

33  
XXV

**Schriften des  
Naturwissenschaftlichen Vereins  
für Schleswig-Holstein**

**Band XXV**

**Karl-Gripp-Festschrift**

**Im Auftrage des Vereins herausgegeben  
von R. Weyl,  
E. W. Guenther und G. P. R. Martin**

*H. Tischer*

*24. VII. 51*

**Kiel 1951**

**Verlag Lipsius & Tischer**

INSTITUT FÜR UR- UND FRÜHGESCHICHTE  
AM DER UNIVERSITÄT KIEL

8024/49

## Besteht ein Zusammenhang zwischen der Formverwilderung (Typolyse) und dem Aussterben der Tierstämme?

Von Adolf REMANE, Kiel

Die Erforschung der Stammesgeschichte wird heute von drei Wissenschaften betrieben, der Genetik, der biologischen Morphologie und Systematik und der Paläontologie. Jedes dieser Gebiete untersucht das Problem natürlich von seiner empirischen Basis aus, so ist es nicht erstaunlich, daß jedes Gebiet theoretische Spezialauffassungen entwickelt, denen aber erst nach einer Prüfung durch die anderen Fachgebiete an Hand ihres empirischen Materials Gültigkeit zugesprochen werden kann.

Theorienbildend waren in diesem Jahrhundert die Genetik und die Paläontologie. Die Genetik entwickelte die Mutationstheorie, die Paläontologie eine Cyclentheorie des phyletischen Ablaufs, nach der ganze Tierstämme auf Grund eines inneren Entwicklungsimpulses drei Phasen durchlaufen sollten: 1. die Phase einer sprunghaften Organisationsneubildung (Typogenese), 2. die Phase einer langsamen Organisationsentfaltung (Typostase) und 3. die Phase der Formverwilderung (Typolyse) als Vorbote des Stammestodes. Aufbauend auf Gedanken von E. HAECKEL, K. E. v. BAER, WEDEKIND u. a. haben besonders BEURLIN und SCHINDEWOLF diese Cyclentheorie entwickelt, die durch ihre Ähnlichkeit mit der Entwicklung des Einzelwesens über Geburt, Reife und Alter einem biologischen Grundgesetz nahe zu kommen sucht, das oft auch für die Geschichte der Völker von der Antike bis heute angenommen wurde. Diese Analogien machen es nach SCHINDEWOLF (1950) „wahrscheinlich, daß alle zeitlich-geschichtliche Entwicklung in derartigen Ablaufsformen erfolgt“.

Die vorliegende Arbeit will die Erscheinungen der Formverwilderung (Typolyse) vom Standpunkt des Rezentbiologen kritisch prüfen. Die Charakterzüge dieser Phase sollen sein:

a) stark vom Grundtypus abweichende Formgestalten (bei Ammoniten z. B. Auflösung der Gehäusespirale zu Haken-, Schnecken- oder Knäuelform), b) Überspezialisierungen; c) Riesenwuchs; d) exzessive Größenentfaltung einzelner Organe (Disharmonien).

Prüfen wir zunächst die Kennzeichen a und d, also die Formabwandlungen typischer Merkmale und die Disharmonien, so muß der Rezentbiologe feststellen, daß fast alle artenreichen rezenten Tiergruppen diese Erscheinungen der Typolyse zeigen und zwar in noch stärkerem Ausmaß als etwa die Ammoniten vor ihrem Aussterben. Besonders eindrucksvoll zeigen sie die Araneae (also die Webspinnen), unter den Insekten die Orthopteren, Rhynchoten, Coleopteren, Hymenoptera, Diptera, Collembola, unter den Krebsen die Isopoda, Amphipoda, Cladocera, un-

ter den Würmern die Polychaeta, Rotatoria, Gastrotricha, unter den Mollusken die Cephalopoda Dibranchiata, Gastropoda, Lamellibranchiata, und unter den Wirbeltieren die Teleostei (Tiefseefische, Pediculati, Zeorhombiformes, Gasterostei-formes mit Schlangennadel, Fetzenfisch), Squamata (Agamen, Chamaeleons) usw. usw.

