

Exzessive Merkmale von Organismen. Luxus oder Notwendigkeit?

1. Einführung und Begriffe

Zu den charakteristischen Verlaufsformen der Evolution, für die sich analoge Entwicklungslinien in der Kulturgeschichte finden lassen, zählt neben der Rudimentation bzw. Reliktbildung und anderen Erscheinungen auch die sogenannte Luxurierung. In der Tradition von Otto Koenig (1968, 1970) wollen wir die biologische Evolution als Paradigma für die kulturelle Entwicklung des Menschen verstehen und in diesem Sinne luxurierende Merkmale von Organismen im Hinblick auf ihre Funktion und Entstehung betrachten.

Der Begriff Luxurierung hat seinen Ursprung im kulturgeschichtlichen Bereich und ist meistens assoziiert mit überflüssigen Bildungen und Ausprägungen, die einen gewissen Wohlstand voraussetzen. Eine solche Verknüpfung erschwert die vorurteilsfreie Betrachtung und Erklärung der biologischen Phänomene. Otto Koenig, dem wir sehr eindrucksvolle Beispiele einer Luxurierung von Uniformteilen verdanken (*Koenig, O., 1968, 12-15*), kommt zu dem Schluss, dass in der biologischen wie in der kulturellen Entwicklung „Luxurierungen nur dort entstehen, wo ein anfangs notwendiges Teilstück seine ursprüngliche Funktion mehr und mehr verliert und eine neue Funktion, etwa im Bereich der Erkennungssignale, des Imponierens usw. zu übernehmen vermag“. Diese Feststellung kommt einer Definition nahe; als solche ist sie meines Erachtens jedoch, wie zu zeigen sein wird, nicht umfassend genug. Sie verschweigt außerdem ein wichtiges Kriterium, nämlich dass es sich um aufwändige Entwicklungen handelt, die „über das funktionell Notwendige hinausschießen“. Diese von Bernhard Rensch (1977, 165) gewählte Charakterisierung enthält allerdings immer noch ein subjektives Moment, das einer objektiven Beschreibung der Phänomene im Wege stehen könnte; denn es ist eine Frage unseres Ermessens, ob die Entwicklung eines Merkmals über das notwendige Mass hinaus geht oder nicht. Dennoch neige ich einer Definition von „Luxurierung“ zu, die den Aspekt der übernormalen Ausprägung hervorhebt, und wähle, um vorschnellen Interpretationen vorzubeugen, zur Beschreibung „luxurierender“ Merkmale den häufig synonym verwendeten Begriff „exzessive“ Merkmale (z.B. *Rensch, 1977, 94*). Damit kommen wir übrigens der ursprünglichen Bedeu-

tung von luxuriäre (üppig wachsen) ziemlich nahe. Durch die Wahl eines möglichst neutralen Begriffs soll auch die Methode hervorgehoben werden, sich dem Phänomen Luxurierung über einen beschreibenden Zugang anstelle eines interpretierenden zu nähern.

Exzessive Merkmale finden sich in nahezu allen Tiergruppen und auch bei einigen Pflanzen. Betroffen sein können morphologische Strukturen, die Färbung, strukturelle und farbliche Musterbildungen und auch das Verhalten. Die Funktion exzessiver Bildungen ist häufig nicht ohne weiteres durchschaubar. In manchen Fällen erscheinen sie sinnlos oder gar zweckwidrig. Wir sprechen dann von atelischen bzw. dystelischen Strukturen. Selten ist die Funktion gesteigert; dann haben wir es mit hypertelischen Bildungen zu tun. In vielen Fällen geht die ursprüngliche Funktion des Merkmals verloren und wird durch eine Signal- oder Erkennungsfunktion ersetzt, wie Otto Koenig für die Luxurierungen von Uniformteilen zeigen konnte. Die nun folgenden Beispiele für Exzessivbildungen sollen unter drei verschiedenen Aspekten betrachtet werden: 1. der Funktion, 2. ihrer Herkunft und 3. der Ursache für ihre Entstehung.

