeinen von den modernen schuppenlosen Lissamphibia unterscheiden.

Die ältesten nachgewiesenen Lissamphibia stammen aus der Trias und gehören zur Gattung *Triadobatrachus*, die in Madagaskar entdeckt wurde.³ *Triadobatrachus* sieht zwar aus wie ein Frosch, hatte jedoch noch nicht den verkürzten Rumpf, die reduzierte Anzahl an Wirbeln, die

² Zur Phylogenie der Tetrapoda siehe:

- Anderson, JS (2008). Focal Review: The Origin(s) of Modern Amphibians. *Evolutionary Biology*. 35(4):231–247. <https://link.springer.com/article/10.1007/s11692-008-9044-5>
- Carroll, RL (2007). The Palaeozoic Ancestry of Salamanders, Frogs and Caecilians. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 150(s1):1–140. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2007.00246.x>
- Coates, MI et al. (2008). Ever Since Owen: Changing Perspectives on the Early Evolution of Tetrapods. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39(1):571–592. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095546>
- Frobisch, NB, Schoch, RR (2009). Testing the Impact of Miniaturization on Phylogeny: Paleozoic Dissorophoid Amphibians. *Systematic Biology*. 58(3):312–327. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syp029>
- Laurin, M (2002). Tetrapod Phylogeny, Amphibian Origins, and the Definition of the Name Tetrapoda. *Systematic Biology*. 51(2):364–369. <https://doi.org/10.1080/10635150252899815>
- Laurin, M et al. (2000). Early tetrapod evolution. *Trends in Ecology & Evolution*. 15(3):118–123. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01780-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01780-2)
- Ruta, M et al. (2003). Early tetrapod relationships revisited. *Biological Reviews*. 78(2):251–345. <https://doi.org/10.1017/S1464793102006103>
- Sigurdsen, T, Green, DM (2011). The origin of modern amphibians: a re-evaluation. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 162(2):457–469 <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2010.00683.x>

³ Ascarrunz, E et al. (2016). *Triadobatrachus massinoti*, the earliest known lissamphibian (Vertebrata: Tetrapoda) re-examined by µCT-Scan, and the evolution of trunk length in batrachians" *Contributions to Zoology*. 58 (2): 201–234. https://brill.com/view/journals/ctoz/85/2/article-p201_4.xml

langen Hüftknochen und die extrem langen Sprungbeine, die moderne Frösche aufweisen. Kurz gesagt stellt er den evolutionären Übergang hin zu den Froschlurchen dar. Aus dem Perm ist sogar die Gattung *Gerobatrachus*, der sowohl Merkmale der Schwanzlurche und Froschlurche vereint und in der Pop-Literatur als Frogamander bezeichnet wird.⁴ Es hatte einen langen Schwanz und einen salamanderähnlichen Körper, aber sein Kopf ist kurz und hat eine abgerundete Schnauze wie ein Frosch. Außerdem hatte es große Augen und große Trommelfelle, wie man sie bei Fröschen, nicht aber bei Salamandern findet. Am wichtigsten ist jedoch, dass seine Zähne auf winzigen Sockeln mit einer deutlichen Basis am Kiefer befestigt sind, ein Merkmal, das die Lissamphibia als natürliche Gruppe definiert. Weitere Stammgruppenvertreter der Tetrapoden sind die Lepospondyli, deren genaue phylogenetische Position unsicher ist und sie manchmal eher in die Verwandtschaft der Temnospondyli-Lissamphibia-Linie gestellt werden oder zu den Amnioten, die alle weiteren Landwirbeltiere, inklusive uns, umfassen. Und dann gibt es noch eine paraphyletische Gruppe, die „Anthracosaurier“, Tetrapoden, die die Schwestergruppe der Amnioten sind, die alle weiteren Landwirbeltiere, inklusive uns, umfassen und die wir in einer anderen Episode behandeln werden. Sie weisen nicht die Merkmale auf, Amnioten definieren, weshalb Paläontologen sie traditionell zusammen mit den anderen Tetrapoden, die keine Amnioten sind, als Stamm-Tetrapoden bezeichnen.

Aber damit nicht genug, einige Gruppen, die wir als Fische deklarieren würden, sind mit den Tetrapoden näher verwandt als mit anderen Fischen. Die Sarcopterygii, die Fleischflosser, sind eine der Hauptäste innerhalb der Knochenfische. Die Sacropterygii spalten sich in zwei Hauptkladen, die Actinistia, welche die Quastenflosser umfassen und die Rhipidistia.⁵ Letztere teilen sich in die Dipnomorpha, zu denen die Lungenfische gehören und die Tetrapodomorpha. Zu den Tetrapodomorpha gehören neben den Tetrapoden und den Stamm-Tetrapoden eine Reihe an fischartigen Organismen, die den Übergang zwischen der aquatischen und terrestrischen Lebensweise vermitteln. Innerhalb der Tetrapodomorpha sind die Tetrapoden, neben vielen anderen Evolutionslinien innerhalb der Stegocephalia zu finden, die sich dadurch kennzeichnet, dass sie statt Flossenstrahlen Finger und Zehen haben. Der offensichtlichste Übergang ist hierbei der Übergang von Flossen in richtige Beine.

Der entscheidende Schritt in der Tetrapodenevolution war die Umwandlung der Flossen der Sarcopterygii in die Laufbeine der Landwirbeltiere. Es wird also Zeit, sich die Flossen näher anzusehen.

⁴ Anderson, JS et al. (2008). A stem batrachian from the Early Permian of Texas and the origin of frogs and salamanders. *Nature*. 453 (7194): 515–518. <https://www.nature.com/articles/nature06865>

⁵ Siehe:

- Ferrante, C, Cavin, L (2025). A deep dive into the coelacanth phylogeny. *PLOS ONE*. 20(6):e0320214. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC12143573/>
- Swartz, B (2012). A marine stem-tetrapod from the Devonian of Western North America. *PLOS ONE*. 7(3):e33683. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC3308997/>
- Toriño, P et al. (2021). A comprehensive phylogenetic analysis of coelacanth fishes (Sarcopterygii, Actinistia) with comments on the composition of the Mawsoniidae and Latimeriidae: evaluating old and new methodological challenges and constraints. *Historical Biology*. 33(12):3423–3443. <https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1867982>
- Zhu, M et al. (2012). Earliest known coelacanth skull extends the range of anatomically modern coelacanths to the Early Devonian. *Nature Communications*. 3(1):772. <https://www.nature.com/articles/ncomms1764>

Flossen⁶

Die unpaarigen Flossen, z. B. die Schwanz- und Rückenflosse, sind evolutionär aus dem Flossensaum entstanden sind, der neben der Chorda die horizontale Schlangelbewegung zusätzlich stabilisierte. Was ist aber mit den beweglichen paarigen Brust- und Bauchflossen? Beginnen wir hier mit der Frage, warum Fische überhaupt vier bewegliche Flossen haben. Zufall? Nein, es hat konstruktionsbedingte Gründe. Betrachten wir hierfür als Vergleich technische Geräte, die sich im Wasser oder in der Luft fortbewegen: Wir finden bei U-Booten und Flugzeugen ebenfalls zwei Paar horizontale Tragflächen. Aus ingenieurtechnischer Sicht sind zwei horizontale Tragflächen notwendig, um während der Fortbewegung die Lage des Körpers im Raum zu stabilisieren. Die Tragflächen eines Flugzeuges halten es (bei hinreichender Geschwindigkeit) in der Luft. Das U-Boot ist im Wasser schwerelos, sodass die Tragflächen klein sein können. Die vorderen und hinteren Seitenruder stabilisieren seine Schwimmklage im Wasser, insbesondere bei niedrigen Geschwindigkeiten und beim Verlangsamen der Fahrgeschwindigkeit. Wenden wir diese Erkenntnisse nun auf Fische an: Der Fisch ist im Wasser ebenfalls schwerelos. Das vordere Flossenpaar dient zur Steuerung und Lagestabilisierung, das hintere Flossenpaar dient auch der Lagestabilisierung und es verhindert zudem beim Abmindern der Schwimmgeschwindigkeit ein Ausbrechen des Rumpfes nach unten oder nach oben. Ein solches Ausbrechen des Körpers ist bei einer Fischkonstruktion vor allem deshalb zu befürchten, weil die Brustflossen in der Regel unterhalb der Körpermitte und damit unterhalb des Massenschwerpunktes sitzen. Die Tatsache, dass Fische zwei Paar Flossen haben, ist somit ingenieurtechnisch begründbar, weil das koordinierte Schwimmen solcher Konstruktionen im Wasser eben nur auf diese Weise zu bewerkstelligen ist. Die Erklärung für die evolutionäre Entstehung dieser zwei Flossenpaare ist zusätzlich auf der biologischen Ebene zu finden: mit der Entstehung der Kiefer.