Es scheint also zunächst eine Beziehung zwischen der Artenzahl einer Organismengruppe und ihrer Formendivergenz gegenüber der Ausgangsform zu bestehen. Artenarme Gruppen (sofern es sich nicht um Restarten ehemals umfangreicher Gruppen handelt) besäßen demnach geringe Formendivergenz, artenreiche starke Formendivergenz. Es dürften demnach, wenn diese einfachste Erklärung zuträfe, Stämme die Erscheinung der Formenverwilderung zeigen, wenn sie artenreich geworden sind. Diese Folgerung scheint — das genaue Urteil muß hier dem Paläontologen überlassen bleiben — in großen Zügen zuzutreffen. Die Rhynchocephalen haben, obwohl sie bis auf eine rezente Restform ausgestorben sind, auch in ihrer Blütezeit eine geringe Artenzahl, aber auch eine geringe Formendivergenz entfaltet, dasselbe gilt von den Tapiridae, Rhamphorhynchoidea, Epiophlebidae usw.

Aber sicher sind Artenvermehrung und Formendivergenz nicht völlig proportional verlaufende Erscheinungen. Das geht schon aus der Betrachtung der rezenten Gruppen hervor. Es gibt rezente Gruppen mit hoher Artenzahl aber relativ geringer Formendivergenz, besonders wenn man in erster Linie die Körperformen berücksichtigt. Hierher gehören unter den Wirbeltieren die Anura, die trotz ihrer hohen Artenzahl eine viel geringere Formdivergenz zeigen als die artenarmen Urodela, es gilt ferner für die Schlangen gegenüber den Lacertilla, für die Nematoden gegenüber den Gastrotrichen, für die Oligochaeten gegenüber den Polychaeten.

Schon diese Fälle deuten auf eine weitere Beziehung, nämlich die zwischen der Formdivergenz und der Zahl der von einem Stamm besiedelten Lebensräume oder besser der von ihm entwickelten Lebensformtypen (vergl. REMANE 1943). Die meisten der oben genannten Beispiele artenreicher aber relativ formkonstanter Gruppen betrafen Stämme, die einen Bewegungstyp erworben hatten, der mit nur geringen Änderungen des Bewegungsprinzips die Besiedelung einer Vielzahl von Lebensstätten (Biotope) ermöglichte. Das gilt von dem Bewegungstyp der Anura, der sowohl ein Schwimmen, ein Springen auf der Erde und auf Bäumen, sowie ein Graben gestattet; alle Funktionen allerdings in geringem Intensitätsgrad. Ähnliches gilt von der dorsoventralen Schängelbewegung der Nematoden und der lateralen Schängelbewegung der Schlangen. Bleibt also ein Tierstamm in einem Lebensformtyp konstant, so kann er trotz hoher Artenzahl geringe Formdivergenz aufweisen. Nun bilden sich ja für die Hauptfunktionen: Bewegung, Ernährung, Fortpflanzung, Resistenz weitgehend unabhängige Lebensformtypen aus, infolgedessen kann ein Tierstamm in einem Lebensformtyp einheitlich bleiben, in einem anderen aber vielgestaltig, also formdivergent werden. So sind z. B. die Nematoden in ihrem Bewegungsformtyp im Verhältnis zu ihrer Artenzahl relativ konstant, in ihren Ernährungsformtypen und somit in der Gestaltung der Mundhöhlenbewaffnung und im Bau des Pharynx vielgestaltiger als etwa die Gastrotrichen; die Schlangen sind in der äußeren Körpergestalt einheitlicher als die Lacertillier, in der Art der Beutebewältigung aber vielgestaltiger (man denke an *Python*, *Dasypeltis*, *Tropidonotus*, *Vipera*), so daß sie in den Organen der Nahrungsaufnahme gleichfalls

eine größere Formdivergenz aufweisen als die Lacertilia. Formdivergenz einer Gruppe kann also an einzelnen Organen und in einzelnen Körperbezirken ganz verschieden sein.

