

Bruder Wurm und Schwester Alge

oder

Der Bauplan 9x2+2

Von Klaus Henkel

Viele Organismen im Wasser, wie Cryptomonaden, Euglenen und ihre Verwandtschaft, kugelige Grünalgen und Volvocales tragen Geißeln, manche tierischen Einzeller wie die Ciliaten sind über und über mit einem Wimpernkleid bedeckt, und die Glocken- Trompeten- und Rädertiere strudeln mit ihren Wimpernkranzen Nahrung herbei. Wieder andere Rädertiere, wie die *Collotheca* und die schöne Fransenkrone *Stephanoceros fimbriatus* fangen ihre Beute in Wimpernreusen. So allgemein ist die Bewegung durch den Schlag von Wimpern und Geißeln, daß es dem „Wassertropfenmikroskopiker“ bald vertraut ist.

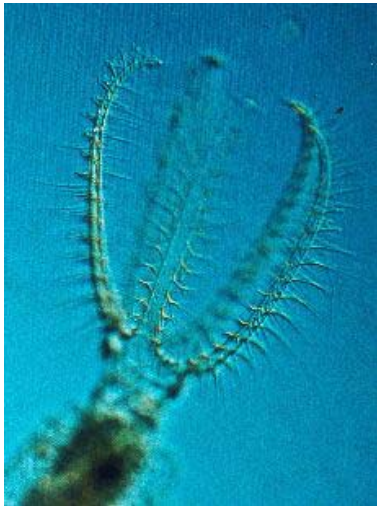


Bild 1. Reuse des Rädertiers *Stephanoceros fimbriatus*, der „Fransenkrone“.



Bild 2. Einzelliger Flagellat mit zwei Geißeln.

Die wunderbar beweglichen Wimpern und Geißeln sind ein erstaunlicher Elementarbaustein des Lebendigen. Wer das „seinerzeit“ in der Schule nicht gelernt hat, muß keineswegs ein Faulpelz gewesen sein, denn die Erkenntnisse darüber verdanken wir erst dem Elektronenmikroskop. Einige Bilder sollen uns den Bauplan verständlich machen.

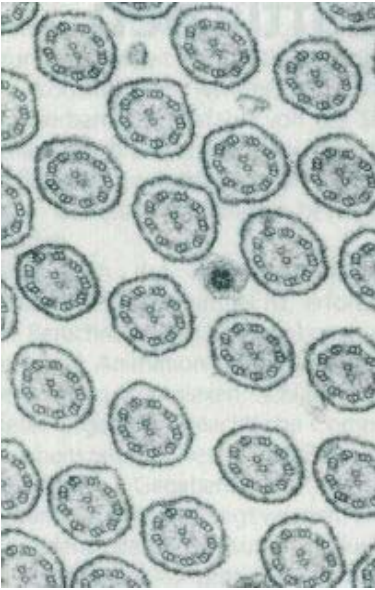


Abb. 3. Wenn wir einen Ciliaten, z. B. ein Pantoffeltier, *Paramecium caudata* „rasieren“ und eine Anzahl Wimpern abschneiden, sehen wir unter dem Elektronenmikroskop, daß sie alle einen sehr gleichförmigen Querschnitt aufweisen.

Wir betrachten nun eine einzelne Wimper etwas genauer.

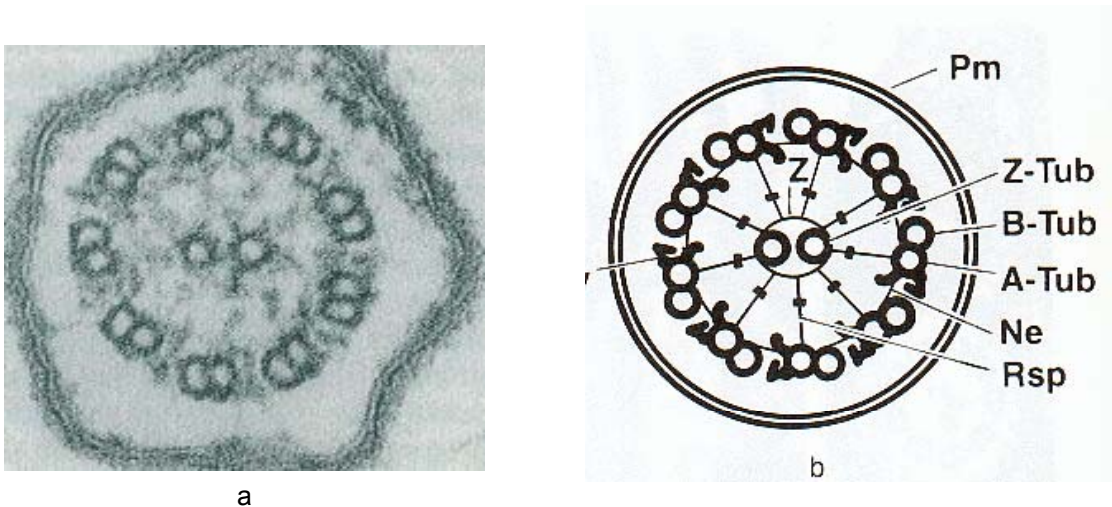


Bild 4. Querschnitt einer Wimper im Elektronenmikroskop.
a Foto, b Prinzipskizze.

