Zeitschrift: Eclogae Geologicae Helvetiae
Herausgeber: Schweizerische Geologische Gesellschaft
Band: 81 (1988)
Heft: 3

Artikel: Makroevolution in Langzeitseen
Autor: Gorthner, Albrecht
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-166211

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 18.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Eclogae geol. Helv.	Vol. 81	Nr. 3	Seiten 915–921	Basel, Dezember 1988

Makroevolution in Langzeitseen

Von ALBRECHT GORTHNER[1])

1. Makroevolution

Zu Beginn des Jahrzehnts tauchte der Begriff Makroevolution verstärkt in der angloamerikanischen Fachliteratur auf (STANLEY 1979; LANDE 1980; SCHOPF 1980; SMITH 1981; MADERSON et al. 1982). Nachdem Paläontologen und Biologen eine Vielzahl von Spezies beschrieben, benannt und in systematischen Zusammenhang gebracht hatten, stellte sich – zunehmend mit den effektiveren EDV-Möglichkeiten bei diesen grossen Datenmengen – die Frage, ob Lebensdauer bzw. Frequenz der Entstehung von Taxa selbst einer Regelhaftigkeit in der Erdgeschichte unterlägen. Eine Notwendigkeit für einen Begriff «Makroevolution» würde bestehen, wenn der genetische Ansatz neodarwinistischer Evolutionstheorie nicht genügte, um alle phylogenetischen Ordnungsstrukturen zu erklären. Weitab von einer (Makroevolutions-)Theorie bemühen sich heute vor allem Paläobiologen noch um die Klärung dieser Notwendigkeit.

Die Frage der Emergenz höherer Taxa über dem Artniveau ist keine Frage der modernen Genetik, aber ein alltägliches Problem der Paläontologie. Die Absicht des folgenden Artikels ist es, zur holistischen Sichtweise von Evolution beizutragen – in Ergänzung zum gängigen genetisch-meristischen Paradigma in der Biologie. Mit «Makroevolution» wird hier die Frage nach höheren Ordnungsstrukturen in der Phylogenie gestellt, und am Beispiel von Gastropoden in Langzeitseen soll ein geeigneter Ansatzpunkt diskutiert werden.

2. Langzeitseen und ihre Faunen

In der Regel sind Binnenseen emphemere Gebilde mit einer Lebensdauer von weniger als 20000 Jahren. Jedoch unter speziellen geologischen Bedingungen – zum Beispiel in Grabenbruchzonen der Kontinentalplatten – werden sogenannte Langzeitseen mit kontinuierlichem Wasserkörper über 100000 bis Millionen von Jahren möglich. Darunter fallen Tanganjika-, Baikal-, Titicaca-, Biwa-, Inlé- und Ohridsee. Sie alle zeichnen sich auch durch biologische Besonderheiten aus, durch ihre hochgradig endemischen und artenreichen Faunen quer durch alle Taxa sowie durch morphologisch komplexe Organismen (d. h. taxonomische und morphologische Diversität). Der Endemismus erstreckt sich auf höhere Taxa bis zur Familie. Morphologische Komplexität zeigt sich beispielsweise in für Süsswasserorganismen extremen Skulpturbildungen bei Gastropoden (BOSS 1978).

[1]) Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Sigwartstrasse 10, D–7400 Tübingen.

Langzeitseen sind also Orte weitreichender Evolution. Ein kausaler Zusammenhang zwischen Stabilität des Biotops und Artdiversität ist durch Koevolution mit fortschreitender stenöker Einnischung nach intralakustrischer Speziation herzustellen (SANDERS 1968; BRETSKY & LORENZ 1970; HUBENDICK 1952).

Teilweise haben diese endemischen Arten in Langzeitbiotopen relativ unverändert überdauert, während sie in der Umgebung ausgestorben sind (Relikt-Endemismus). Überwiegend unterlagen sie aber einer evolutiven Abwandlung mit Speziationsereignissen (Entstehungs-Endemismus). Dass dies innerhalb eines einzigen zusammenhängenden Wasserkörpers möglich ist, belegen Untersuchungen zur Variabilität und Verbreitung (GORTHNER & MEIER-BROOK 1985; JOHNSTON & COHEN 1987; BROOKS 1950; HUBENDICK 1960).