Auch zwischen den verschiedenen Entwicklungsstadien kann die Formdivergenz sehr verschieden werden, wenn Jugendstadien und Erwachsene verschiedene Lebensräume besiedeln und dementsprechend verschiedene Lebensformtypen entwickelt haben. Das ist besonders auffällig bei einigen Insektenordnungen, bei denen die ökologische und ethologische Amplitude der Larvenformen viel größer ist als die der Imagines. Sofort ist auch die Formdivergenz bei den Larvenstadien größer als bei den Imagines. Das gilt schon für die Ephemera, deren Larven entsprechend der Lebensweise an Pflanzen, im Boden von Fließgewässern oder auf Steinen ganz verschiedene Formtypen entwickelt haben bei weitgehender Konstanz der Imaginalorganisation, das gilt ferner für die Diptera, Hymenoptera u. a. Es besteht also kein Zweifel, daß die Entstehung einer starken Formdivergenz von der ökologischen Besetzung verschiedener Lebensräume bei gleichzeitiger Entfaltung der diesen adäquaten Lebensformtypen abhängt. So ist die starke „Typolyse“ der artenarmen Ctenophoren zu verstehen. In der nur ca. 90 Arten umfassenden Klasse finden wir den Ballontyp der Planktonen (*Cydidpe*), dem Strecktyp der Planktonen (*Cestus*), der Flossentyp der Nektonten (*Bolinopsis*), den depressiformen Kriechtyp der Benthonten (*Coeloplana*) u. a.

Nun ist zweifellos die Erreichung einer starken oekologischen Formdivergenz erst nach einer längeren Entwicklungsphase eines Tierstammes möglich, obwohl die Entfaltung der Drepanidae auf Hawaii und der Geospiza-Gruppe auf den Galapagos-Inseln zeigt, daß der Zeitraum nicht groß zu sein braucht. Man kann also immerhin starke oekologische Formdivergenz mit starker Ausprägung der Lebensformtypen als ein Reifestadium eines Stammes betrachten, ohne daß aber irgend eine Beziehung zum Stammestod gegeben ist.

Wir werden also alle diejenigen palaeontologischen Formdivergenzen als „typolytisch“ im Sinne eines bevorstehenden Stammestodes ausschalten müssen, die irgendwie auf Lebensformtypen zurückführbar sind. Das dürfte für die Formvarianten der Ammoniten und Nautilen-Gehäuse gelten; selbst die scheinbar bizarre Knäuelform des Gehäuses von *Nipponites* kann — wie es ja auch meist geschieht — einem Lebensformtyp sessiler Schalenträger zugezählt werden, wie er ja bei Gastropoden und Serpuliden in analoger und z. T. langlebiger Parallelform auftritt. Es sei auch noch darauf hingewiesen, daß die Gastropoden und Foraminiferen, ebenso wie die erwähnten Serpulidae, eine größere Formdivergenz der Schalen erworben haben, ohne daß sich eine Beziehung zwischen Formdivergenz und Aussterben der Stämme ergäbe.

Sofern natürlich die starke Ausprägung eines Lebensformtyps eine Spezialisierung auf einen engen spezifischen Lebensraum oder eine enge Lebensweise im Gefolge hat, führt die Ausbildung solcher Lebensform-Extremtypen zu einer Gefährdung dieser Arten bei schnellem Wechsel des Lebensraumes. Spezialisierung bedeutet ja bessere Ausnutzung der Gegebenheiten eines Lebensraumes oder einer Lebensweise. Ihre Ausbildung setzt eine Konstanz des Lebensraumes oder der Lebensweise voraus. Weicht diese Konstanz einem schnellen Wechsel der Bedingungen, so werden spezialisierte Arten durchschnittlich gefährdeter sein als Arten mit breitem Lebensraumpotential. In diesem Falle gilt aber die erhöhte Auslöschung spezialisierter Linien nur für diese selbst, nicht für den

ganzen Stamm, der einzelne spezialisierte Linien hervorgebracht hat. Auf die meist zu einfach gesehene Beziehungen zwischen Spezialisierung und Aussterben soll an anderer Stelle eingegangen werden.