2. Exzessive Merkmale und ihre Entstehung

Auf Madagaskar wächst eine Reihe von Orchideenarten, deren Blüten einen länglichen Sporn tragen, an dessen Grund sich Nektardrüsen befinden. Diese Arten werden von Schwärmern bestäubt, die mit ihrem Saugrüssel an die Nektardrüsen der betreffenden Orchideen gelangen. Unter den Orchideen fand sich die Art *Angraecum sesquipedale*, die einen exzessiv ausgeprägten Nektarsporn von fast 30 cm Länge trägt. Die Funktion dieses „übernormalen“ Organs war für die Entdecker rätselhaft. Es war Charles Darwin, der auf Grund dieser morphologischen Eigentümlichkeit der Pflanze die Existenz eines Schwärmers vorhersagte, der einen ebenso langen Saugrüssel besitzen müsse. Diese Schwärmerart wurde etwa 40 Jahre später tatsächlich auf Madagaskar entdeckt (Abb. 1). Sie erhielt den Namen *Xanthopan morgani praedicta*. Bei diesem Beispiel ist offensichtlich der Mechanismus der Koevolution im Spiel gewesen. In einem „Wettlauf“ zwischen Schwärmer und Orchidee hat sich in ständiger Neuanpassung sehr wahrscheinlich die allmähliche Verlängerung des Rüssels und des Nektarsporns vollzogen.

Evolutionsbiologen werden zu Recht einwenden, dass wir es hier nicht mit einem „klassischen“ Fall von Luxurierung zu tun haben. Auch Otto Koenig hätte vermutlich widersprochen. Schließlich müsste man alle extremen Ausformungen wie den Hals der Giraffe und andere Überspezialisierungen

hinzurechnen. Es zeigt sich wieder einmal, dass in der Natur fließende Übergänge vorherrschen, die unserem (angeborenen?) Bestreben zu einer strengen Systematisierung widerstehen. An den Organen der madagassischen Orchidee und ihres Bestäubers hat tatsächlich kein Funktionswandel stattgefunden. Die sehr spezifische wechselseitige Abhängigkeit der beiden Organismen birgt möglicherweise ein erhöhtes Risiko für ihr Fortbestehen. Im Zusammenhang mit anderen Exzessivbildungen wird dieser Aspekt erneut zu betrachten sein.

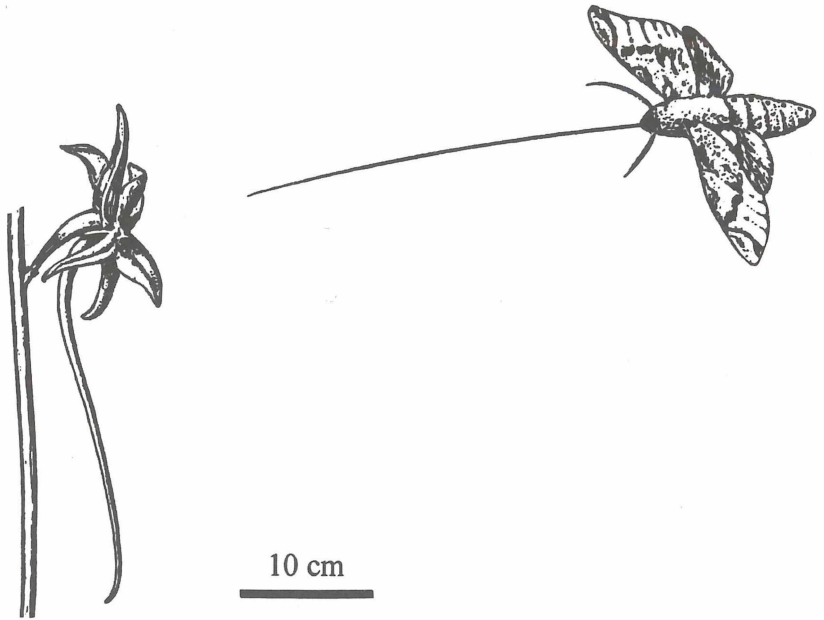


Abb. 1: Exzessive Bildung als Ergebnis von Koevolution. Die Orchidee *Angraecum sesquipedale* und ihr Bestäuber, der Schwärmer *Xanthopan morgani praedicta* von Madagaskar (aus *Unterricht Biologie* 100/8. Jahrg. Dez. 1984, p. 36-37).