3. Bedingungen der Untersuchung von Evolution bei Gastropoden in Langzeitseen

Die theoretische Behandlung des Problems fällt unter die Island-Isolation-Theorie (MAC ARTHUR & WILSON 1967). Binnenseen sind für Süsswassertiere das, was für Landtiere Inseln sind: relativ kleine, voneinander isolierte Lebensräume.

Binnenseen sind – relativ zum marinen Lebensraum – für evolutions- und populationsbiologische Studien gut geeignete Biotope

— durch ihre räumliche Abgrenzbarkeit,
— durch ihr weniger komplexes Ökosystem,
— durch ihre leichte Zugänglichkeit.

Gastropoden sind eine für evolutions- und populationsbiologische Studien gut geeignete systematische Gruppe

— durch ihre benthische Lebensweise mit geringer Ortsbewegung,
— durch leichte Quantifizierbarkeit von Schalenparametern,
— durch hohe Individuendichte,
— durch subrezente bzw. fossile Erhaltungsfähigkeit.

Langzeitseen sind Orte weitreichender (Makro-)Evolution.

Makroevolution lässt sich an Gastropoden in Langzeitseen gut studieren (GORTHNER 1984a; WILLMANN 1981; WILLIAMSON 1981; MENSINK 1984) durch die Erfüllung oben genannter Kriterien im Zusammenhang mit dem Vorhandensein langer Zeiträume.

4. Der Ohridsee als biologisches Unikat in Europa

Der Ohridsee in Makedonien ist der einzige typisch ausgeprägte Langzeitsee in Europa. Seine Fauna ist hochgradig endemisch, artenreich und morphologisch komplex (STANKOVIC 1960).

Durch eine bewusst gewählte Verengung des Betrachtungshorizonts auf die systematische Gruppe der Gastropoden und die morphologische Ausprägung der Gehäuse derselben lässt sich im geographisch weitgesteckten Rahmen innerhalb Europas die Fauna des Ohridsees auch quantitativ differenzieren. Eine Untersuchung in dieser Allgemeinheit ist möglich durch die relativ geringe Artenzahl des Taxons, guten systematischen und