Wir müssen die exzessive Größenentfaltung einzelner Organe (Disharmonien) noch näher betrachten. Diese quantitative Entwicklung einzelner Organe oder Teile des Körpers kann auf sehr verschiedenen Wegen entstehen.

a) Zweifellos entsteht ein Teil dieser Exzessivbildungen in Zusammenhang mit der Lebensweise oder den Anforderungen des Lebensraumes, gehört also zu den eben behandelten Lebensformtypen. Als Beispiele nenne ich die verlängerten Beine vieler „Watvögel“, die Verlängerung des Halses bei Schwänen, Flamingos, die verlängerten Finger der Fledermäuse, der exzessive Fuß und die Lappenbildungen des Räderorgans bei sessilen Rotatorien, die sog. Schwebefortsätze vieler Planktonen usw.

b) Ein Teil dieser Exzessivbildungen sind sekundäre Geschlechtscharaktere. Meist sind die Männchen die Träger der Exzessivbildungen. Das gilt für die großen Stoßzähne der Elefanten, die Zähne von Babirussa, Pavianen, Federvergrößerungen und Hautlappen bei den Vögeln, Hornbildungen und Mandibularverlängerungen bei Käfern (*Lamellicornia*), die große Schere der Winkerkrabben (*Uca*) usw. Es ist kein Zweifel, daß viele dieser Exzessivbildungen schon durch ihren Materialverbrauch und ihr Gewicht eine Belastung des Trägers darstellen. Gleichwohl haben diese Organe eine wichtige Funktion, sei es, daß sie als „betont männliche Charaktere“ eine anziehende Signalwirkung auf die Weibchen ausüben (Winkerkrabbel), oder gleichgeschlechtlichen Konkurrenten gegenüber als Waffen oder auch nur als Imponiermittel wirken (die Paviane entblößen ihre großen Eckzähne bei der Drohgebärde). Schließlich kann ihre Bildung durch die Geschlechtshormone mitbedingt sein, so daß ihre starke Entwicklung Konsequenz einer starken Hormonwirkung ist. In allen diesen Fällen hätten die Exzessivbildungen noch eine wichtige Funktion, die allerdings erst bei genaueren biologischen und physiologischem Studium erkennbar wird. Natürlich kann ihre belastende Wirkung ihre positive Bedeutung übersteigen, wenn die Umweltbedingungen die notwendige Materialbeschaffung für die Exzessivbildungen nicht mehr gestatten.

c. Eine Sondererklärung ist für die Überschubbildungen des Kalkskelettes bei Meerestieren möglich. Die Kalksättigung des Meerwassers ist ja regional sehr verschieden, sie ist an der Oberfläche stärker als in der Tiefe, in warmem Meere höher als in kaltem und kann in warmen Gebieten 300 ‰, also einen hohen Übersättigungsgrad erreichen (WATTENBERG 1936, 1937). Die Kalkausscheidung durch Organismen erfolgt umso leichter, je stärker das Meerwasser übersättigt ist; es kann dann Kalk als Überschubbildung anfallen und in mannigfachen Ausscheidungen deponiert werden. Exzessive Kalkfortsätze oder -skelette können also überall in warmen Meeresgebieten leicht entstehen und werden daher in warmen Perioden mit weiten Flachmeeren besonders gehäuft auftreten. Da die biologische Bedeutung dieser Kalküberschubbildungen meist gering ist, können sie bei Wechsel der Existenzbedingungen leicht rückgebildet werden.

d. Allometrisches Wachstum von Einzelteilen kann bei eintretender Wachstumsverlängerung zu einseitiger Vergrößerung von Einzelstrukturen führen (vgl. RENSCH, HERSH.). Alle Strukturen, die in ihrer Wachstumsintensität beim normalen Wachstumsabschluß des Tieres noch in ansteigender Entwicklung waren,

werden bei Verlängerung der Wachstumsphase der Tierart proportional stärker vergrößert werden als Strukturen, deren Entfaltungskurve beim Wachstumsabschluß absteigend oder direkt proportional dem allgemeinen Wachstum erfolgte.