Wir erkennen die Wand der Wimper (Pm) und sehen mehrere Röhren, die kreisförmig und paarweise angeordnet sind, und zwar so, daß immer ein Röhrenpaar (A-Tub + B-Tub) neben dem anderen liegt; insgesamt 9 Paare. Zusätzlich befindet sich noch ein zentrales Röhrenpaar in der Mitte (Z-Tub). Die Wimper beherbergt also 9 doppelte Mikrotubuli und zwei zusätzliche in der Mitte, also insgesamt $9 \times 2 + 2$ Mikrotubuli. **Bauplan** $9 \times 2 + 2$ oder abgekürzt $9 + 2$ nennen ihn die Biologen.

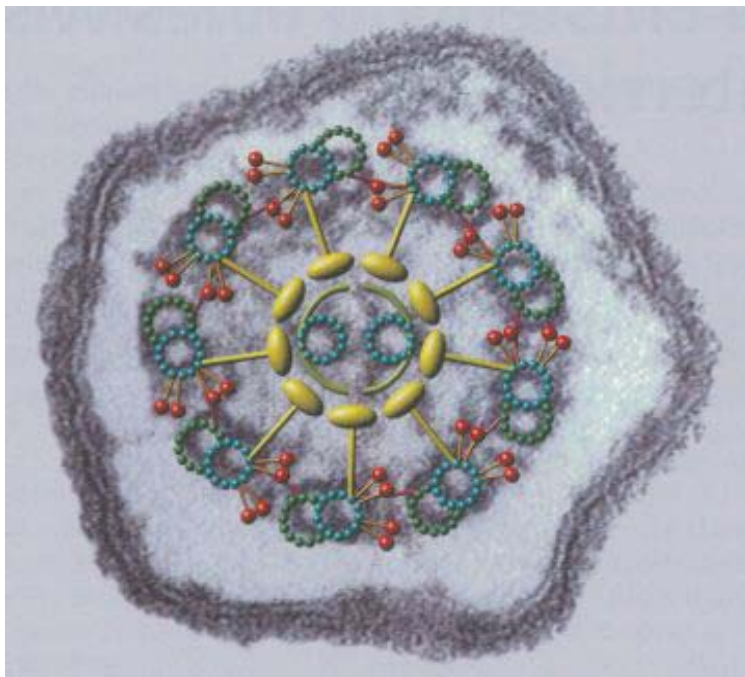


Bild 5. Verbessern wir die Auflösung des Querschnitts, so erkennen wir weitere Details der Struktur, die hier dem ursprünglichen Bild farbig überlagert sind.

Sichtbar werden regelmäßige Strukturen. Sie sehen aus wie Zahnräder und Hebel eines Uhrmechanismus.

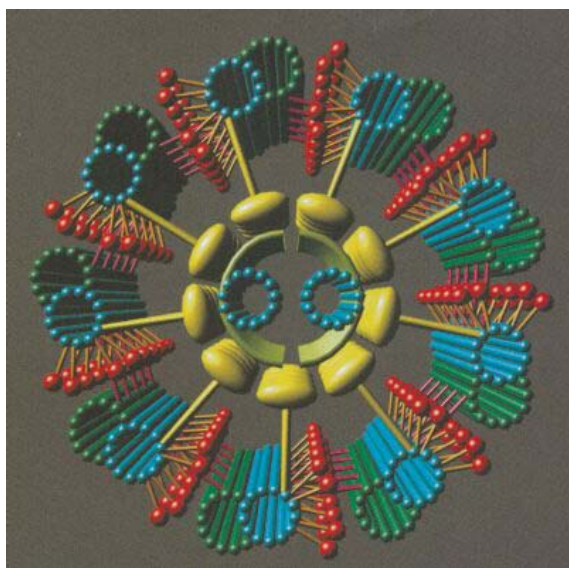


Bild 6. Dreidimensionales Bild eines Geißelquerschnitts. Computer-Rekonstruktion.

Hier sehen wir die Konstruktion dreidimensional. Die paarweisen Röhren sind nicht glatt, sondern ihre Wände bestehen aus einem dichten Rundgitter von ganz dünnen Stäbchen, den Mikrofilamenten. Jede Röhrenwand ist aus 13 nebeneinander stehenden Mikrofilamenten zusammengesetzt.

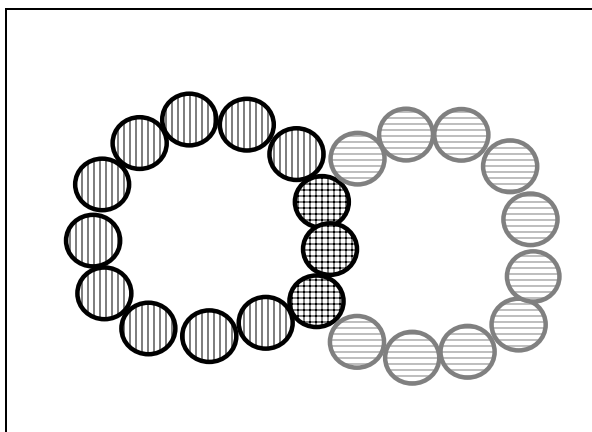


Bild 7. Querschnitt der Mikrotubuli als Skizze.

Auffällig ist, daß ein Röhrenpaar nicht aus $2 \times 13 = 26$, sondern nur aus insgesamt 23 Mikrofilamenten besteht, denn jeweils 3 von ihnen haben die beiden Röhren gemeinsam, wie die gemeinsame Wand zweier Doppelhaushälften. Die beiden Zentraltubuli in der Mitte hingegen liegen weit auseinander, sie haben je 13 Mikrofilamente.