2.1 Exzessive Bildungen mit nachgewiesener Funktion.

Die bekanntesten Fälle exzessiver Merkmale finden wir unter Vögeln mit ausgeprägtem Sexualdimorphismus. Die Männchen vieler tropischer Paradiesvögel tragen stark verlängerte Schmuckfedern, die aus verschiedenen Partien, Nackenfedern, Seitenfedern und häufig aus Schwanzfedern hervorgegangen sind. Auch einige Vogelarten der gemäßigten Breiten haben ein prachtvoll gefärbtes und gemustertes Kleid mit oftmals stark verlängerten oder seltsam geformten Federn. Diese morphologischen Merkmale sind mit

einem exzessiven Balzverhalten der Männchen verknüpft. Der indonesische Göttervogel *Paradisaea apoda* balzt unter Aufplusterung seiner rot gefärbten Rückenfedern und mit ausgebreiteten Flügeln kopfüber vor dem passiv verharrendem Weibchen (Beehler, B.M., 1990). Die Männchen vom Pfau und Argusfasan präsentieren ihr mit zahlreichen Scheinaugen geschmücktes „Rad“, das durch exzessive Entwicklung der Deckfedern des Schwanzes entstanden ist. Besonders bizarr geformt sind zwei den Körper nach hinten weit überragende Kopffedern des Wimpelträger-Paradiesvogels *Pteridophora alberti*. Extrem ausgebildet sind auch die Schwanzfedern und das Balzritual unseres heimischen Birkhahns. Der aufblasbare rote Kehlsack des Männchens vom Fregattvogel hat ebenfalls eine wichtige Funktion bei der Balz. Diese exzessiv entwickelten Merkmale haben also eine Signalfunktion für die innerartliche Kommunikation bekommen und wirken im Sinne der Instinktlehre hypertelisch wie übernormale Auslöser. Experimente an der Langschwanzwitwe *Euplectes progne*, einem Webervogel aus Kenia, haben gezeigt, dass die Länge der Schwanzfedern ausschlaggebend für den Fortpflanzungserfolg ist (Abb. 2). Zu ähnlichen Ergebnissen führten Versuche an unserer heimischen Rauchschnalbe (Möller, A., 1989). Neben ihrer Funktion für das Balzverhalten haben die Prachtkleider der Paradiesvögel eine Bedeutung für die Erkennung der arteigenen Partner. Sie schützen vor einer Verbastardierung, und fördern dadurch die Isolation sympatrischer Arten.

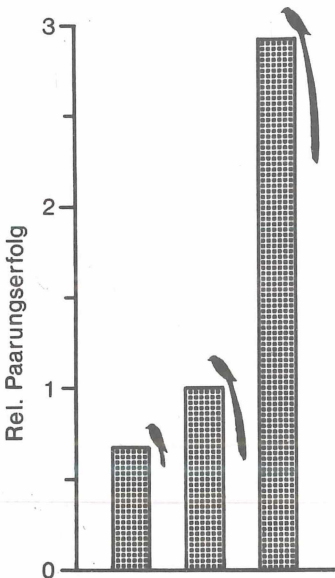


Abb. 2: Paarungserfolg des männlichen Witwenvogels *Euplectes progne* bei verkürzten, unveränderten und verlängerten Schwanzfedern. Als Paarungserfolg wurde die Anzahl der belegten Nester des jeweiligen Männchens gewertet (nach Anderson, M., 1982).

Der mittelamerikanische Quesal, *Pharomachrus mocinno* ist neben seinem roten Bauchgefieder durch die über 60 cm langen, intensiv grün gefärbten Schwanzfedern ausgezeichnet. Diese dienen den Herrschern der Azteken als Schmuck und Statussymbole, und noch heute ist der Vogel das Wappentier von Guatemala. Der Quesal ist ein Höhlenbrüter, und so gibt es keine andere Lösung als die Schwanzfedern aus der Öffnung herausragen zu lassen. Die Exzessivbildung hat in diesem Fall also schon ein funktionswidriges, dystelisches Moment. Doch ist dieses im Rahmen eines Kompromisses offenbar noch tragbar.