Selbst wenn wir nicht die Breite der Formdivergenz, sondern die Exzessiventwicklung einzelner Strukturen als Ausgangspunkt der Betrachtung wählen, finden wir also eine Vielzahl von Möglichkeiten, ihr Vorhandensein ohne Annahme eines inneren Altersprozesses, einer Typolyse aus inneren zyklischen Veränderungen zu erklären. Ob diese Erklärungen ausreichen oder stets das Richtige treffen, ist natürlich nicht nachweisbar, aber die Beweismöglichkeit innerer typologischer Prozesse als Vergreisung durch solche Exzessivbildungen wird durch sie hinfällig.

Das Wort *Überspezialisierung* wird in der phylogenetischen Literatur viel gebraucht; meist in dem Sinne, daß ein Organ oder eine Struktur sich über das anpassungsgemäße Optimum hinaus entwickelt habe und „unzweckmäßige“ Größe und Form erreicht habe und zwar aus innerem Entwicklungsantrieb, der, einmal in Gang befindlich, über das Ziel hinausgeschossen sei. In diesem Sinne ist *Überspezialisierung* bisher nirgends bewiesen; sie wäre es, wenn ein Organ, das auf eine bestimmte Lebensweise eingestellt ist, sich phylogenetisch auch dann noch weiter entwickelt hätte, wenn das Tier seine Lebensweise gewechselt hat, also wenn ein Landtier nach Übergang zum Wasserleben noch seine mit dem Landleben zusammenhängenden Strukturen weiter ausbilden würde. Solche Fälle sind nicht bekannt.

Das Problem der Größensteigerung schließlich erfordert eine ausführlichere Behandlung, als ich sie hier geben kann. Auch hier gibt es aber schwerwiegende Gründe (vergl. RENSCH) gegen eine Heranziehung dieser Erscheinung als Beweis einer inneren Entwicklungsgesetzlichkeit.

Insgesamt ergibt sich also, daß die für die „Typolyse“ aufgeführten Erscheinungen auch aus anderen Entwicklungsvorgängen ableitbar sind und nicht eine Altersphase in einem zyklischen Entwicklungsablauf beweisen. Es wird allerdings zugegeben, daß viele dieser Abläufe eine Gefährdung der Art bei plötzlichem Lebensraumwechsel mit sich bringen, aber das ist die Konsequenz jeder Anpassung an „spezielle“ Lebensverhältnisse. Diese Entwicklungsabläufe können also unter bestimmten Bedingungen die Aussterbewahrscheinlichkeit erhöhen, sind aber in ihrer Deutung als Folgen einer inneren Alterung des Stammes ganz unsicher.

Das Problem des Aussterbens fossiler Lebewesen erscheint dem Biologen überhaupt unlösbar, nicht weil es keine Erklärung gibt, sondern weil es zu viele Erklärungsmöglichkeiten gibt. Welche von ihnen für einen Einzelfall — etwa das Aussterben der Flugsaurier oder Ammoniten — zutrifft, ist nicht entscheidbar. Aussterben einer Tierart entsteht ja bei jeder Störung der Harmonie zwischen Organismus und Umwelt, die die durchschnittliche Vermehrungsrate eines Paares unter den Wert 2 senkt. Die Auslösung dieser Störung kann an einer selbst für den Rezentbiologen am rezenten Material schwer erkennbaren Stelle des biologisch-ökologischen Gleichgewichts liegen. Selbst in einem so konstant und einheitlich erscheinenden Lebensraum wie dem Meerespelagial gibt es solche Störungsmöglichkeiten in Fülle. Temperaturänderungen können das Kalksystem verändern, Flachmeerperioden bringen eine Erweiterung der Existenz von Bodenpflanzen und daher einen Nahrungszuschuß in Gestalt von Detritus für das Pelagial, Verschwinden der Flachmeere senkt den Detritusgehalt, geringer Vertikalaustausch der Wassermassen bringt eine unfruchtbare Ansammlung der Nähr-