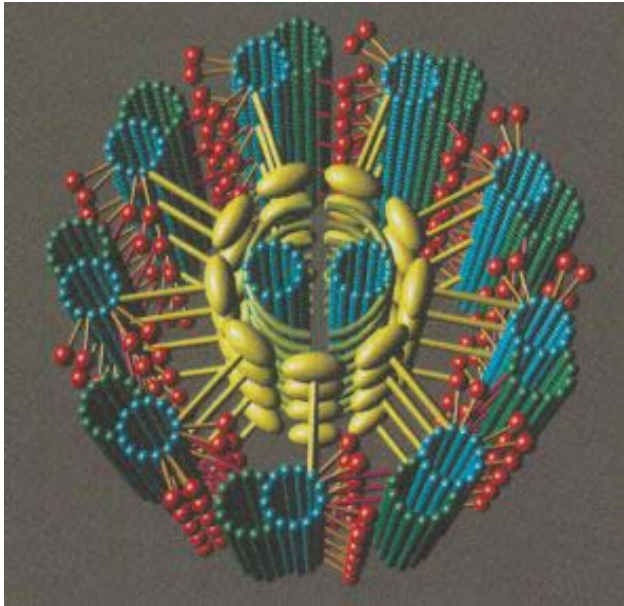


Bild 8. Dreidimensionale Computer-Rekonstruktion einer Geißel.

Wenn wir den Blickwinkel etwas verändern, erkennen wir, daß die merkwürdigen Stäbchen mit ihren rot dargestellten Kügelchen wie Stockwerke eines Hochhauses untereinander geordnet sind; diejenigen zwischen den äußeren Tubuli paarweise und diejenigen, die zum Zentraltubulus gerichtet sind, einzeln.

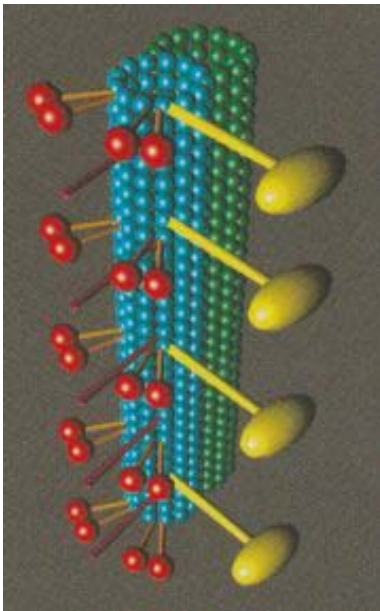


Bild 9. Freigestelltes Bauelement Tubuli-Dublett aus Computer-Rekonstruktion.

Wiederum neue Details bemerken wir in der stärkeren Vergrößerung eines einzelnen Tubuluspaares.

Die Filamente sind keine glatten Stäbchen, sondern bestehen aus winzigen, aneinandergereihten Kügelchen, wie wir im Bild 9 gut erkennen können.

Der Bewegungsapparat

Obwohl wir nun den inneren Aufbau einer Wimper kennengelernt haben, können wir uns dennoch schwer vorstellen, wie deren Bewegungen entstehen, welche Kräfte das Schlagen der Wimpern und das Rudern der Geißeln verursachen. Sie kommen sicherlich nicht durch äußere Einflüsse zustande, das kann jeder an einer *Euglena* beobachten: wie sie sich mit ihrer Geißel schiffsschraubenmäßig langsam durchs Wasser schraubt. Die Bewegung muß also vom Einzeller gezielt gesteuert werden, damit er – im Falle der *Euglena* – dem Licht entgegen schwimmt. Aber wie denn – ohne Hirn und Muskeln?

Das Geheimnis liegt in den Verbindungselementen, die so ein Röhrenpaar, auch Dublett genannt, sowohl mit dem benachbarten als auch dem zentralen Dublett verbindet.

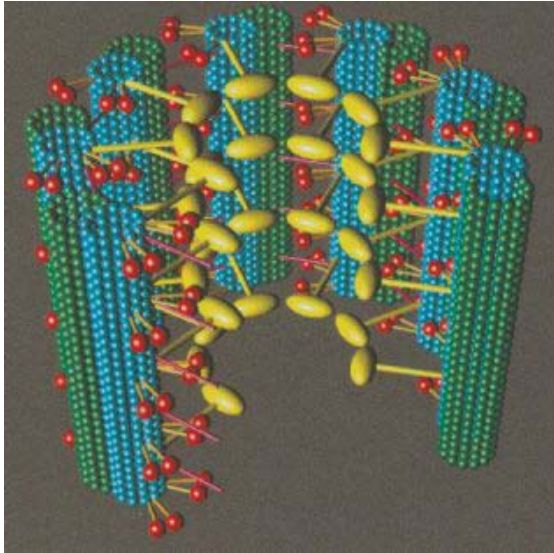


Bild 10. Freigelegter Innenbereich.

Wir unterscheiden bei jedem Röhrenpaar den A-Tubulus mit 13 Filamenten und den B-Tubulus mit 10. In jedem A-Tubulus sind armartige Strukturen eingesetzt (Bild 9), die zum B-Tubulus des Nachbaredubletts hinweisen. Das sind die *Dyneinarme*. Die Dubletts sind untereinander durch Nexinbindglieder verbunden, die ebenfalls vom A-Tubulus ausgehen, genau so wie auch die Radialspeichen, die bis zu den beiden Zentraltubuli reichen. Alle diese Strukturen sind in bestimmten Abständen regelmäßig entlang den Dubletts angeordnet.