Die polygynen Männchen der Laubenvögel Neuguineas und Australiens bauen aus Zweigen kunstvolle Balzlauben, die mit farbigen Gegenständen und Blumen dekoriert werden, und locken damit die Weibchen zur Begattung an. Für den Bau und die Pflege der Lauben wird ein hoher Aufwand getrieben. Blumen werden regelmäßig erneuert, und nicht selten kommt es zwischen den Vögeln angrenzender Reviere zum Diebstahl der schönsten Dekorationsstücke (Richter, K., 1999, p. 279-282; vgl. auch Voland, E., 2003). Bei allen diesen Beispielen ist eine Funktion der Exzessivbildungen deutlich erkennbar. Ihre Entstehung ist durch innerartliche (sexuelle) Selektion und Isolation befriedigend erklärbar.

Ein besonderer Fall exzessiver Entwicklung liegt beim Sexualdimorphismus staatenbildender Termiten vor. Das Abdomen der Königin von Arten der Gattungen *Termes* und *Macrotermes* ist im Vergleich zu den anderen Kasten geradezu gigantisch vergrößert und auf die Funktionen der Fortpflanzung und chemischen Kommunikation reduziert (Abb. 3). Die Evolution hat hier zu einer extremen Arbeitsteilung und hierarchischen Organisation geführt.

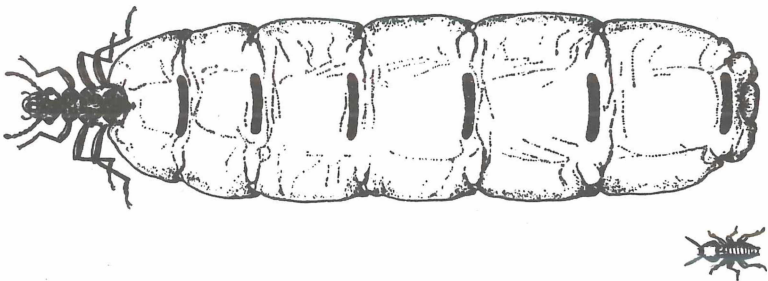


Abb. 3: Königin der Termiten *Termes redemanni*, Länge ca. 12 cm, im Vergleich zu einem Arbeiter (aus Eidmann, H. u. Kühlhorn, F., 1970, 35).

Im Nordosten Südamerikas lebt eine bemerkenswerte Zikade, *Fulgora laternaria*, die von Maria Sibylla Merian fälschlich als im Dunkeln leuchtend beschrieben wurde. Dieses ca. 10 cm große Insekt besitzt einen vergleichsweise riesig aufgeblasenen Kopf, der den Kopf junger Krokodile imitiert, die im selben Biotop an den Ufern seichter Gewässer leben (Abb. 4). Beim Fetzenfisch *Phyllopteryx*, einem Verwandten des Seepferdchens, ist durch zahlreiche blattförmige Fortsätze die äußere Form nahezu vollständig aufgelöst (Abb. 5), so dass der Fisch inmitten von Seetang kaum zu erkennen ist. Bei diesen Beispielen handelt es sich um Mimikry bzw. Mimese. Die Entstehung dieser exzessiven Strukturen läßt sich also durch außerartliche Selektion erklären.

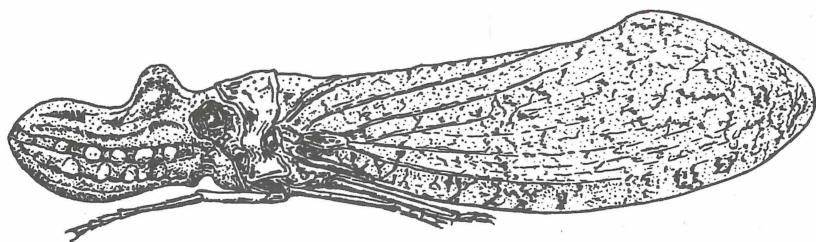


Abb. 4: Langkopfizirpe *Fulgora laternaria* aus Surinam mit imitierten Zähnen und Scheinaugen (aus Haupt, M. 1953).