stoffe in den Tiefen, starker Vertikalaustausch durch Strömungen erneuert den Nährstoffgehalt in der durchleuchteten Zone und vervielfacht die Existenzmöglichkeiten. Auch Eindringen neuer Tiergruppen ins Pelagial verändert durch Nahrungskonkurrenz usw. die biologischen Faktoren des Lebensraumes oft so tiefgreifend, daß eine völlige Revolution der Existenzbedingungen eintreten kann.

Von den heute „entscheidenden“ Lebewesen des Meeresplanktons sind die Copepoden sicher erst im Mesozoikum Meeresplanktonen geworden, späte Formen dieses Lebensraumes sind auch die Pteropoden, Teleostier u. a. Jede dieser Invasionen hat sicher das vorher vorhandene Gleichgewicht der Biozönose empfindlich gestört. Wie eine Tierart oder ein ganzer Tierstamm auf solche Störung reagiert, ist einmal von der Geschwindigkeit der Wandlung abhängig (kurzfristige Wandlungen können zum Aussterben führen, langfristige zur Anpassung), weiterhin von der Reaktionsfähigkeit, der Plastizität, der betreffenden Art oder Gruppe. Daß diese Plastizität verschieden ist, ist unbestreitbar. Es kann sogar ökologische und organisatorische Plastizität verschieden sein. Die Skorpione haben geringe organisatorische Plastizität, sie haben sich seit dem Silur kaum verändert, sie waren aber ökologisch so plastisch, daß sie noch heute ein zwar homogener, aber artenreicher Tierstamm sind. Die Teleostier, Säugetiere u. a. sind organisatorisch und ökologisch plastische Gruppen. Dafür, daß die Plastizität am Anfang eines Tierstammes steht, die Erstarrung oder gar Verwilderung am Ende, lassen sich meiner Meinung nach keine genügenden Beweise erbringen. Es kann dies der Fall sein, aber es scheint nur jede mögliche Variation des Verhaltens gegeben zu sein. Ich komme also zur Verneinung der in der Überschrift gestellten Frage.

Ich erkenne aber an, daß die Cyklentheorie der Stammesgeschichte sicher eine stark anregende Wirkung gehabt hat und hat. Sie hat das Problem der Entfaltungstypen der Stämme voll zum Bewußtsein gebracht, und über diese Fragen werden wir nach den ersten Schematisierungen des wirklichen Sachverhaltes dank der im Gang befindlichen Forschung, bald über reichliches Material verfügen (vergl. SIMPSON, ROMER u. a.).

#### Schriften

- BEURLEN, K.: Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre. Jena 1937.  
HERSH, A.: Evolutionary relative growth in Titanotheres. — Amer. Naturalist, 60. 1934.  
REMANE, A.: Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Oekologie. Biologia generalis, 17. 1943.  
RENSCH, B.: Neuere Probleme der Abstammungslehre. Stuttgart 1947.  
ROMER, A.: Time Serial and Trends in animal Evolution. In Genetics, Paleontology and Evolution. New Jersey 1949.  
SCHINDEWOLF, O.: Grundfragen der Paläontologie. Stuttgart 1950.  
SIMPSON, G.: Tempo and Mode in Evolution. New York 1944.  
SIMPSON, G.: Rates of Evolution in Animals. In Genetics, Paleontology and Evolution. New Jersey 1949.  
WATTENBERG, H.: Die Bedeutung anorganischer Faktoren bei der Ablagerung von Kalziumkarbonat im Meer. Geol. Meere u. Binnengewässer. 1. 1937.  
WESTOLL, T. St.: On the Evolution of Dipnoi. In Genetics, Paleontology and Evolution. New Jersey 1949.