⁶ Konstruktionsmorphologische Arbeiten zur Entstehung der Flossen siehe:

- Gudo, M (2007). Die Evolution der Tiere. Querschnitte Materialien für Unterrichtsvorbereitung und Selbststudium. Frankfurt a. M.
- Gudo, M (2008). Die Evolution der schwimmenden Vierfüßer - Parallelentwicklungen für die Fortbewegung im Wasser. Querschnitte Materialien für Unterrichtsvorbereitung und Selbststudium. Frankfurt a. M.
- Gutmann, WF (1967). Das Dermalskelett der fossilen "Panzerfische" funktionell und phylogenetisch interpretiert. *Senckenbergiana leth.* 48:277 - 283
- Gutmann, WF (1968). Die funktionelle Beziehung von Achsenskelett- und Stamm-Muskel-Apparat der fischartigen Vertebraten. *Senckenbergiana biol.* 49(3/4):265 – 272
- Gutmann, WF (1969). Die phylogenetische Entstehung von Chorda, Seitenplatten und Somiten. *Senckenbergiana biol.* 50(1/2):107 – 124, Frankfurt am Main
- Gutmann, WF (1969). Die Entstehung des Vertebraten-Kopfes, ein phylogenetisches Modell. *Senckenbergiana biol.* 50(5/6):433 - 471, Frankfurt am Main
- Gutmann, WF (1971). Die Verfestigung des Gefüges und die zunehmend direkte Kraftübertragung im Bewegungsapparat der Cranioten. *Senckenbergiana biol.* 52(1/2):151 – 169, Frankfurt am Main
- Gutmann, WF (1975). Das Schuppenhemd der niederen Wirbeltiere und seine mechanische Bedeutung. *Natur und Museum* 105(6):169 - 185
- Gutmann, WF (1977). Die Entstehung des Konstruktionsplans der Wirbeltiere. *MNU* 4, 207 – 215
- Gutmann, WF (1983). Die Entstehung des Dermalskelettes: Biomechanische Grundbedingungen des fossilen Schuppenpanzers. *Senckenbergiana lethaea* 64(2/4):179 - 197, Frankfurt am Main
- Herkner, B (1991). Neue Betrachtungen zur Chordatenevolution, *Natur und Museum*, 121(7):193 – 203, Frankfurt am Main
- Herkner, B (1993). Biomechanische Rekonstruktion der Flossenevolution. *Natur und Museum* 123(7):189 - 203, Frankfurt am Main
- Stephens, TD (1983). Parameters establishing the location and nature of the tetrapod limb. In: Fallon, JF, Caplan, AI (Hrsg.). *Limb development and regeneration. Part A.*: 3 - 12, Alan R. Liss, New York

Die Entwicklung der Kiefer ermöglichte einen enormen Vorteil: den Übergang von mikroskopischer zu makroskopischer Nahrung; das Festhalten von Beutetieren wurde möglich. Es musste jedoch gewährleistet werden, dass aktive Steuervorrichtungen durch bewegliche Paarflossen vorhanden waren, um die Kiefer in eine Raumposition zu bringen, in der sie Nahrungsobjekte packen konnten. Der mit Kiefern besetzte Kopf musste also mit wenig Kraftaufwand beweglich sein, ohne dass dafür der ganze Körper neu ausgerichtet werden muss. Solch eine Positionsveränderung kann durch eine Biegung des Kopfes entstehen. Dies erfordert aber einen Kraftaufwand und ein steuerndes Einwirken des Rumpfes, der einen Widerstand für die Kopfbiegung bieten muss. Hierfür sind Steuervorrichtungen hinter dem Kopf eine Ökonomisierung solcher Positionsveränderungen. Dies stellt den Beginn der paarigen Brust- und Bauchflossen dar. Bei einem länglichen Fischkörper bildet der Gesamtkörper mit den bereits sehr früh entstandenen bauchseitigen und rückenseitigen Flossensaumen die Vorform eines solchen in Kopfnähe befindlichen Steuerorgans. Die Positionierung des Kopfes wird umso effizienter, je größer der von dem Steuerorgan gebotene Widerstand gegen das Wasser ist. Eine Vergrößerung des bestehenden Flossensaumes kurz hinter dem Kopf stellt somit eine einfache aber effiziente Veränderung dar. Für die Stabilisierung des Rumpfes sorgt das Dermalskelett und hält ihn in hochovaler Form, welches die günstigste Körperform für seitliches Schlangeln ist. Mit der zunehmenden Spezialisierung bilden sich bis in den Vorderkörper-Bereich seitliche Falten, die eine Stabilisierung durch Schuppen und innere Knorpelgebilde entwickelten. So konnten Muskeln des Körperstamms auf diese Steuereinrichtungen übergreifen und kleinere Steuerbewegungen besorgen. Dies entlastete den Rumpf, der nicht mehr jede Gesamtbiegung des Körpers bewirken musste. Eine Steigerung der Steuerleistung war möglich, wenn sich diese seitlichen Falten und versteiften Bildungen in einzelne Paarflossen zerlegten, die eine enge Basis besaßen. So konnte jede Flosse einzeln bewegt werden. Da für die Optimierung der Schlangelbewegungen zwei Brust- und zwei Bauchflossen ausreichen, werden aus Energieersparnis nur diese beiden ausgebildet und für mehr Bestände keine Notwendigkeit, weil die Schwimmmeigenschaften für Chordaten damit nicht mehr Selektionsvorteile bringen würden. Für eine optimale Schwimmbewegung macht es Sinn, dass der Abstand zwischen Brust- und Bauchflossen nicht zu weit oder zu nah ist, um die Schlangelbewegungen zur Antriebserzeugung nicht zu behindern. Die Embryonalentwicklung der Fische zeigt zusätzlich, warum sich nur zwei bewegliche Flossenpaare bilden. So wird die Lage der Extremitäten von der Ausdehnung des Dottersacks bestimmt. Dort wo der Dottersack beginnt und endet, können die Extremitäten gebildet werden.

Tetrapodenbeine⁷

Aus diesen vier Flossen entwickelten sich die Gliedmaßen der Tetrapoden. Betrachten wir uns hierfür den allgemeinen Aufbau der Gliedmaßen.

Eine Tetrapoden-Gliedmaße kann in drei Abschnitte geteilt werden: Der obere Abschnitt ist das Stylopodium und besteht immer aus einem Knochen: Oberarmknochen oder Oberschenkelknochen. Der mittlere Abschnitt ist das Zeugopodium und hat zwei Knochen: Elle und Speiche bzw. Wadenbein und Schienbein. Der untere Abschnitt ist das Autopodium, der aus vielen Knochen besteht und in seiner Anzahl variieren kann: Hier liegen die Handwurzelknochen, Mittelhandknochen und Fingerknochen mit ihren entsprechenden Gegenstücken im Fuß. Doch warum diese Anordnung? Warum immer die Anordnung ein Knochen, zwei Knochen, viele Knochen? Zufall oder bestehen dahinter evolutionäre Zwänge?

Mit dem Übergang an Land musste sich bei der Biegung des Rumpfes, die den Hauptanteil der Antriebskraft bewirkte, der Skelett- und Muskelapparat der Paarflossen neu gliedern, und zwar in einer Weise die Körperbiegung und Festlegung der Unterstützungsfläche auf dem Boden erlaubte. Die grundlegende Skelettorganisation mit den Hauptgelenken war die entsprechende Lösung. Die allererste Grundvoraussetzung ist, dass der Vorfahre der Tetrapoden Flossen besessen haben, mit denen er unter Wasser laufen konnte. Aber warum unter Wasser? Ein Fisch, der nicht im Wasser laufen kann, wird es auch an Land nicht tun. Er könnte seinen Körper nicht an Flossen hochstemmen, sondern würde im günstigsten Fall sich auf seinem Bauch in Schlangelbewegungen rutschend fortbewegen. Hätte die Entwicklung des Landgangs so begonnen, wäre die Fähigkeit zu schlängeln optimiert, aber nicht das Laufen erfunden worden. Die Flossen hätten in diesem Fall höchstens als seitliche Stützen dienen können, die ein Umfallen verhindern. Im Wasser dagegen ist ein Körper aufgrund des Auftriebs mit weniger Arbeit vom Grund abzuheben und unter diesen physikalischen Bedingungen konnten sich Flossen zu immer leistungsfähigeren Schreitorganen entwickeln.