Eine Bewegung dieser gesamten Struktur wird durch **ATP** (*Adenosin tri phosphat*), eine energiereiche Substanz, ausgelöst. Beim Energieaustausch der Zelle spielt ATP eine wichtige Rolle, steuert viele verschiedene Prozesse, bei denen mechanische Arbeit geleistet wird, z. B. bei der Kontraktion von Muskeln, bei elektrischer Arbeit in den elektrischen Organen mancher Tiere, bei osmotischer Arbeit zur Aufnahme und zum Transport von Substanzen oder bei chemischer Arbeit.

In der Geißel läuft folgende Reaktion ab:

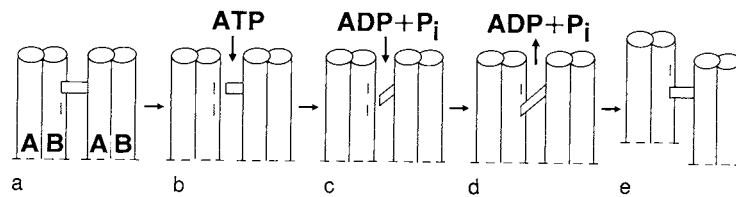


Bild 11. Dyneinarmzyklus.

Beschreibung des Dyneinarmzyklus

(a) Ist ATP abwesend, ist der Dyneinarm des A-Tubulus fest mit dem B-Tubulus verbunden. — **(b)** Durch Zugabe von ATP wird diese Bindung gelöst und der Arm verkürzt sich und richtet sich dann nach schräg unten **(c)**. — **(d)** Nach der Hydrolyse des ATP streckt er sich und verbindet sich wieder mit dem B-Tubulus des gegenüberliegenden Dubletts. — **(e)** Da „bald“ ein Mangel an ATP eintritt, kehrt der Dyneinarm wieder in die Waagerechte zurück, wodurch er das gegenüberliegende Dublett verschiebt (in der Skizze: nach oben).

Diese Verschiebung benachbarter Dubletts bewirkt eine Krümmung der Geißel. Sie biegt sich, so wie sich ein Bimetall krümmt, wenn die eine Seite des Metallstreifens sich infolge Temperaturänderung ausdehnt oder verkürzt, oder wie sich ein Fotopapier krümmt, wenn die Schichtseite rascher trocknet als die Papierunterlage und sich dabei zusammenzieht.

Der ganze Vorgang wiederholt sich in vielen Fällen so rasch, daß z. B. eine Cilienbewegung von 50 Schlägen in der Sekunde entsteht. Die Dyneinarme der verschiedenen Dubletts müssen in einer geordneten Abfolge aktiv werden, damit eine gezielte Bewegung resultieren kann. Möglicherweise übernehmen dabei die beiden Zentraltubuli, die sich wohl in einigen Fällen dabei in Rotation befinden, eine Steuerungsfunktion.

Ein Universeller Bauplan

Die Frage drängt sich auf, bei welchen Organismen Wimpfern und Geißeln denn nach diesem Schema aufgebaut sind und mit der ATP-Reaktion betrieben werden. Die Antwort ist einfach: Nur bei Bakterien nicht. Sie haben eine völlig andere Geißelstruktur und auch andere Bewegungsmechanismen. Ihre Bewegung ist so andersartig wie auch die Struktur ihrer Zellen sich von derjenigen der Eukarionten, den Pilzen, Tieren und Pflanzen, fundamental unterscheidet.

Aber bei allen Eukarionten treffen wir die beschriebene Struktur an: bei Goldalgen, bei Grünalgen, bei Volvocales, bei Ciliaten, bei Glocken- und Trompetentieren, Rädertieren, Würmern und ihren Larven

...

Pflanzen und Tiere haben Wimpfern und Geißeln nach exakt diesem Bauplan. Die Struktur $9 \times 2 + 2$ ist also ein universeller Bauplan der Zelle. Aber nicht nur bei Einzellern, die wir bisher betrachtet haben. Auch Fische, Vögel und Säugetiere haben bewimperte Organe. Wie sieht es denn mit denen aus?

In einem Lehrbuch der menschlichen Anatomie können wir unter „Flimmerepithel“ nachschlagen: Ein Deckgewebe, das über einem anderen Gewebe liegt, wie eine Decke eben. An ihrer äußersten Begrenzung trägt die Decke Wimpfern, die durch koordiniertes Schlagen Flüssigkeiten oder kleine Partikel transportieren.

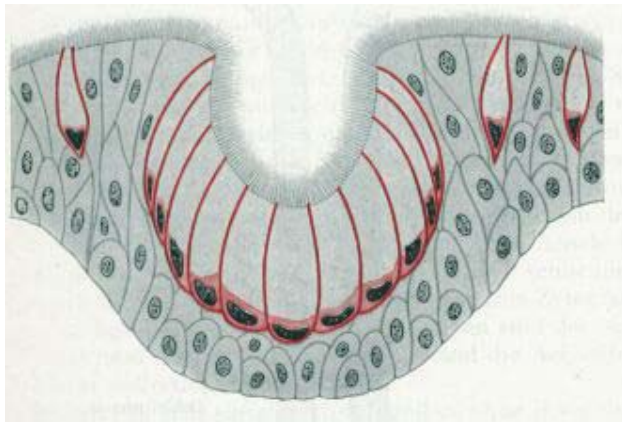


Bild 12. Mehrzellige Drüse (Becherzellen) im Epithel der Nasenschleimhaut. Auf der Oberseite sehen wir die Schicht der Flimmerhärchen.