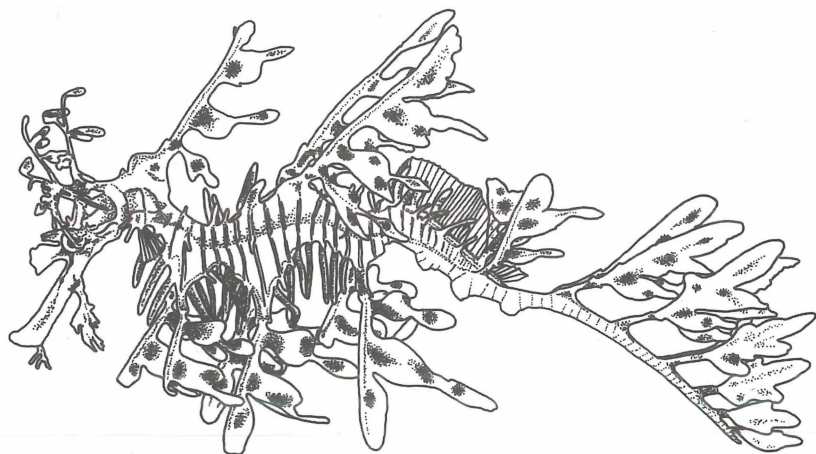


Abb. 5: Australischer Fetzenfisch (sea dragon) der Gattung *Phyllopteryx*.

2.2 Exzessive Bildungen mit zweifelhafter oder ohne erkennbare Funktion.

Nach den bisher besprochenen Beispielen, bei denen eine Funktion der Merkmale nachweisbar oder zumindest plausibel ist, kommen wir nun zu einer zweiten Gruppe exzessiver Strukturen, deren Funktion zweifelhaft oder nicht erkennbar ist. Hierzu zählen so allgemein bekannte Bildungen wie die überdimensionalen Mandibeln des Hirschkäfer-Männchens (*Lucanus cervus*), der namengebende Rückenfortsatz des Nashornkäfers (*Oryctes nasicornis*) sowie die außergewöhnlichen Zahnbildungen einiger Säugetiere. Bei den Stoßzähnen von Elefanten und Mammuts sind es die oberen Schneidezähne (Abb. 6), die ein exzessives Wachstum durchmachen. In einer nur fossil erhaltenen Seitenlinie der Rüsseltiere, sind dagegen die unteren Schneidezähne zu mächtigen Hauern ausgewachsen (Abb. 6). Häufiger neigen die Eckzähne zu einer überproportionalen Vergrößerung, wie zum Beispiel beim Walross (*Odoboenus rosmarus*) und verschiedener anderer, meist ausgestorbener Säugetiere (Abb. 7).

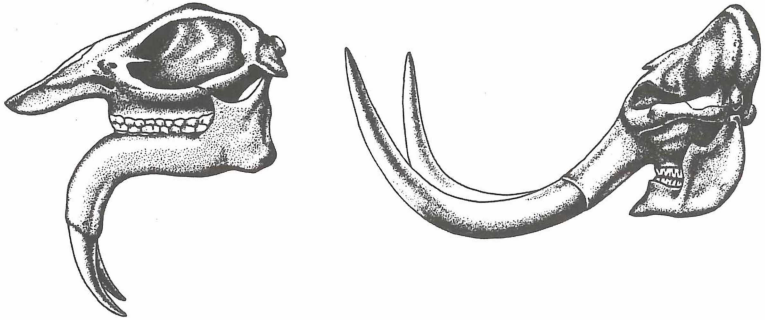


Abb. 6: Exzessive untere bzw. obere Schneidezähne von Rüsseltieren. Links: *Dinotherium* aus dem Miozän; rechts: *Mammut* aus dem Pleistozän (aus Rensch, B., 1972, 233).