Die Flossen mussten zudem auch seitwärts ausgestreckt werden, so dass eine ausreichende Fläche beim Auftreten genutzt werden konnte. Das Problem hierbei ist aber, dass der Abstand zwischen der Standfläche und der Ansatzstelle der Flosse am Körper nicht willkürlich verändert werden kann. Haben wir Unebenheiten im Boden, können diese nicht durch das Einknicken der Flosse ausgeglichen werden, vielmehr sind Auslenkungen des Körpers in Kauf zu nehmen, die nicht dem Vorwärtskommen dienen. Das Laufen mit seitwärts ausgestellten Flossen ist auch zwangsläufig mit horizontalen Bewegungen der Wirbelsäule verbunden. Die Ansatzstelle der Flosse muss sich nämlich bei jedem Schritt ungefähr auf einem Kreisabschnitt um die Standfläche bewegen. Diese Bewegung lässt sich aber vom horizontalen Schlangeln der Fische ableiten. Hier besteht auch der Vorteil, dass die Rumpfmuskulatur ihre Kraft auf die laufenden Flossen überträgt. Doch war auch ein Nachteil vorhanden, denn die Standfläche musste die bogenförmige Bewegung des Flossenansatzes in einer gegenläufigen Drehung nachvollziehen, wodurch auch Energie verloren gehen. Dieser Mangel lässt sich aber durch

⁷ Konstruktionsmorphologische Arbeiten zu Tetrapodenbeinen:

- Peters, DS (1985). Mechanical constraints canalizing the evolutionary transformation of tetrapod limbs. *Acta Biotheor* 34:157–164. <https://doi.org/10.1007/BF00046781>
- Peters, DS (1993). Konstruktionszwänge bei der Skelettentwicklung am Beispiel der Tetrapoden-Gliedmaßen. *PdN-B.* 8/42:38-42
- Peters, DS, Gutmann, WF (1978). Ausgangsform und Entwicklungszwänge der Gliedmaßen landlebiger Wirbeltiere. *Natur u. Museum* 108:16–21.

die Entstehung von Gelenken in der Flosse beheben. Dafür sind zwei Gelenke notwendig, die unserem Ellbogen- und Handgelenk, bzw. Knie- und Fußgelenk entsprechen.

Diese zwei Gelenke innerhalb einer Gliedmaße ermöglichen eine willkürliche Veränderung der relativen Lage von Standfläche und Ansatz am Körper. Bei der Fortbewegung lassen sich aber die Drehungen der Gliedmaßen dennoch nicht verhindern. Will man diese nicht auf der Unterlage stattfinden zu lassen, so bleibt nur der Ausweg, sie in die Gliedmaße hinein zu verlagern. Hierfür sind dann die Knochen des Zeugopodiums entscheidend, also Elle und Speiche, bzw. Schien- und Wadenbein. Das sind zwei parallele Knochen, die sich bei der internen Drehung der Gliedmaßen überkreuzen. Die unteren Enden dieser Knochen verändern ihre Lage relativ zum Autopodium nur wenig. Wir finden bei dieser Lösung genau die gewünschte Kombination aus Drehbarkeit und Stabilität. Man kann die Wirkungsweise des Zeugopodiums auch am eigenen Unterarm beobachten. Wenn bei angewinkeltem Unterarm die Handfläche nach oben weist, liegen Elle und Speiche parallel, wendet man die Handfläche nach unten, überkreuzen sie sich. Probiert es doch mal selbst aus. In die Drehbarkeit ist auch das Stylopodium einbezogen, das in einem mehrachsigen Gelenk mit dem Rumpf verbunden ist. An dieser Stelle ist die Beherrschung eines solchen Gelenks leichter, da der Rumpf genügend Platz für den Ansatz kräftiger Muskeln hat. Deswegen gibt es beim Stylopodium stets nur einen Knochen. Ein Zeugopodium mit nur einem Knochen hätte an beiden Enden je ein mehrachsiges Gelenk haben müssen. So wäre zwar eine Vielzahl an Bewegungen möglich, erfordert aber für ihre Stabilität und Führung erheblichen Aufwand. Wenn nämlich eine bestimmte Bewegung ausgeführt werden soll, müssen alle anderen unerwünschten Bewegungen durch Muskelarbeit unterbunden werden.

Nun ist es aber im Verlauf der Evolution der Tetrapoden zu einer mehrfachen Verschmelzung des Zeugopodiums gekommen. Vögel, zweifüßige Dinosaurier und viele Säugetiere, z. B. die Huftiere, haben ihre beiden Knochen im Zeugopodium miteinander verschmolzen. Dies steht aber nicht im Widerspruch zu der vorherigen Aussage. Bei unserer Ausgangskonstruktion stehen die Beine seitlich am Körper, bei Arten, deren Zeugopodium zu einem Knochen verschmolzen ist, stehen die Gliedmaßen unterm Körper. Diese Verschmelzungen finden sich bei Tieren mit seitlich abspreizenden Beinen nicht. Hier findet bevorzugt eine Ökonomisierung durch eine Reduktion der Gliedmaßen statt, z. B. bei den Schlangen. Einen Sonderfall stellen des Weiteren die Froschlurche dar, die durch ihre vorwiegend springende Fortbewegung weitere Reduktionen und Verschmelzungen der Knochen zuließen.

Die Zone, mit der das Autopodium an das Zeugopodium anschließt, unterliegt besonderer Belastung durch Druck und Zug. Ein Verbundsystem von harten Elementen, eingebettet in Knorpel- und Bindegewebe, gewährt Festigkeit, die aber eine gewisse Nachgiebigkeit nicht ausschließt. Wir finden diese Konstruktion in den Hand- und Fußwurzeln verwirklicht. Mit der Ausbildung von Zehen und Fingern, konnte man sich schließlich im Substrat besser verankern.

Die Konstruktion der Gliedmaßen der Tetrapoden waren also keine zufällige oder beliebige Konfiguration von Skelettelementen, sondern obliegen internen Zwängen, die zu dem Resultat führen, dass immer, wenn sich ein Schreitbein aus einer entsprechenden Flosse entwickelt, diese Konfiguration auftritt.

Tatsächlich hatten sich bei dem Übergang der Sarcopterygii zu den Tetrapoda alle Strukturen entwickelt, die nötig waren, um zum Landleben überzugehen. Knochenskelett, Schädel mit Ober- und Unterkiefer, Zähne, Lungen, auf die wir noch zu sprechen kommen und auf der

Bauchseite zwei Paar Flossen. In einigen Fischkonstruktionen waren diese Voraussetzungen vereint, und sie eröffneten den Schritt vom Wasser auf das Land.

Laufende Fische

Dass Fische übrigens an Land gehen können, ist keine Seltenheit. Es stellt sich heraus, dass es keine große Sache ist, an Land zu kriechen. Viele verschiedene Teleostei mit Strahlenflossen tun dies ständig. Eine Vielzahl von Fischen, die in Gezeitenzonen leben, verbringen viel Zeit außerhalb des Wassers, um an Land auf Beutesuche zu gehen. Im Südosten der USA ist der asiatische Froschwels (*Clarias batrachus*) ein legendärer Schädling, da er sich von einem Wasserbecken zum nächsten schlängeln kann, wobei er nur seine Strahlenflossen zum Vorankommen nutzt. Der Kletterfisch (*Anabas testudineus*) aus Südostasien, wandert über Land auf der Suche nach Wasser, wenn seine Teiche austrocknen.⁸ Er bewegt sich mithilfe der stacheligen Ränder der Kiemendeckel fort und wird von den Flossen und dem Schwanz angetrieben. Er kann sogar auf niedrige Bäume klettern. Die am stärksten spezialisierten „Landfische“ sind die Schlammspringer (Familie Oxudercidae), die vollständig an das Leben an der Grenze zwischen Land und Wasser angepasst sind.⁹ Sie haben sogar Augen, die wie Periskope funktionieren, sodass sie beim Schwimmen über Wasser schauen können. Schlammspringer durchstreifen die Wattflächen in Mangrovensümpfen und fangen ihre Beute im Schlamm. Sie nutzen ihre Fähigkeit, sich an Land zu schlängeln oder im Wasser zu schwimmen, um Raubtieren zu entkommen und können auch die freiliegenden Wurzeln der Mangrovenbäume hinaufklettern. Im Jahr 2014 veröffentlichten Wissenschaftler eine bemerkenswerte Studie. Sie nahmen Populationen des afrikanischen Flösselhechtes (*Polypterus senegalus*) und ließen sie immer wieder über trockenes Land laufen. Innerhalb von acht Monaten hatten die an Land aufgezogenen Flösselhechte ihre Strahlenflossen und die Muskeln zu ihrer Steuerung so verändert, dass sie effizienter laufen konnten; diejenigen, die in ihrem normalen Wasserlebensraum gehalten wurden, veränderten sich nicht.¹⁰