Auch Muscheln flimmern sich so einen frischen Atemwasserstrom an ihre Kiemen. Die Lanzettfischchen transportieren auf gleiche Weise Nahrungsteilchen durch ihren Körper. Genau so werden Exkrete aus den menschlichen Nierenkanälchen hinausgetrieben oder Staubpartikel durch das Flimmerepithel aus den Bronchien nach außen befördert.

Bei Muscheln, Algen, Glocken- und Rädertieren, beim Lanzettfischchen und beim Menschen: immer derselbe Bauplan $9 \times 2 + 2$ — wie bei Wimpertieren und anderen Einzellern.

Aber eben nicht nur flimmernde Wimpfern sind nach diesem Bauplan gestaltet, auch alle **Geißeln**.

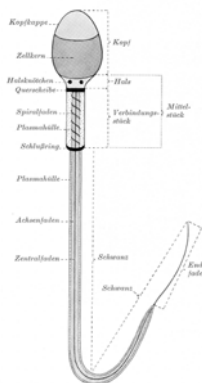


Abb. 134. Reifer Spermofaden des Menschen. (Gise, N.) Schema

Bild 13. Reifer Spermofaden des Menschen; schematisch, eine **menschliche Samenzelle**.

Sie dringt durch den Schlag ihrer Geißel in den Eileiter ein, der mit einem Flimmerepithel ausgekleidet ist und dessen Wimpfern genau wie auch die Samengeißel das schon bekannte Bauschema $9 \times 2 + 2$ aufweisen. Die Strudelbewegung des Flimmerepithels ist recht kräftig, und zwar strudeln alle Wimpfern in der Gegenrichtung, so daß nur die kräftigsten und ausdauerndsten Samenzellen eine Chance haben, durchzukommen.

Es muß lange gedauert haben, bis ein mechanisch-chemisch derart ausgeklügeltes Bewegungssystem von der Natur im Zuge der Evolution entwickelt worden ist. Sicherlich hat es dabei zahlreiche Versuche und Irrwege gegeben. Und es kann auch nicht überraschen, daß die Natur, sobald sich das System einmal als funktionstüchtig erwiesen und bewährt hatte, mit eiserner Disziplin daran festgehalten hat. Dieses „Rad“ ist nicht zwei Mal erfunden worden!

Der Bauplan $9 \times 2 + 2$ ist eine uralte, unerhört konservative Struktur!

Die in den Zweigen der Evolution ältesten wie auch die jüngsten Tiere und Pflanzen sind damit ausgestattet. Der Stammbaum der Lebewesen soll uns das deutlich machen.

Er ist in vier Reiche geteilt: Die Pilze, die Tiere, die Pflanzen, und die Bakterien. Die restlichen Zweige betrachten wir nicht, das sind Annahmen über Ur-Organismen, die seit Milliarden von Jahren nicht mehr existieren, sozusagen ausgestorben sind.

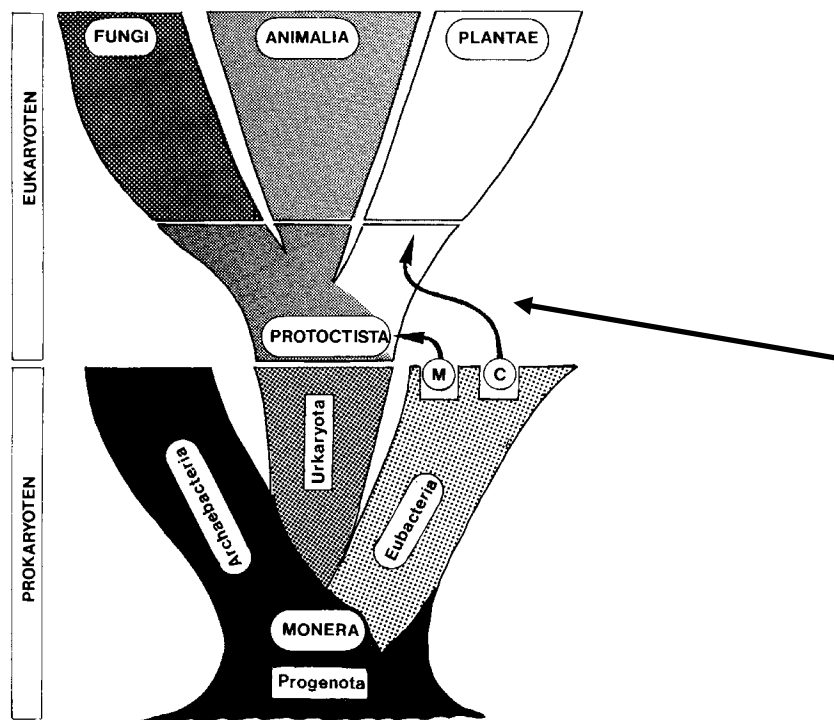


Bild 14. Stammbaum zur Evolution der Organismenreiche nach neueren Vorstellungen.

Die Stelle, an der sich die Entwicklungswege der Pflanzen und Tiere getrennt haben, interessiert uns besonders. Das war vor etwa 2 Milliarden Jahren. Das können wir gut abschätzen, weil man in 1,8 Milliarden alten Gesteinsschichten, deren Alter man geologisch einigermaßen sicher bestimmen kann, Überreste von einzelligen Organismen gefunden hat, die eindeutig entweder tierischer oder pflanzlicher Natur sind. Die Trennung der Entwicklungslinien zwischen Tieren und Pflanzen muß also vor mehr als 1,8 Milliarden Jahren geschehen sein. — **Die Geißeln der 1,8 Mrd. Jahre alten Organismen in den Gesteinsschichten sind nach dem Schema $9 \times 2 + 2$ aufgebaut.**

Gemeinsamer Stamm von Pflanzen und Tieren.