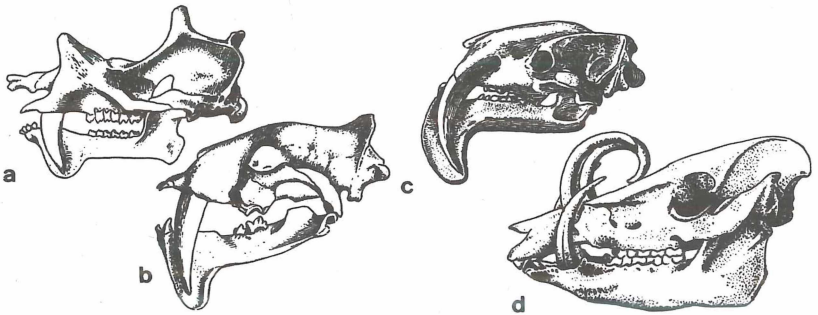


Abb. 7: Exzessive Eckzähne. a: *Riesenfaultier* (*Ungatherium alticeps*) aus dem Eozän; b: *Säbelbeutler* (*Thylacosmilus*) aus dem Pliozän; c: *Säbelkatze* (*Eusmilus sicarius*) aus dem Oligozän; d: *rezentler Hirscheber* (*Babirusa alifurus*) (aus Rensch, B., 1972, 214 u. 244).

In verschiedenen systematischen Kategorien lassen sich konvergente Erscheinungen beobachten (Abb. 7). Es ist bemerkenswert, dass es sich bei allen erwähnten Arten um die jeweils größten der Familie handelt, und es bestätigt sich die Cope'sche Regel, dass je größer ein Organismus, desto überproportional größer seine Körperanhänge sind. Ursache hierfür ist ein positiv allometrisches Wachstum. Dies besagt: bestimmte Organe wachsen relativ schneller als der gesamte Körper, so dass es zu der überproportionalen Vergrößerung kommt. Zähne scheinen für eine positive Allometrie prädisponiert zu sein. Der ontogenetischen Allometrie entspricht gewöhnlich eine phylogenetische Allometrie. Der Allometrie-Koeffizient ist in beiden Fällen nahezu gleich, jedoch spezifisch für die jeweilige Gattung bzw. Familie.

Eine mehr oder weniger stetige Zunahme der Körpergröße kann in verschiedenen Entwicklungsreihen beobachtet werden. Die bekannteste ist die Evolution der Pferde. Früher wurde diese sogenannte Orthogenese als Eigengesetzlichkeit (Trend) der Evolution verstanden. Mittlerweile hat sich die Annahme durchgesetzt, dass es sich eher um die Folge gleichbleibender Selektionsfaktoren handelt (*Futuyma, D.J., 1998, 155-156*). Daher spricht man jetzt von „Orthoselektion“ bzw. „Orthoevolution“. Bei der exzessiven Zahnbildung handelt es sich offenbar um eine Begleiterscheinung der Größenzunahme, so dass man von einem evolutiven Zwang (constraint) sprechen kann. Solche Zwänge können möglicherweise auch durch Anpassungsprozesse in der Ontogenese entstehen, die im Verlauf der Phylogenese „mitgeschleppt“ werden.

2.3 Exzessive Merkmale und Extinktion.

Es ist plausibel, dass im Verlauf der Evolution auch eine „Überspezialisierung“ zu exzessiven Strukturen führen kann. Diese kann bei raschen Änderungen der Umweltbedingungen in letzter Konsequenz dystelisch werden und zum Aussterben der Art führen. Drei der in Abb. 7 gezeigten Arten liegen tatsächlich nur als fossile Zeugen vor. Das gilt auch für das Mammut (Abb. 6) und den Riesenhirsch (Abb. 8) dessen Geweih mit 2,5 m Spannweite und einem Gewicht von 40 kg zu einer untragbaren Belastung geworden sein dürfte. Ein weiteres Beispiel ist der Giraffenhals-Saurier mit seinem ca. 3 m langen Hals (Abb. 9). Derartige Überspezialisierungen sind verständlicherweise ein großes Risiko bei klimatischen und folgenden ökologischen Veränderungen des Lebensraums. Als Ursache für die Extinktion des Riesenhirsches wird die postglaziale Ablösung der Steppe durch den Wald vermutet. Die Giraffenhals-Echse ist möglicherweise an den Folgen einer „Fehlkonstruktion“ zu Grunde gegangen, weil der an sich zweckmäßige lange Hals die Versorgung des Gehirns mit Sauerstoff erschwert haben könnte (*Wuketits, F.M., 1995, 134-135*).