Keiner dieser Fische ist perfekt an das Landleben angepasst, aber sie sind so ausgestattet, dass sie gerade lange genug an Land leben können, um bestimmte Aufgaben zu erfüllen. Sie müssen in feuchten Klimazonen leben und in der Nähe von Wasser bleiben, damit sie nicht austrocknen, und sie kehren häufig ins Wasser zurück, um ihren Wasserhaushalt wiederherzustellen. Sie haben keine Lungen, sondern kommen mit ihren Kiemen, Schwimmblasen und der Feuchtigkeit in der Luft aus, um über längere Zeiträume ohne Lungen

⁸ Siehe:

- Ahmad, AB et al. (2019). *Anabas testudineus*. IUCN Red List of Threatened Species. e.T166543A174787197. <https://www.iucnredlist.org/species/166543/174787197>
- Hughes, GM, Singh, BN (1970). Respiration in an Air-Breathing Fish, the Climbing Perch *Anabas Testudineus* Bloch. *Journal of Experimental Biology*. 53(2):265–280. <https://doi.org/10.1242/jeb.53.2.265>

⁹ Siehe:

- Harris VA (1960). On the locomotion of the mudskipper *Periophthalmus koelreuteri* (Pallas): Gobiidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*. 134:107–135. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1960.tb05921.x>
- Kawano, SM, Blob, RW (2013). Propulsive Forces of Mudskipper Fins and Salamander Limbs during Terrestrial Locomotion: Implications for the Invasion of Land. *Integrative and Comparative Biology*. 53(2):283–294. <https://doi.org/10.1093/icb/ict051>
- Pace CM, Gibb AC (2009). Mudskipper pectoral fin kinematics in aquatic and terrestrial environments. *The Journal of Experimental Biology*. 212(14):2279–2286. <https://doi.org/10.1242/jeb.029041>

¹⁰ Standen, E et al. (2014). Developmental plasticity and the origin of tetrapods. *Nature* 513:54–58. <https://doi.org/10.1038/nature13708>

atmen zu können. Sie haben keine robusten, fleischigen Flossen, die zu Beinen und Füßen werden könnten, aber sie tun ihr Bestes mit den relativ schwachen Strahlenflossen, um sich auf dem Bauch voranzutreiben und über den Boden zu schlängeln. Tatsächlich gibt es eine Vielzahl von vollständig aquatischen Teleostei, wie die Fingerdrachenfische der Gattung *Dactylopus*¹¹ und die Grunzgropen der Gattung *Rhamphocottus*,¹² die ihre Strahlenflossen zu separaten „fingerartigen“ Merkmalen umgewandelt haben, die es ihnen ermöglichen, unter Wasser am Meeresboden entlang zu kriechen, wobei sie sich ähnlich wie ein Hummer bewegen. Diese „Flossenfinger“ sind jedoch nicht so robust, muskulös oder flexibel wie die Finger von Tetrapoden. Es handelt sich um provisorische Merkmale, die aus einer anderen Struktur (Strahlenflossen) entstanden sind und suboptimal zu „Halbfingern“ modifiziert wurden. Anglerfische der Gattung *Antennarius* nutzen ihre Flossen mit den fingerartigen Flossenstrahlen, um sich auf dem Meeresboden fortzubewegen, und zwar in einer Bewegung, die der von Tetrapoden sehr ähnlich, aber nicht identisch ist.¹³ Es geht nicht darum, dass die Übergangsarten in der Evolution der Tetrapoden genauso aussahen, sondern es ist einfach der Beleg dafür, dass Organismen mit einer Morphologie, die ein gewisses Schwimmen und ein gewisses Verhalten an Land ermöglicht, ganz offensichtlich möglich sind, denn es gibt sie, und alle können sie sehen. Sie sind also nicht die Vorfahren der Landwirbeltiere, sondern zeigen, dass morphologische Zwischenstadien auch bei heute lebenden Organismen zu finden sind. Die Fischgruppen, die in der Lage sind eine Fortbewegungsweise zu haben wie Tetrapoden sind die Sarcoptrygii, die Fleischflosser. Sie sind heute eine relativ artenarme Gruppe. Die Quastenflosser haben heute nur zwei bekannte Arten, eine vor der Küste Süd- und Ostafrikas und eine zweite Art in Indonesien. Sie kommen in einer Tiefe von 150 bis 400 Metern vor. Fossil sind über 70 Arten bekannt und man ging davon aus, dass diese Gruppe mit den Dinosauriern ausgestorben ist. Umso erstaunlicher ist die Entdeckung des Quastenflossers in den 1930er Jahren.¹⁴ Die modernen Lungenfische teilen sich in drei Familien und sechs Arten auf. Jeweils eine Familie mit je einer Art kommen in Südamerika und Australien vor. Die afrikanischen Lungenfische haben vier Arten. Der Fossilbericht der Lungenfische ist ebenfalls reichhaltiger und je weiter wir in ältere Gesteinsschichten vordringen, desto ähnlicher werden sie den Quastenflossern. Studien zur Flossenbewegung von Quastenflossern und Lungenfischen haben gezeigt, dass sie ihre Flossen in einem "Schrittzyklus" bewegen, der der Bewegung der vier Gliedmaßen von Tetrapoden ähnelt. Somit war die charakteristische Bewegungsabfolge der Beine von vierbeinigen Tieren bereits bei Fleischflossern vorhanden, die nie an Land gingen.¹⁵

¹¹ Harrington, ME (1997). Behavior patterns and sexual dimorphism in the spotted dragonet, *Diplogrammus pauciradiatus* (Pisces: Callionymidae). *Bulletin of Marine Science*. 60 (3): 872–893.

¹² Mecklenburg, CW (2003). Family *Rhamphocottidae* Gill 1888 — grunt sculpins. California Academy of Sciences Annotated Checklists of Fishes (4).

¹³ Dianne JB (2012). Frogfishes , ANTENNARIIDAE, in Fishes of Australia <http://www.fishesofaustralia.net.au/home/family/343>

¹⁴ Weinberg, S (2000). *A Fish Caught in Time: The Search for the Coelacanth*. New York: HarperCollins.

¹⁵ Siehe:

- Aiello, BR et al. (2014). Functional subdivision of fin protractor and retractor muscles underlies pelvic fin walking in the African lungfish *Protopterus annectens*. *J Exp Biol* 217(19):3474–3482. <https://doi.org/10.1242/jeb.105262>
- Falkingham, P, Horner, A (2016). Trackways Produced by Lungfish During Terrestrial Locomotion. *Sci Rep* 6, 33734. <https://doi.org/10.1038/srep33734>
- King HM, Hale ME (2014). Musculoskeletal morphology of the pelvis and pelvic fins in the lungfish *Protopterus annectens*. *J Morphol*. 275(4):431–41. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24741713/>
- King HM et al. (2011). Behavioral evidence for the evolution of walking and bounding before terrestriality in sarcopterygian fishes. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 108(52):21146–51. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22160688/>

Warum überhaupt an Land gehen?

Bevor wir uns mit den Fossilien beschäftigen, die den Übergang vom Wasser aufs Land belegen, bleibt die Frage offen, warum man überhaupt ans Land gehen sollte? Zeitlich ist die Besiedelung des Festlandes im Devon angesiedelt, welches vor etwa 419 Mio. Jahren begann und vor 359 Mio. Jahren endete.¹⁶

Das Klima im Unter- und Mitteldevon war relativ warm bis in hohe Breiten. Gegen Ende des Devons wird das Klima trockener und kühler. Der Sauerstoffgehalt hatte im Unterdevon ein Maximum mit bis zu 18% erreicht. Im Mitteldevon fielen die Werte auf etwa 12% ab, stiegen gegen Ende des Devons aber wieder an. Die Ursache für diese Schwankungen ist unklar. Eine mögliche Erklärung wäre, dass durch die Verbreitung der Landpflanzen sich ein Erosionsschutz bildete und damit die Auswaschung der Nährstoffe in den Ozean verhindert wurde. Weniger Nährstoffe in den Ozeanen führen zu einer geringeren marinen Primärproduktion und damit zu weniger Sauerstoff in der Atmosphäre. Ab dem Oberdevon erreicht die Landpflanzenverbreitung globale Ausmaße mit weit verbreiteten Wäldern. Durch die stark gestiegene Primärproduktion der Landpflanzen steigen nun die Sauerstoffwerte

¹⁶ Zum Klima und Ökologie des Devons (du dessen Bedeutung für den Landgang siehe):