Bei manchen Organismen können wir noch sehen, wie „die Natur“ experimentiert hat. Denn der *Bauplan* $9 \times 2 + 2$ ist keineswegs zwangsläufig, es ist nicht so, daß die Natur keine andere Struktur hat finden können, um Cilien und Geißeln zu bewegen. Bei den Geißeln der Mikrogameten einiger Gregarinen finden wir einen Aufbau nach dem Schema $9 + 5$, $9 + 0$, $6 + 0$ oder $3 + 0$. Deren Bewegungsfähigkeit ist jedoch vergleichsweise eingeschränkt. Die *Struktur* $9 \times 2 + 2$ ist also keineswegs einmalig in dem Sinne, daß die Natur keine andere Möglichkeit gehabt hätte. Daß sie so strikt an diesem Bauplan festhielt, ist aber ein Beweis dafür, daß Euglena, Volvox, Dinobryon, Wurm, Vogel, Gänseblümchen und Mensch durch die Evolution enger miteinander verwandt sind, als sich das Menschen vorstellen können, die heute noch die enge Verwandtschaft zwischen Mensch und Affe bestreiten.

Euglena und wir

Für die enge Verwandtschaft zwischen Mensch und Alge gibt es einen „augenfälligen“ Beweis. Betrachten wir zunächst eine Schemazeichnung von Euglena.

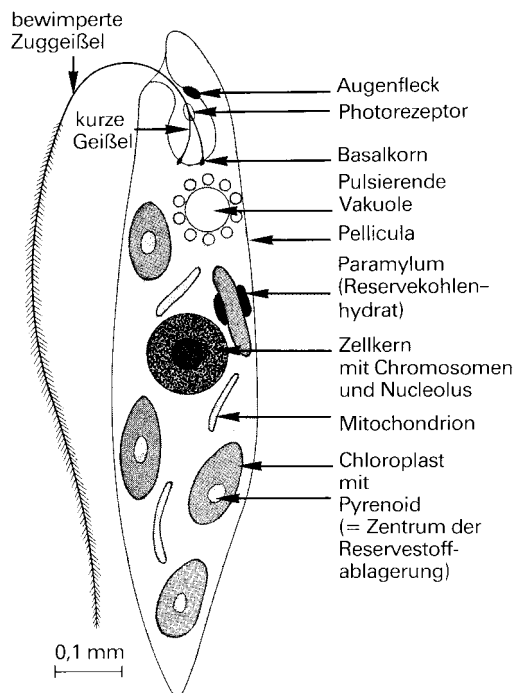


Bild 15. *Euglena gracilis*. Skizze.

Sie hat zwei Geißeln, wie viele begeißelte Einzeller. Sie entspringen einem Geißelsäckchen. Man kann in der Regel nur eine Geißel sehen, denn die andere ist kurz, liegt vollständig im Geißelsäckchen und verschmilzt dort unweit der Basis mit der anderen, der längeren. Wozu die kurze dient, weiß man nicht; ursprünglich war sie wohl eine Schleppegeißel, wie auch bei anderen Euglena-Arten, wurde irgendwann im Verlauf der Evolution überflüssig und hat ihre ehemalige Funktion verloren und vielleicht eine andere angenommen.

Euglenen schwimmen dem Licht zu, sie können Licht und Lichtrichtung wahrnehmen. Neben dem Geißelsäckchen liegt ein leuchtend roter Augenfleck. Aber er hat einen falschen Namen bekommen, dient gar nicht als Lichtempfänger. Man nennt ihn besser „Stigma“. Den Photorezeptor, die lichtempfindliche Stelle, vermutet man heute innerhalb des Geißelsäckchens, direkt gegenüber dem roten Augenfleck. An dieser Stelle endet die zweite Geißel, sie ist in Höhe des lichtempfindlichen Paraflagellarkörpers (PFB) mit der langen Geißel „verklebt“. Alle paar Jahrzehnte wird eine neue These diskutiert, wie es Euglena mit dieser primitiven Anordnung schafft, die Einfallsrichtung des Lichtes zu „erkennen“ und ihre Geißelbewegungen danach auszurichten. Der augenblickliche Stand der Diskussion ist bei HÄDER nachzulesen.

Als augenähnliches Gebilde kann man das jedenfalls noch nicht bezeichnen.

Ganz anders und viel komplizierter ist das **menschliche Auge** aufgebaut.

Wir betrachten eine starke Vergrößerung der **Netzhaut**, die uns vor allem interessiert.