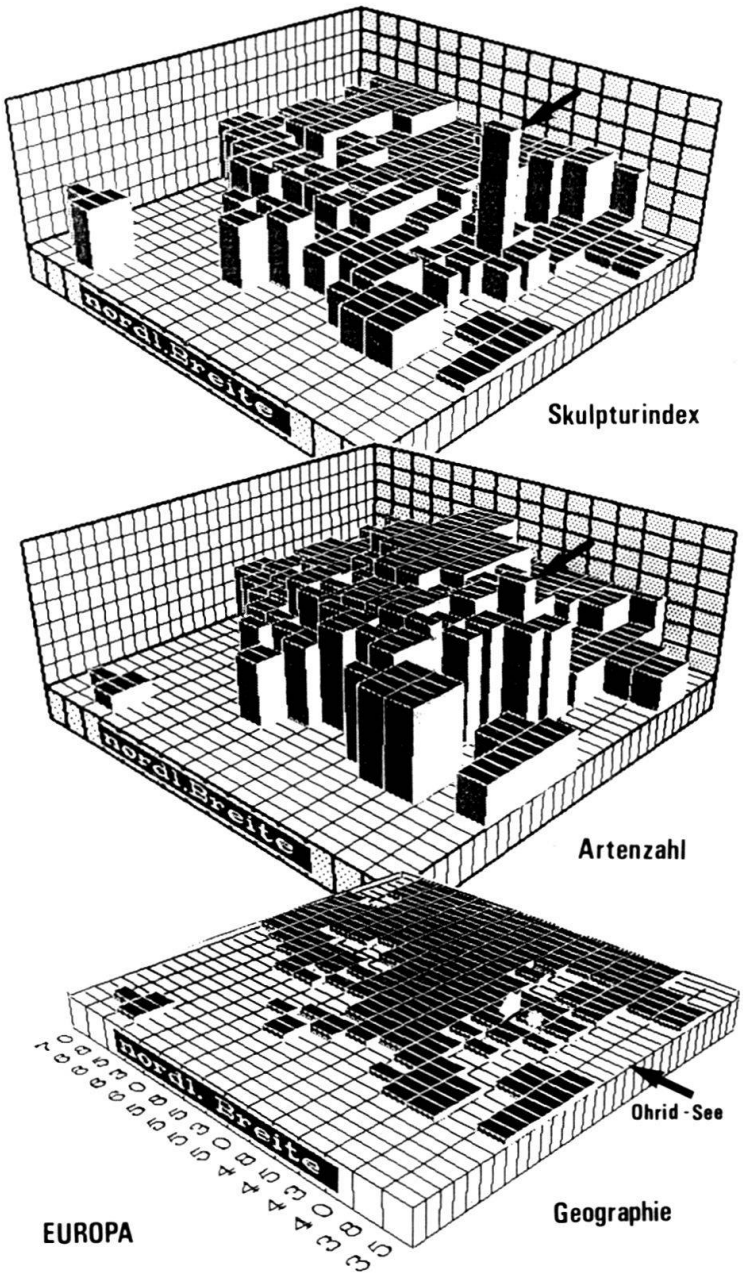

Fig. 1. Limnische Gastropodenfauna Europas. Nach Verbreitungsangaben der Limnofauna Europaea (ILLIES 1978) wurden 164 Arten von Süsswassergastropoden mit einem Raster von 2,5° × 2,5° arealbezogen ausgewertet. Neben der Summe der Arten pro Flächeneinheit (Mitte) wurde auch ein Skulpturindex (oben) errechnet. Für jede Art wurden 16 Skulpturparameter der Gehäuse – betreffend Pigmentierung, Periostracum, Schalendicke und Querschnittsform – bestimmt und aufsummiert. Im Diagramm sind die arithmetischen Mittelwerte der Skulpturindizes der regionalen Faunen dargestellt. Sowohl die taxonomische wie auch die morphologische Diversität von Süsswassergastropoden in Europa ist im Gebiet des Ohridsees in Makedonien (siehe Pfeile) am grössten.

biogeographischen Kenntnisstand in monographischer Zusammenfassung (ILLIES 1978) und die Benutzung eines Tabellenkalkulations- und Graphik-Programmes an einem Personal-Computer.

Damit ist (in Fig. 1, siehe Pfeile) die Gastropodenfauna des Ohridsees in Europa als «hervorragend» zu erkennen: Sie besitzt höchste taxonomische und morphologische

Diversität. Hieraus erhebt sich die Frage nach kausalen Bedingungen der (Makro-) Evolution gerade in diesem See. Um aus dem Einzelfall eine Regel zu gewinnen, ist es nötig, vergleichbare Beispiele an anderem Ort (GORTHNER, in Vorb.) und auch zu anderer erdgeschichtlicher Zeit – wie im folgenden Kapitel – heranzuziehen.

5. Makroevolution im Steinheimer Becken

Ein paläontologisches Beispiel eines Langzeitsees ist das Steinheimer Becken (Süddeutschland). In dem durch Meteoriteneinschlag entstandenen Krater existierte im oberen Miozän (15 Mio. J.) über mindestens einige 100000 Jahre ein See, in dem die Gastropodenart *Gyraulus kleini* (Planorbidae) eine weitreichende evolutive Diversifikation erfuhr (Fig. 2) (HILGENDORF 1867; MENSINK 1984). Der gut dokumentierte Fossilbericht gibt die Möglichkeit, die Entwicklung eines Langzeitsees (bzw. zu einem solchen) zu verfolgen. Eine aktualistische biologische Vergleichsmöglichkeit bieten die rezent im Ohridsee lebenden Gyraulen, die eine konvergent entstandene Gehäusemorphologie und viele weitere Gemeinsamkeiten zur Steinheimer Biozönose zeigen (GORTHNER 1984b). Die Steinheimer Schneckensande enthalten Schalenmaterial in grosser Menge, welches statistische Auswertungen von Schichtpopulationen erlaubt (LINDENBERG & MENSINK 1979). Die Überlieferung zeigt nur wenige Schichtlücken. Mehrere Speziationsereignisse sind in allen morphologischen Übergängen überliefert. Hier wird eine mikroskopische Betrachtung makroevolutiver Abläufe möglich. Eine vorläufige qualitative Interpretation und Synthese von Daten kann in folgenden Hauptpunkten zusammengefasst werden:

a) Morphologie

Aus der Kenntnis lebender Gastropoden – besonders *Gyraulus* – und ihrer intraspezifischen Variationsbreite ist eine Deutung der Abwandlung als allein durch die Umwelt hervorgerufene Modifikation völlig auszuschliessen. Der Grad morphologischer Abwandlung hat in der Steinheimer Evolutionsreihe ein Mass erreicht, welches bei Unkenntnis der Zwischenglieder nach gängiger paläontologischer Praxis zumindest zur Errichtung einer eigenen Gattung nötigen würde. Untersuchungen der Skulptur des Embryonalgewindes Steinheimer Gyraulen zeigen eine starke Vermehrung der Streifen (ein für Planorbiden synapomorphes Merkmal) auf ein Mass, wie es bei rezenten Gattungen der Familie nicht gefunden wurde (GORTHNER, in Vorb.).

b) Trend zur Komplexität

Es gibt einen Entwicklungsstand zu erhöhter Schalenkomplexität (Fig. 2). Dieser wird in der Zeit starker Regression des Sees mit gewissem Salinitätsanstieg unterbrochen. Danach wiederholt sich der morphologische Trend der Schalenabwandlung (von *G. revertens* zu *G. supremus*) nochmals. Der phylogenetische Übergang zwischen beiden Abschnitten wird durch eine relativ kleine und einfach gebaute Art (*G. oxystoma*) bewältigt, während der grosse, hochgewundene und komplex skulpturierte (spezialisierte?) *G. trochiformis* ausstirbt.

c) Akzeleration und Stasis

Mit Methoden multivariater Statistik (Canonische Variate) lässt sich zeigen, dass die Entwicklungsgeschwindigkeit im Sinne von Stasis und Akzeleration schwankte, dass die Entwicklungsreihe aber auch Phasen mit gleichmässigem Übergang aufweist (LINDENBERG & MENSINK 1979). Somit kann weder das punktualistische noch das gradualistische Evolutionsmodell (GOULD & ELDREDGE 1977) in reiner Form angewandt werden.

d) Variabilität und Speziation

Die Entstehung einer neuen Art ist von einer erhöhten morphologischen Variabilität der Stammart begleitet. Erhöhte Variabilität tritt auch vor dem Aussterben der letzten Art der Stammreihe auf (MENSINK 1984, S. 48).

e) Emergenz – Latenz – Expansion

Eine neue Spezies tritt zunächst als Übergangsform auf (Fig. 2). Erst nach zwischenzeitlichem Verschwinden setzt sie sich expansiv durch. Diese Latenzphase tritt in fünf von sechs Fällen auf. Hierfür gibt es weder stratigraphische noch ökologische Gründe.