- Algeo, TJ, Scheckler, SE (1998). Terrestrial-marine teleconnections in the Devonian: Links between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 353(1365):113-130. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC1692181/>
- Byrne HM et al. (2020) Tides: A key environmental driver of osteichthyan evolution and the fish-tetrapod transition? Proc. R. Soc. A.47620200355 <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/33223936/>
- Capel, E et al. (2023). New insights into Silurian–Devonian palaeophytogeography. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 613. 111393. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2023.111393>
- Coates, MI, Clack, JA (1995). Romer's Gap: Tetrapod origins and terrestriality. Bulletin du Museum national d'histoire naturelle 17:373-388.
- Dahl, TW, Canfield, DE (2010). Devonian rise in atmospheric oxygen correlated to the radiations of terrestrial plants and large predatory fish. Proceedings of the National Academy of Sciences, 107(39):17911-17915. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20884852/>
- George D, Blieck A (2011). Rise of the earliest tetrapods: an early Devonian origin from marine environment. PLoS One. 6(7):e22136. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21779385/>
- Gess, RW, Ahlberg, PE (2018). A tetrapod fauna from within the Devonian Antarctic Circle. Science, 360(6395):1120–1124. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29880689/>
- Guo, X et al. (2023). Paleoenvironments of Late Devonian tetrapods in China. Sci Rep 13:20378. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-47728-y>
- Joachimski, MM et al. (2009). Devonian climate and reef evolution: insights from oxygen isotopes in apatite. Earth and Planetary Science Letters, 284(3–4):599–609. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2009.05.028>
- Long, JA, Gordon, MS (2004). The greatest step in vertebrate history: A paleobiological review of the fish-tetrapod transition. Physiological and Biochemical Zoology, 77(5):700-719. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15547790/>
- Lu, C et al. (2024). Devonian sea surface temperature and paleoecology changes constrained by in situ oxygen isotopes of fish fossils. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 639:112059. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2024.112059>
- Robin, N et al. (2022). Vertebrate predation in the Late Devonian evidenced by bite traces and regurgitations: implications within an early tetrapod freshwater ecosystem. Papers in Palaeontology. 8. e1460. 10.1002/spp2.1460. <https://doi.org/10.1002/spp2.1460>
- Retallack, GJ (2011). Woodland Hypothesis for Devonian Tetrapod Evolution. The Journal of Geology, 119(3):235–258. <https://doi.org/10.1086/659144>
- Retallack, GJ (2024). Late Devonian fossils of New South Wales and early tetrapod habitats. Lethaia 57:1–19. <https://doi.org/10.18261/let.57.1.5>
- Retallack, GJ et al. (2009). Late Devonian tetrapod habitats indicated by palaeosols in Pennsylvania. Journal of the Geological Society, 166(5):1025–1036. <https://doi.org/10.1144/0016-76492009-022>
- Smart, MS et al. (2023). The expansion of land plants during the Late Devonian contributed to the marine mass extinction. Commun Earth Environ 4:449. <https://doi.org/10.1038/s43247-023-01087-8>
- Stein, WE et al. (2007). Giant cladoxylopsid trees resolve the enigma of the Earth's earliest forest stumps at Gilboa. Nature, 446(7138):904-907. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17443185/>

wieder an. Die Kontinente befanden sich in einem Prozess der Kollision, was die tektonische Aktivität erhöhte und zu einer dynamischen Landschaftsgestaltung beitrug. Flachmeere und ausgedehnte Flusssysteme dominierten die Landschaft. Fossile Wälder wie der berühmte „Gilboa Forest“ zeigen gut entwickelte Wurzelsysteme, die Uferzonen stabilisierten und damit neue ökologische Nischen schufen. Diese Vegetationsdichte erhöhte die Strukturvielfalt von Flachwasserhabitaten. Ebenso dokumentieren Strontium- und Sauerstoffisotopen-Daten eine starke Verwitterung in terrestrischen Ökosystemen, was mit der zunehmenden Verbreitung von Landpflanzen korreliert. Diese Prozesse führten zur Entwicklung fruchtbare Schwemmfächer und Flussdeltas, die vermutlich eine wichtige Rolle als „Sprungbretter“ bei der Landbesiedlung spielten, da sie neue Nahrungsquellen schufen. Trotz des Sauerstoffgehaltes, der im Großteil des Devons sich modernen Konzentrationen annäherte, kam es in vielen Flachwasserhabitaten zu saisonalen oder temporären Sauerstoffmangelbedingungen (Hypoxie), was unter anderem durch Isotopenanalysen von Schwefel und Kohlenstoff in marinen Sedimenten belegt ist. Diese Bedingungen begünstigten die Selektion von Lungen als Anpassung an Sauerstoffarmut im Wasser.

Panzerfische und frühe Knorpelfische dominierten die Nahrungsketten. Fossilbelege zeigen, dass kleinere Knochenfische häufig Spuren von Prädationsversuchen aufwiesen, was darauf hindeutet, dass flache, vegetationsreiche Uferzonen als Rückzugsgebiete zum Schutz vor Raubfeinden dienten. Sedimentologische Studien zeigen, dass viele devonische Fluss- und Seesysteme episodisch austrockneten. Diese Trockenphasen sind durch charakteristische Bodenmerkmale (z.B. fossile Böden, sogenannte Paläosole) dokumentiert. In Kombination mit Spurenfossilien liefert dies starke Hinweise darauf, dass erste Tetrapoden in der Lage waren, kurze Strecken an Land zurückzulegen, um neue Wasserstellen zu erreichen. Steigende Sauerstoffwerte, intensiver Prädationsdruck, dynamische Flusslandschaften und die Ausbreitung erster Wälder bildeten zusammen ein Mosaik von Faktoren, das die Evolution des Landgangs der Wirbeltiere begünstigte.

Fossile Tetrapoden

Im Devon lebten eine Vielzahl eigentümlicher Fische mit robusten Fleischflossen wie *Eusthenopteron*.¹⁷ Obwohl diese Fleischflosser fischähnlich sind, weisen ihre Flossen Schlüsselemente auf, die Knochen für Knochen mit denen der Tetrapoden-Gliedmaßen

¹⁷ Siehe:

- Andrews, SM, Westoll, TS (1970). The postcranial skeleton of *Eusthenopteron foordi* Whiteaves. *Trans. Roy. Soc. Edin.* 68: 207–329.
- Andrews, SM, Westoll, TS (1970). The postcranial skeleton of rhipidistian fishes excluding *Eusthenopteron*. *Trans. Roy. Soc. Edin.* 68: 391–489.
- Downs, JP. Et al. (2018). *Eusthenopteron jenkinsi* sp. nov. (Sarcopterygii, Tristichopteridae) from the Upper Devonian of Nunavut, Canada, and a Review of *Eusthenopteron* Taxonomy. *Breviora.* 562(1):1–24. <https://doi.org/10.3099/MCZ44.1>
- Jarvik, E (1937). On the Species of *Eusthenopteron* found in Russia and the Baltic States. *Geokirjandus* 27:63–127. <https://paleoarchive.com/literature/Jarvik1937-EusthenopteronRussiaBaltic.pdf>
- Laurin, M et al. (2007). A microanatomical and histological study of the paired fin skeleton of the Devonian sarcopterygian *Eusthenopteron foordi*. *Journal of Paleontology* 81:143–153. [https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2007\)81\[143:AMAHSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2007)81[143:AMAHSO]2.0.CO;2)
- Sanchez S et al. (2014). The humerus of *Eusthenopteron*: a puzzling organization presaging the establishment of tetrapod limb bone marrow. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1782):20140299. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0299>
- Zylberberg, L et al. (2010). A microanatomical and histological study of the postcranial dermal skeleton in the Devonian sarcopterygian *Eusthenopteron foordi*. *Acta Palaeontologica Polonica* 55:459–470. <https://app.pan.pl/article/item/app20091109.html>

homolog sind. Zum Beispiel ähnelt das robuste Element der Brustflosse, das dem Körper am nächsten liegt, stark dem Oberarmknochen der primitiven Tetrapoden. Am anderen Ende dieses Knochens befinden sich zwei Knochen, die der Elle und Speiche des Unterarms bei Tetrapoden homolog sind. Hinter diesen Knochen befinden sich eine Reihe kleinerer stabförmiger Knochen, die den Handgelenk- und Fingerelementen homolog sind. Die Flosse ist dann von einer Reihe von Strahlen umgeben, die die Flossenmembran selbst stützen. Betrachtet man die Beinflossen, so sind die Homologien mit dem Oberschenkelknochen, dem Schien- und Wadenbein sowie den Fußknochen gleichermaßen offensichtlich. Die Ähnlichkeiten hören hier nicht auf. Die detaillierten Muster der Schädelknochen sind ebenfalls Knochen für Knochen identisch mit denen der primitiven Tetrapoden; bei den Tetrapoden ändern sich nur die relativen Proportionen, wodurch die Kiemenbedeckenden Knochen stark reduziert und die Knochen im vorderen Bereich der Schnauze vergrößert werden. Die Lungen oder Kiemen selbst versteinern natürlich nicht, aber es ist anzunehmen, dass *Eusthenopteron* bereits Lungen hatte, weil seine Schwestergruppen (die Lungenfische und Tetrapoden) dies tun. Wenn man *Eusthenopteron* mit den Augen eines Anatomen im Detail studiert, kann man alle Elemente der Tetrapoden bereits an Ort und Stelle sehen. Wenn man bedenkt, wie leicht viele moderne Fische jetzt an Land gehen, ist es nicht schwer, sich vorzustellen, dass *Eusthenopteron* dies auch tat.