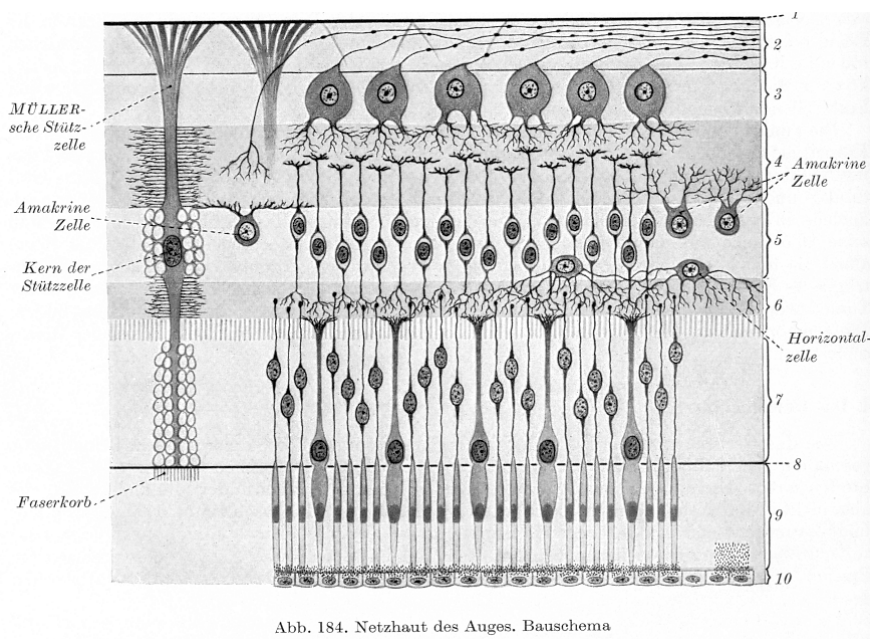


Bild 16. Netzhaut des Auges. Bauschema.

Im hintersten Ende des Augapfels liegen in der Netzhaut die lichtempfindlichen Stäbchen und Zapfen. Wir vergrößern weiter und betrachten ein Stäbchen näher.

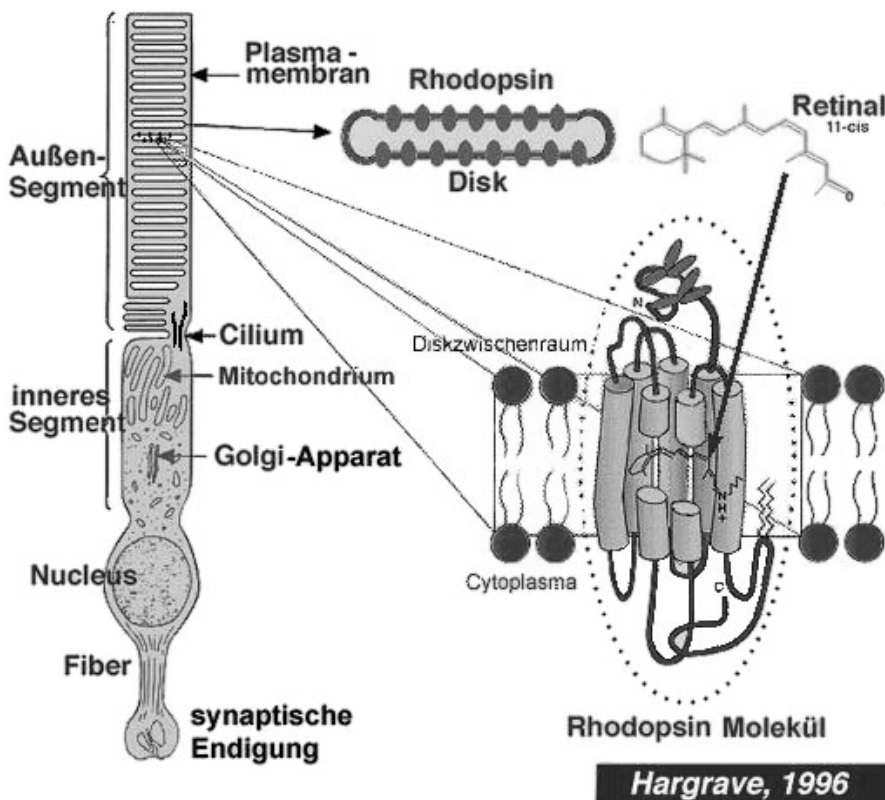


Bild 17. Stäbchenzelle der Netzhaut. Bauschema.

Sie sind aufgebaut, wie eben alle Zellen, aber mit drei Besonderheiten. Da ist einmal die *Plasmamembran*, als lichtempfindliches Organell mit den Rhodopsin-Disks, sodann am entgegengesetzten Ende die *synaptische Endigung* — und was sehen wir in der Mitte, winzig klein, unterhalb der Plasmamembran an der Stelle der engsten Einschnürung? Das **Cilium: zwei Cilien bzw. Geißeln**. Ein Irrtum ist ausgeschlossen, denn wenn man sie quer schneidet, offenbaren sie ihren inneren Aufbau nach dem **Bauplan $9 \times 2 + 2$** . Sie liegen ganz nah am Lichtempfindlichen Organ, am Photorezeptor, genau wie bei Euglena. Und was tun sie hier im Menschaugenauge? *Nichts*. Welche Funktion haben sie? *Keine*. Sie liegen einfach dort als Relikte, **Überbleibsel der Evolution**. Als sich das primitive „Algenauge“ im Verlaufe der Evolution veränderte, bis hin zum komplizierten menschlichen Sehapparat, wurden sie sicherlich schon auf einer frühen Stufe der Entwicklung funktionslos, denn unsere Stäbchen und Zapfen schwimmen ja nicht (mehr) im Augapfel herum, sich an einer Geißel durch die Augenflüssigkeit schraubend.

Die Natur handelt ökonomisch, optimiert ihre Abläufe und Strukturen, sie hat ja genügend Zeit dazu. Ihr Ziel ist, ihre Zwecke stets mit dem geringsten Aufwand zu erreichen. Deshalb sind die beiden Cilien bzw. Geißeln dort einfach liegen geblieben. Sie, weil überflüssig, wieder hinaus zu entwickeln, wäre zu aufwendig gewesen. Sie stiften dort zwar keinen Nutzen, aber auch keinen Schaden. Mögen sie also dort ruhen bis zum jüngsten Tag.