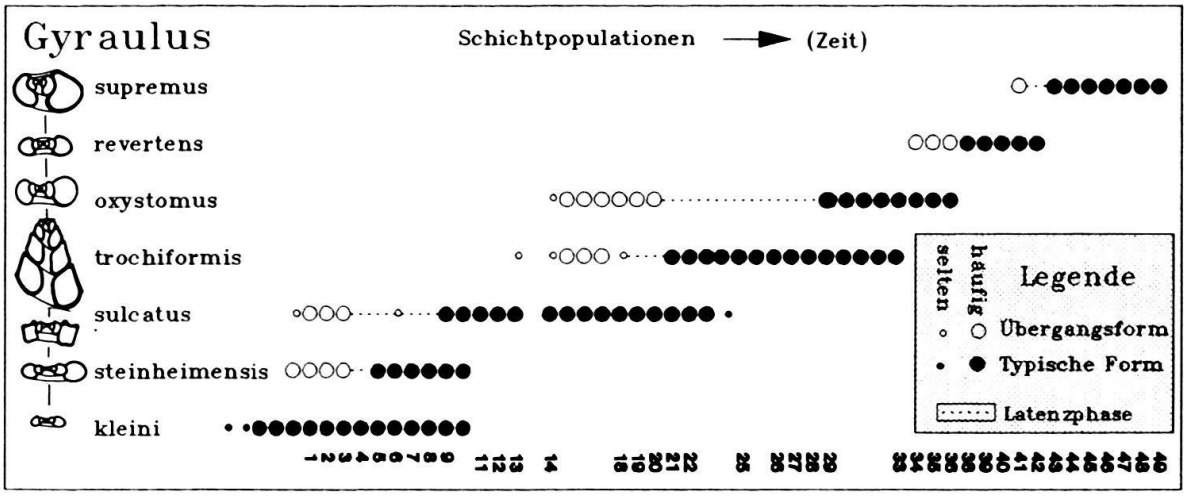

Fig. 2. Evolution von *Gyraulus kleini* (Gastropoda) im tertiären Langzeitsee von Steinheim, Süddeutschland (nach MENSINK 1984, verändert). Lebensdauer, Häufigkeit und Habitus der Arten. Die Gehäuseform ist im Querschnitt dargestellt. Besonders auffällig ist das Verschwinden der Arten kurze Zeit nach ihrer Entstehung – die sogenannte Latenzphase – bis zur erneuten expansiven und dominierenden Entfaltung.

6. Das Evolon-Modell synergetischer Entwicklung

Die Vollständigkeit der Überlieferung lässt im Falle des Steinheimer Beckens besonders für die kurzzeitige Phase der Artentstehung mikroskopische Einblicke zu. Auffällig ist vor allem die Latenzphase einer Spezies kurz nach ihrer Entstehung. Hierfür gibt es

Tabelle 1: *Synergetische Entwicklung besteht (nach* MENDE & PESCHEL 1981*) aus einem Zyklus mit sieben Phasen, welcher Evolon genannt wird. Für jede Phase gelten verschiedene physikalische Beschreibungsformen. Das Evolon-Modell kann zur Interpretation evolutionärer Phasenhaftigkeit, wie im Falle der Steinheimer Schneckenreihe, herangezogen werden.*

Evolon	Physikalische Beschreibungsform
7. Instabilität	Quasideterministisch, approximativ linear
6. Climax	Deterministische lineare Theorien
5. Reifung	Extremalprinzipien
4. Übergang	Stochastische Theorien
3. Expansion	Nichtlineare kinetische Theorien
2. Latenz	Nichtlineare kinetische Theorien
1. Durchbruch	Fluktuationsdynamik

keine evolutionsbiologische Erklärung. Eine gute Annäherung stellt jedoch das aus der synergetischen Theorie von Entwicklung stammende Evolon-Modell dar (Tab. 1) (MENDE & PESCHEL 1981). Die synergetische Entwicklungseinheit Evolon entspräche der evolutionsbiologischen Einheit Spezies. Besonders das regelmässige Durchlaufen einer Phase der Latenz (2) vor der Expansion (3) und einer Phase der Instabilität (7) (= Variabilität) vor dem Durchbruch (1) (= Speziation) würden ihre kausale Erklärung finden. Ein Evolon besteht aus sieben zeitlich aufeinanderfolgenden Phasen. Eine Korrelation mit evolutionären Phasen taxonomischer Einheiten sollte durch quantitative Betrachtungen weitergeführt werden.

Ein synergetischer Ordnungsprozess, der evolutionäre Einheiten wie Arten oder höhere Taxa selbst organisieren würde, gäbe einem Begriff «Makroevolution» einen theoretischen Hintergrund. Synergetik stellt den Anspruch, biologische Phänomene in einer allgemeinen Entwicklungstheorie mit einzubeziehen (HAKEN 1982). Diese Herausforderung verlangt eine Antwort interdisziplinärer Forschung auf biologischer Basis.

LITERATURVERZEICHNIS

BOSS, K.J. (1978): On the evolution of gastropods in ancient lakes. In: FRETTER, V., & PEAKE, J. (Hrsg.): Pulmonates (Vol. 2 A, S. 385–428). Academic Press, London.

BRETSKY, P.W. & LORENZ, D.M. (1970): Adaptive response to environmental stability: a unifying concept in paleoecology. In: YOCHELSON, F.L. (Hrsg.): Proc. of the North Amer. Paleont. Convention, 1969 (Vol. I, Part E S. 522–550). – Chicago.