Der nächste Schritt ist eine Reihe bemerkenswerter Fossilien, die den schrittweisen Übergang zu Tetrapoden zeigen. Dazu gehören eine Vielzahl von tetrapodenähnlicheren Fischen wie *Panderichthys*, *Elginerpeton*, *Ventastega* und *Metaxygnathus*, die aus dem späten Devon bekannt sind. *Panderichthys* war ein sehr tetrapodenähnlicher Fisch mit Fleischflossen.¹⁸ Im Gegensatz zu *Eusthenopteron* hatten diese Lebewesen abgeflachte Körper und nach oben gerichtete Augen und einen geraden Schwanz mit einer gut entwickelten Schwanzflosse. Das Stirnbein, also das vordere Schädeldach, ähnelte außerdem frühen Tetrapoden. Der Hirnschädel von *Panderichthys* wurde ursprünglich als zu einem Landwirbeltier gehörig klassifiziert, bis der Rest des Körpers gefunden wurde. Die Zähne weisen die charakteristische Umhüllung des Zahnschmelzes auf („Labyrinthodontenzähne“), die für die Zähne späterer Tetrapoden charakteristisch ist. *Panderichthys* hatte sowohl Kiemen als auch gut entwickelte Lungen mit Nasenlöchern, sodass er auf beide Arten atmen konnte. Am wichtigsten ist jedoch, dass *Panderichthys* wie die Tetrapoden die Rücken- und Afterflossen verloren hat und nur die bemerkenswert fußartigen, fleischigen Brust- und Beckenflossen übrigblieben.

Eine weitere wichtige Entdeckung aus jüngster Zeit sind mehrere fast vollständige Skelette von *Acanthostega*.¹⁹ *Acanthostega* hatte noch eine gut entwickelte Schwanzflosse, große

¹⁸ Siehe:

- Ahlberg, PE. Et al. (1996). Rapid braincase evolution between *Panderichthys* and the earliest tetrapods. *Nature* 381:61-64. <https://www.nature.com/articles/381061a0>
- Boisvert, CA (2005). The pelvic fin and girdle of *Panderichthys* and the origin of tetrapod locomotion. *Nature* 438(7071):1145-1147. <https://www.nature.com/articles/nature04119>
- Boisvert, CA et al. (2008). The pectoral fin of *Panderichthys* and the origin of digits. *Nature*. 456(7222):636-638. <https://www.nature.com/articles/nature07339>
- Clack, JA (2004). From fins to fingers. *Science* 304(5667):57-58 <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15060312/>
- Shubin, NH et al. (2004). The early evolution of the tetrapod humerus. *Science* 304:90-93. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15064415/>

¹⁹ Siehe:

- Ahlberg, PE, Clack, JA (1998). Lower jaws, lower tetrapods—a review based on *Acanthostega*. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences* 89(1-2):11-46. <https://www.doi.org/10.1017/S0263593300002340>
- Boisvert, CA (2005). The pelvic fin and girdle of *Panderichthys* and the origin of tetrapod locomotion. *Nature* 438(7071):1145-1147. <https://www.nature.com/articles/nature04119>

Kiemenöffnungen und sogar noch erhaltene Kiemen an der Innenseite des Skeletts! Die Ohrregion war für das Hören im Wasser und nicht an Land angepasst. Dennoch hatte es die Flossen zu Tetrapodengliedmaßen mit bis zu sieben oder acht Fingern umgewandelt, obwohl die Hand und der Fuß nicht gut zum Gehen geeignet waren, sondern viel besser zum Schwimmen oder Kriechen am Wasserboden. Dies zeigt sich auch an den Proportionen seiner Gliedmaßen, die eher denen von *Eusthenopteron* als denen von Tetrapoden ähneln, was darauf hindeutet, dass seine Gliedmaßen nicht sehr gut für die Fortbewegung an Land geeignet waren. *Acanthostega* hatte auch die robusten Wirbel in der Wirbelsäule, die sein Gewicht außerhalb des Wassers tragen konnten. Es ist ein perfekter Fischlurch: Kiemen und Ohren wie ein Fisch, aber Wirbelsäule und Gliedmaßen wie ein Tetrapode. Er verbrachte wahrscheinlich die meiste Zeit im Wasser, obwohl seine Gliedmaßen eine gewisse Fortbewegung an Land ermöglichten. Wie die zuvor erwähnten Teleostei musste er nur ab und zu an Land kriechen, verbrachte aber wahrscheinlich den Großteil seines Lebens im Wasser.

Ein bemerkenswertes Fossil aus dem späten Devon ist *Tiktaalik*, der fischartiger als *Acanthostega* war, doch seine Gliedmaßen zeigen den perfekten Übergang zwischen Flossen und Füßen.²⁰ Es hatte fischartige Schuppen, einen Unterkiefer, Flossenstrahlen und einen Gaumen, aber im Gegensatz zu allen Fischen hatte es ein verkürztes Schädeldach und einen beweglichen Hals (um den Kopf zur Seite zu drehen und Beute zu fangen), eine Ohrregion, die sowohl an Land als auch im Wasser hören konnte, und ein Handgelenk, das den Zustand der Landtetrapoden vorwegnahm.

Schließlich kommen wir zu *Ichthyostega*, der klassischen Übergangsform, die in den 1930er Jahren von dänischen und schwedischen Expeditionen in den Gesteinen des Oberdevons in Grönland gefunden wurde. Es wurde 1932 von Säve-Söderbergh kurz beschrieben, aber erst 1996 von Erik Jarvik ausführlich monographiert.²¹ Dieses Wesen ähnelt *Acanthostega* sehr, ist jedoch nicht so vollständig erhalten. Es ist auch etwas weiter in Richtung Tetrapoden fortgeschritten als *Acanthostega*, mit einer kleineren Schwanzflosse und etwas längeren, tetrapodenähnlicheren Gliedmaßen. Dennoch weist er noch viele Merkmale eines Fisches auf,

-
- Clack JA. (1988). New material of the early tetrapod *Acanthostega* from the Upper Devonian of East Greenland. *Palaeontology* 31:699–724.
 - Clack, JA (2006). The emergence of early tetrapods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 232(2–4):167–189. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.07.019>
 - Clack, JA (2009). The fin to limb transition: new data, interpretations, and hypotheses from paleontology and developmental biology. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*. 37(1):163–179. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.36.031207.124146>
 - Clack JA, Coates MI (1995). *Acanthostega*—a primitive aquatic tetrapod? In: M Arsenault, H Lelièvre, P Janvier, eds. *Proceedings of the 7th International Symposium, Studies on Early Vertebrates Bulletin du Museum national d'Histoire naturelle*. Paris, 17: 359–372.
 - Coates MI (1996). The Devonian tetrapod *Acanthostega* gunnari Jarvik: postcranial anatomy, basal tetrapod interrelationships and patterns of skeletal evolution. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Earth Sciences*. 87:363–421. <http://www.doi.org/10.1017/S0263593300006787>

²⁰ Siehe:

- Ahlberg, P, Clack, J (2006). A firm step from water to land. *Nature* 440:748–749. <https://doi.org/10.1038/440747a>
- Daeschler, EB et al. (2006). A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. *Nature*, 440(7085):757–763. <https://www.nature.com/articles/nature04639>
- Downs, J et al. (2008). The cranial endoskeleton of *Tiktaalik* roseae. *Nature* 455:925–929. <https://doi.org/10.1038/nature07189>
- Shubin, NH et al. (2006). The pectoral fin of *Tiktaalik* roseae and the origins of the tetrapod limb. *Nature* 440:764–771. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16598250/>
- Stewart, TA et al. (2019). Fin ray patterns at the fin-to-limb transition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 117(3):1612–1620. <https://www.pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.1915983117>
- Stewart, TA et al. (2024). The axial skeleton of *Tiktaalik* roseae, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 121(15): e2316106121, <https://doi.org/10.1073/pnas.2316106121>

²¹ Jarvik E (1996). The Devonian tetrapod *Ichthyostega*. *Fossils and Strata* 40:1–213.

wie die Schwanzflosse, Kiemendeckelknochen, und ein Seitenlinienorgan zur Wahrnehmung von Bewegungen und elektrischen Strömungen unter Wasser. Dieses Seitenliniensystem ist ein Merkmal, das bei den meisten Fischen zu finden ist. Und wieder haben wir es mit einem klassischen Fisch-Lurch zu tun: Gliedmaßen und Wirbelsäule wie bei einem Tetrapoden, aber Schwanzflosse, Kiemen und Seitenlinienorgan wie bei einem Fisch.