Auch uns Hobby-Biologen muß man nicht extra mit der Nase darauf stoßen: Euglena, Kugelalge Volvox, Pantoffel-, Trompeten-, Glocken- und Rädertiere, Wasserflöhe, Muscheln, Fische, Vögel, Gänseblümchen, Bäume, Gerste und Hopfen — und der Mensch: sie alle sind aus einem Guß und aus einunddemselben Stammbaum des Lebens. Denn es ist völlig undenkbar, daß die obskur-komplizierte **Struktur $9 \times 2 + 2$** mehrmals im Verlauf der Schöpfungsgeschichte hätte erfunden werden können. Biologen, die mit der Wahrscheinlichkeitsrechnung vertraut sind, halten das für ausgeschlossen.

Mir ist kein anderer Bauplan der Natur bekannt, in welchem so seltsam-ungerade Zahlenkombinationen vorkommen wie 9 (die Dubletts), $9 \times 2 = 18$, 13 (die Mikrofilamente) oder 23 (Anzahl der Mikrofilamente in einem Dublett). Und dann spielen da auch noch 11 Fasern eine Rolle. Der **Bauplan $9 \times 2 + 2$** ist einmalig und nur ein einziges Mal erfunden bzw. langsam entwickelt worden. Dann hat die Natur zäh und konservativ daran festgehalten, zwei Milliarden Jahre lang, von Generation zu Generation, hat sie ihn weiter vererbt. Diese Vererbung ist auch bestätigt durch die chemisch-mechanischen Prozesse, die sich im Innern der Cilien und Geißeln abspielen. Sie sind so einzigartig, vielseitig anwendbar und deshalb universell, daß die Natur gut beraten war, an ihnen eisern festzuhalten, anstatt sich die Mühe zu machen, alle paar Millionen Jahre das Rad von neuem zu erfinden.

Der Bauplan $9 \times 2 + 2$ ist also eine Grundstruktur des Lebens und der Bewegung.

Die Natur als Einheit

Vor über 90 Jahren hat ein bedeutender Biologe, der Gründer unserer Vereinigung, Raoul Heinrich Francé, geschrieben:

Mit jedem Blick, den man in die mikroskopische Welt tut, überzeugt man sich aufs neue, daß die Natur keine Reiche hat, kein Tierreich und kein Pflanzenreich, sondern sie ist ein einziges Lebendes.

Belebte Natur ist mit ihrer ganzen Vieltausendgestaltigkeit nichts als ein einziger, in zahllosen Fazetten anders erscheinender Eigenschaftskomplex ein und desselben Wesens: Der Zelle und ihres Protoplasmas.

Natur und Mensch nehmen für den, der solches weiß, ein verändertes Antlitz an. Wir erkennen dadurch Tiere, Pflanzen und Einzeller als gleichberechtigte Wesen, als „unsere Brüder in Busch und Wald“.

*Naturbildung weist uns das richtige
ethische Verhalten gegen unsere Mitgeschöpfe.*

Für mich persönlich hat diese Erkenntnis, das Wissen über den Bauplan 9x2+2, auch manches verändert. Habe ich beispielsweise anfänglich beim Mikroskopieren noch interessiert zugeschaut, was beim Austrocknen von Wimpertierchen oder Algen zu sehen war, so überfallen mich heute immer wieder einmal Skrupel, wenn ich ein Lebendpräparat unter dem Mikroskop habe. Mir ist wohl bewußt, daß ich mit jedem Schritt über eine Wiese unter Umständen Tausende von Mikroorganismen töte, das gehört zum Leben, so ist es von der Natur eingerichtet und deshalb in Ordnung. Doch trotz dieser Erkenntnis gehe ich heute mit Lebendpräparaten sorgfältiger und bedachtsamer um und bewege mich in der Natur vorsichtiger.

Vielleicht regt dieser Aufsatz manchen Leser an, eine gewöhnliche *Euglena gracilis* oder *E. viridis* als „Schwester Alge“ wieder einmal etwas genauer zu betrachten und ihr Verhalten mit Ausdauer zu studieren.

Ω

Literatur

HÄDER, D.-P.: Orientierung im Licht: Phototaxis bei *Euglena gracilis*. In: MIKROKOSMOS 87 (1998) 3-11.
 HAUSMANN, K.: Protozoologie. Georg Thieme Verlag, Stuttgart 1985.
 Hausmann, K.; Gradias, M.: Die Entstehung eines wissenschaftlichen Unterrichtsfilms. In: PhotoMed' 6 (1993) 13-18.
 Kremer, B. P.: Die fünf Reiche der Organismen. Überlegungen zum gewandelten Verständnis der Lebewesen. In: MIKROKOSMOS 78 (1989) 198-203.
 Lüttge, U.; Kluge, M.; Bauer, G.: Botanik. Ein grundlegendes Lehrbuch. VCH Verlagsgesellschaft, Weinheim 1988.
 Wallraff, J.: Leitfaden der Histologie des Menschen. 6. Aufl. Verlag Urban & Schwarzenberg, München 1963.

Bildnachweis

Hausmann 1985: Bilder 4a und b, 11. 1993: Bilder 2, 3, 5, 6, 8, 9, 10. Kremer 1989: Bild 14. Lüttge et al. 1988: Bild 15. Wallraff 1963: Bilder 12, 13, 16. Hargrave, Internet: Bild 17. Restliche Bilder vom Verfasser.

Dank

Herrn Professor Dr. Klaus Hausmann, Berlin, danke ich für die Abbildungen aus dem Aufsatz Hausmann und Gradias, siehe *Literatur*.