BROOKS, J.L. (1950): Speciation in ancient lakes. – Quart. Rev. Biol. *25*, 30–60, 131–176.

GORTHNER, A. (1984a): Die Bedeutung der Steinheimer Schnecken für die Evolutionstheorie. – Mitt. dtsch. malak. Ges. *37*, 56–64.

— (1984b): *Gyraulus* (Gastropoda; Planorbidae) im Steinheimer Becken und Ohridsee – ein Vergleich als Beitrag zur Kenntnis der Ökologie und Evolutionsbedingungen. – Diplomarbeit, Tübingen.

GORTHNER, A., & MEIER-BROOK, C. (1985): The Steinheim Basin as a Paleo-Ancient Lake. In: BAYER, U., & SEILACHER, A. (Hrsg.): Sedimentary an Evolutionary Cycles (S. 322–334). – Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokio.

GOULD, S.J., & ELDREDGE, N. (1977): Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. – Paleobiology *3*, 115–151.

HAKEN, H. (Hrsg.) (1982): Evolution of Chaos and Order. – Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

HILGENDORF, F. (1867): Über Planorbis multiformis im Steinheimer Süsswasserkalk. – Mber. kgl. preuss. Akad. Berlin *1866*, 474–504.

HUBENDICK, B. (1952): On the evolution of the so-called thalassoid molluscs of Lake Tanganyika. – Ark. Zool. Stockholm (Ser. 2), *3*, 319–323.

— (1960): The Ancylidae of lake Ochrid and their bearing on intralacustrine speciation. – Proc. zool. Soc. Lond. *133*, 497–529.

ILLIES, J. (Hrsg.) (1978): Limnofauna Europaea (2. Aufl.). – Gustav Fischer, Stuttgart.

JOHNSTON, M. R., & COHEN, A. S. (1987): Morphological Divergence in Endemic Gastropods from Lake Tanganyika: Implications for Models of Species Flock Formation. – Palaios *2* (5), 413–425.

LANDE, R. (1980): Microevolution in Relation to Macroevolution. – Paleobiology *6*, 233–238.

LINDENBERG, H. G., & MENSINK, H. (1979): Multivariate Gruppierungsmethoden in phylogenetisch orientierter Paläontologie (am Beispiel von Gastropoden aus dem Steinheimer Becken). – Berliner Geowissensch. Abh. Reihe A, *15*, 30–51.

MAC ARTHUR, R.H., & WILSON, E.O. (1967): The Theory of Island Biogeography. – University Press, Princeton.

MADERSON, P. F. A., et al. (1982): The Role of Development in Macroevolutionary Change. In: Bonner, J. T. (Hrsg.): Evolution and Development (S. 279–312). Dahlem-Konferenzen 1982. – Springer.

MENDE, W., & PESCHEL, M. (1981): Structure-Building Phenomena in Systems with Power-Product Forces. In: HAKEN, H. (Hrsg.): Chaos and Order in Nature (S. 196–206). – Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

MENSINK, H. (1984): Die Entwicklung der Gastropoden im miozänen See des Steinheimer Beckens (Süddeutschland). – Palaeontographica Abt. A, *183* (1–3), 1–63.

SANDERS, H. (1968): Marine Benthic diversity: A comparative study. – Amer. Naturalist *102*, 243–282.

SCHOPF, T. J. M. (1980): Macroevolution: the fifth dimension? – Paleobiology *6*, 380–382.

SMITH, J. M. (1981): Macroevolution. Nature *289*, 13–14.

STANKOVIC, S. (1960): The Balkan lake Ohrid and its living world. – Junk, Den Haag.

STANLEY, S. M. (1979): Macroevolution. Pattern and Process. – W. H. Freeman, San Francisco.

WILLIAMSON, P. G. (1981): Palaentological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana Basin. – Nature *293*. 437–443.

WILLMANN, R. (1981): Evolution, Systematik und stratigraphische Bedeutung der neogenen Süsswassergastropoden von Rhodos und Kos/Ägäis. – Paläontographica Abt. A, *174*, 10–235.

Manuskript erhalten und angenommen am 23. August 1988.