Die Entdeckung von *Acanthostega* und *Tiktaalik* verbessert unser Wissen über den Ursprung der Tetrapoden erheblich und zeigt, dass die frühesten Tetrapoden ihre Beine nicht zum Laufen an Land, sondern hauptsächlich zum Laufen unter Wasser benutztten! Alle alten Argumente, dass Tetrapoden robuste Gliedmaßen benötigen, um zu einem anderen Teich zu kriechen oder neue Beute zu jagen, sind völlig überholt, da wir nun wissen, dass das Laufen unter Wasser die Hauptfunktion der Gliedmaßen von *Ichthyostega* und *Acanthostega* war. Und all ihre fischartigen Merkmale, wie die Ohrregion, die Seitenlinienorgane und die Schwanzflossen, ergeben jetzt Sinn, wenn wir sie mit modernen Molchen und Salamandern vergleichen, die nur selten an Land kriechen. Wie wir auch heute noch bei heutigen Fischen beobachten können, ist das Kriechen aus dem Wasser gar keine so große Leistung, vor allem, wenn man die meiste Zeit im Wasser verbringt.

Kopf und Hals

Der zentrale Entwicklungsschritt von einer Fischkonstruktion hin zu einer Landwirbeltierkonstruktion ist darin zu sehen, dass die beiden Flossengürtel zu einem stabilen Tragesystem für den Körper umfunktioniert wurden. Hierzu war es zum einen vonnöten, dass die Becken- und Schultergürtelknochen mit der Wirbelsäule in einer festen Verbindung standen, zum zweiten musste die bei den Fischen am Schultergürtel ansetzende Muskulatur für das Öffnen des Kiefers durch eine andere Muskulatur ersetzt werden, denn zwischen dem Schultergürtel und dem Kopf entstand der Hals. Solange die Kiefer durch Muskeln geöffnet werden, die ihren Ursprung am Schultergürtel haben, konnte die Distanz zwischen Schultergürtel und Kopf nicht sehr groß werden, es konnte kein Hals entstehen. Ein Hals ist aber für ein Leben an Land eine Notwendigkeit. Während der Fisch sich mit Hilfe seiner Flossen im Wasser leicht zu seiner Beute wenden kann, ist eine derartige Repositionierung des Körpers bei landlebenden Tieren nur sehr unökonomisch durchführbar. Jede seitliche Bewegung des Kopfes, die durch eine Körperbiegung mit Hilfe der Vorderflossen durchgeführt werden kann, würde es erfordern, dass die Extremitäten zur Seite hin Kräfte ableiten. Da die Extremitäten jedoch nach unten gerichtet sind, wäre lediglich eine Bewegung nach schräg oben, nicht aber zur Seite möglich – außer die Extremitäten würden sich an einer seitlich des Tieres befindlichen Wand abstützen.²²

All diese Schwierigkeiten treten nicht auf, wenn sich zwischen Kopf und Schultergürtel ein Hals befindet, der den Kopf relativ zum Schultergürtel bewegen kann. Insgesamt betrachtet, bedeutet das nun zwar nicht, dass Tiere ohne Hals nicht an Land leben können, damit aber die Vielfalt der Tetrapoden, die einen Hals haben, entstehen, und diese Körperkonstruktion sich ausbreiten konnte, musste es zu dieser konstruktionsanatomischen Differenzierung des vordersten Wirbelsäulenabschnittes gekommen sein.

²² Siehe hierzu als Literatur die vorherigen Fußnoten, aber auch, besonders auf den Aspekt des Schultergürtels:

- Shubin et al. (2015). Origin of the Tetrapod Neck and Shoulder, In: Dial et al. (Hrsg). Great Transformation of Vertebrate Evolution, University of Chicago Press: 63-76

Die genannten morphologischen Veränderungen am Bewegungsapparat ermöglichen es den Tieren in flachere Uferbereiche vorzudringen, wo zuvor nicht erreichbare Nahrungsquellen verfügbar werden. In diesem Zusammenhang sind eine dorsoventrale Abflachung und Verbreiterung des Schädels und des Vorderkörpers von Vorteil. Das führt zwar zu einem Verlust der Mundöffnungsweite und der Beweglichkeit des Schädels, die aber durch eine Verlängerung der Schnauzenregion wieder ausgeglichen werden kann. Letzteres führt in Verbindung mit der Verbreiterung des Schädels zu einer allgemeinen Vergrößerung des Beutefangapparates.

Die Elemente des Schultergürtels bei Fleischflossern treffen sich auf jeder Seite der dorsalen und ventralen Mittellinie. Es bildet sich also ein Ring aus mehreren Knochen. Diese ringförmige Anordnung stabilisiert die beiden Seiten des Schultergürtels gegeneinander und mit dem Schädel und der Körperwand. Gleichzeitig ist aber die Bewegungen des Kopfes mit jenen des Schultergürtels und der Körperachse verbunden. Das heißt, wenn Fische ihren Kopf bewegen, bewegt sich der Körper mit. Diese Verbindung geht bei frühen Tetrapoden verloren und ist mit der unabhängigen Bewegung des Kopfes vom Körper und der Entwicklung von Halsgelenken und Muskulatur verbunden, die diese Aktion stabilisieren und steuern. Stammtetrapoden wie *Eusthenopteron*, *Tiktaalik* und *Acanthostega* sind bei diesem Übergang wunderbare Zwischenglieder. Wir sehen in diesen Übergangsformen mehrere Transformationen, die die Reduktion des Schultergürtels zeigen. Diese Reduktionen führen zu einer Ausbildung eines Halses und einer Beweglichkeit des Kopfes unabhängig vom Rumpf.

Im Verlauf der Tetrapodenrevolution kam es auch zu einer Vereinfachung des Schädels.²³ Schon bei den Fleischflossern finden sich eine Reihe von Dermalknochen am Schädeldach, wie dem Nasale, Frontale, Parietale, Postparietale, Tabulare oder Supratemporale). Dazu kommen noch eine Reihe an Kiemendeckelknochen wie Operculare und natürlich das primäre Kiefergelenk bestehend aus Quadratum an der Schädelbasis und Artikulare am Unterkiefer. Eine Anordnung, die wir auch so bei *Eustenopteron* finden. Schon bei *Panderichthys* werden die Kiemendeckelknochen reduziert und das Posttemporale verschwindet, sodass der Schultergürtel teilweise nicht mit dem Schädel verbunden ist. So könnten erste Nackenmuskeln die Kopfbewegung unterstützt haben.²⁴ Bei *Tiktaalik* kam es zum kompletten Verlust der Kiemendeckelknochen und der Schädel war nicht mehr mit dem Schultergürtel verwachsen, wodurch der Hals frei und beweglich war und die Nackenmuskulatur weiterentwickelt war. Die Befreiung des Schädels ermöglichte auch einen größeren Wirkradius der Kiefermuskeln. Außerdem wurden die Nasenöffnungen größer, was bei der Luftatmung half. Das Schädeldach war aber noch recht „fischähnlich“. Bei *Acanthostega* und *Ichthyostega* war der Schädel stärker verknöchert und stabiler und es bildet sich aus dem Hyomandibulare der Steigbügel als Schallüberträger im Innenohr. Bei den Tetrapoden setzen weitere Veränderungen ein, so die Verschmelzung oder Verlust einzelner Schädelknochen und die Ausbildung von sog. Schläfenfenstern als Ansatzstelle für Muskeln. Auch bei den Lissamphibia

²³ Siehe hierzu auch unseren Beitrag zu Entstehung des Wirbeltierkopfes: Die Entstehung des Wirbeltierkopfes (von LUCA bis Eva Teil 10) <https://internet-evoluzzer.de/die-entstehung-des-wirbeltierkopfes-von-luca-bis-eva-teil-10/> als Video: https://www.youtube.com/watch?v=-xO_uRpVPj

²⁴ Siehe:

- Heiss, E et al. (2018). Aquatic–terrestrial transitions of feeding systems in vertebrates: a mechanical perspective. *J Exp Biol* 221(8):jeb154427. <https://doi.org/10.1242/jeb.154427>
- Kean KJ et al. (2024). Evolution of the tetrapod skull: a systematic review of bone loss. In: Witzmann F, Ruta M, Fröbisch N (Eds) The fish-to-tetrapod transition and the conquest of land by vertebrates. *Fossil Record* 27(3):445–471. <https://doi.org/10.3897/fr.27.133803>
- Lebedev, OA, Coates, MI (1995). The postcranial skeleton of the Devonian tetrapod *Tulerpeton curtum* Lebedev. *Zoological Journal of the Linnean Society* 114(3): 307–348. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1995.tb00119.x>

kommt es zu einem starken Verlust oder Verschmelzung der Schädelknochen: Nur 19 der ursprünglich 41 Knochen des Schädels sind vorhanden.

Von *Ichthyostega* und *Acanthostega* ausgehend, begannen die Tetrapoden im Karbon eine große Ausbreitung fortgeschrittener Landformen. Einige, wie *Greererpeton*, hatten lange, fischartige Körper, die sich nicht wesentlich von denen von *Acanthostega* unterschieden. Ihre Gliedmaßen und Schulterknochen waren deutlich weiterentwickelt und terrestrischer als die von *Acanthostega*, dennoch hatten sie immer noch fischartige Merkmale, wie die Seitenlinienorgane. In der Mitte des Karbons haben sich die Tetrapoden in viele verschiedene Linien verzweigt, darunter die erwähnten *Temnospondyli*, *Lepospondyli* (von denen einige beinlos wurden und Schlangen ähnelten) und die Anthracosaurier-Linie, die zu den Amnioten führt. Und im mittleren Karbon finden wir auch die ersten echten Amnioten. Wir werden sie demnächst besprechen.

Kreationisten und die Tetrapoden-Evolution²⁵

Kreationisten haben natürlich auch mit den fossilen Belegen zur Tetrapodenrevolution ein Problem. Entweder sagen sie, *Eusthenopteron* sei ein 100%iger Fisch, weil er Flossen hat und *Ichthyostega* ein 100%iges Landtier, weil es Beine hat, lassen aber alle weiteren morphologischen Stadien, die diese Fossilien als Zwischenstufen zeigen, unerwähnt. Eine weitere Taktik besteht darin zu sagen, dass diese Fossilien nicht in einem direkten Vorfahren-Nachfahren-Verhältnis stehen, dass z. B. *Tiktaalik* unmöglich der Vorfahre von *Acanthostega* sei, da beide über Spezialisierungen verfügen, die keinen harmonischen Übergang zulassen oder beide andere Übergangsmerkmale auf dem Weg zum Landleben entwickeln würden. Kein Evolutionsbiologe, der konsequent auf dem Boden der phylogenetischen Systematik argumentiert, hat aber je gefordert, dass *Eusthenopteron*, *Panderichthys*, *Tiktaalik*, *Acanthostega* und *Ichthyostega* auf „einer Schiene“ von „tetrapodenähnlichen Fischen hin zu frühen Tetrapoden“ überleiten müssten; dies wäre aus kladistischer Sicht geradezu widersinnig. Die Aussage, die bekannten Fossilien seien nicht „intermediär“, lässt darauf schließen, dass Kreationisten aus evolutionärer Sicht geradezu eine harmonische, kontinuierliche Veränderung der einzelnen Merkmale erwarten. Ein solches für Kreationisten typisches Denken ist „oberflächlich und erinnert an das vor-evolutionäre Konzept der ‘Stufenleiter’. Evolution ist ein sich stetig verzweigender Prozess, der eine zunehmende Anzahl an Entwicklungslinien hervorbringt. Passen sich einzelne Arten an einen Lebensraum an, stehen einige Merkmale unter einem hohen Selektionsdruck, andere wiederum nicht. Entsprechend evolvieren einzelne Merkmale besonders schnell, während andere zurückbleiben. In beiden Fällen ist ein mosaikartiges Nebeneinander von primitiven und fortschrittlichen Merkmalen der Übergangsformen zu erwarten und tritt nahezu zwingend ein. D.h. man erkennt eine Übergangsform gerade daran, dass sie ein Mosaik aus abgeleiteten und ursprünglichen Merkmalen zeigt. Weiterhin sollte nicht vergessen werden: Fossilisation ist ein seltes Ereignis und es kann daher nicht erwartet werden, dass man den direkten Vorfahren eines Nachfahren entdeckt. Außerdem verläuft die Evolution nicht einem höheren Ziel. Es gab keine Konferenz der *Eusthenopteron*, die per Fünfmillionenjahresplan

²⁵ Siehe hierzu:

- AG Evolutionsbiologie: Die evolutionäre Zwischenform *Tiktaalik roseae* <https://www.ag-evolutionsbiologie.de/html/2008/tiktaalik.html>
- mein Artikel zu Fossilien als Übergangsformen: <https://internet-evoluzzer.de/fossilien-als-uebergangsformen/>

beschließen zu Ichthyostega zu werden. Evolution entsteht durch Artaufspaltung, es entstehen so parallel viele evolutionäre Linien. Das heißt, dass auch im Übergangsfeld vom Wasserleben hin zum Landleben im Devon durchaus viele Linien parallel existierten, die sich an ein Leben an Land spezialisierten – genauso wie es heute bei einigen Fischen ist. Schlammspringer und Anglerfische haben beide unabhängig voneinander „gelernt“ auf ihren Flossen zu laufen, ohne voneinander abzustammen.

Eusthenopteron, *Tiktaalik*, *Acanthostega* und andere Taxa werden oft als Übergangsformen bezeichnet, weil sie dazu beitragen, Lebewesen an der richtigen Stelle des Evolutionsbaums zu verknüpfen, um die Herkunft der Tetrapoden zu erklären. Auch wenn dies sicherlich zutrifft, müssen wir mit dem Begriff Übergangsform vorsichtig sein. Oft denkt man, dass es sich hierbei um unfertige, unvollkommene Arten handelt, die auf „halber Strecke“ stehengeblieben sind. Dies ist aber eine Fehlvorstellung. Arten sind nicht selbst Übergangsformen, in keiner Hinsicht: *Tiktaalik* zum Beispiel war ein erfolgreicher Organismus für sich und seine Zeit. Übergangsformen beziehen sich auf die evolutionäre Transformation von Organsystemen in einer evolutionären Linie – rückblickend aus der Evolutionsgeschichte; eine Tatsache, die deutlich wird, wenn diese Merkmale zwischen den Arten verglichen werden. Aber *Tiktaalik* und andere Formen hatten nicht das Ziel ein Landwirbeltier zu werden. Ihre Bedeutung als Übergangsform erkennen wir erst, wenn die die Evolutionsgeschichte der Tetrapoden rückblickend aus dem Blickwinkel eines Tetrapoden betrachten. *Tiktaalik* entwickelte, wie seine nahen Verwandten im Tetrapoden-Stammbaum, Zwischenstrukturen des Skeletts, um in ökologischen Umgebungen zu gedeihen, die selbst funktional zwischen vollständig aquatischen und terrestrischen Lebensräumen liegen. Einige seiner Nachkommen entwickelten Strukturen, die ein effizienteres Leben auf Land ermöglichten.

Im Verlauf der Evolutionsgeschichte setzte sich dann eine Linie durch, die zu den modernen Tetrapoden wurde. Es kommt also auf die phylogenetischen Beziehungen an. Der Beweiswert fossiler Übergangsformen liegt also darin, dass sie einander abgestuft ähnlich sind, sodass sie sich in eine Abfolge bringen lassen, in der ihre Morphologie mehr und mehr die Gestalt moderner Organismen annimmt. Die Fossilien sind stichprobenartige Repräsentanten des Morphenkontinuums und müssen daher nicht die direkten Vorfahren sein. Es ist schwer zu sagen, ob Kreationisten diesen Punkt nicht verstehen können, weil sie ahnungslos oder falsch informiert sind oder sich der Wahrheit einfach nicht stellen wollen.

Der Landgang der Tetrapoden ist sicherlich ein wichtiges Ereignis in der Erdgeschichte, so wichtig, dass wir noch tiefer in die Materie eindringen werden und zwar in die genetischen und embryologischen Grundlagen der Entstehung der Gliedmaßen. Wir werden wieder also eine Brücke schlagen zwischen Evolution und Embryonalentwicklung. Schaltet also wieder beim nächsten Mal ein, zum nächsten Kapitel in der Evolution der Gliedmaßen.