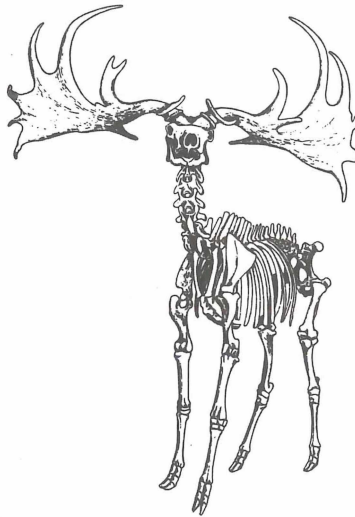


Abb. 8: Skelett des postglazial ausgestorbenen Riesenhirsches (*Megaloceros giganteus*) (aus *Biologie*, Czihak, G., Langer, H. und Ziegler, H. (Hg.) Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 1981).



Abb. 9: Skelett und Rekonstruktion der Giraffenhals-Echse (*Tanystropheus longobardicus*) aus der Trias (aus Erben, H.K., 1990).

Weniger bekannte, aber nicht minder eindrucksvolle Beispiele für Exzessivbildungen finden wir bei den Membraciden, den Dornzikaden oder Buckelzirkaden (*Dzwillio, M., 1978, 96-97*), einer Insektenfamilie, deren Vertreter überwiegend in Südamerika vorkommen. Bei ihnen ist das Pronotum, ein Teil des Prothorax, zu skurilen artspezifischen Gebilden ausgewachsen (Abb. 10). Bei einigen Arten ist eine mimetische Funktion vermutet worden; in der Mehrzahl der Fälle ist jedoch keine Funktion erkennbar. Hans Strümpel konnte für die Membraciden sowohl eine ontogenetische wie auch eine phylogenetische Allometrie nachweisen (*Strümpel, H., 1972*). Wir dürfen daher annehmen, dass die Ursache für die exzessiven Auswüchse des Chitinskeletts der Membraciden ebenfalls in evolutiven Zwängen zu suchen ist. Erhalten geblieben sind diese funktionslosen Strukturen freilich nur, weil sie offenbar keine ökonomische Belastung darstellen.

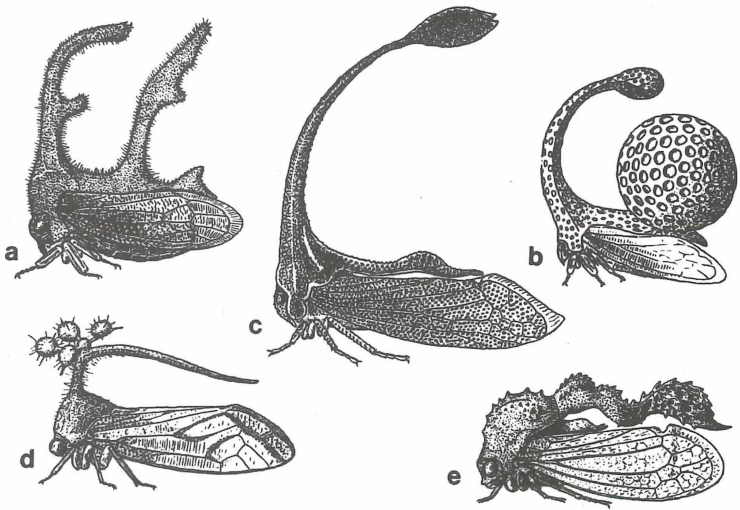


Abb. 10: Zikaden aus der Familie Membracidae. a: *Sphongophorus guérini*; b: *Sphongophorus inflatus*; c: *Pyrgauchenia sarasinorum*; d: *Bocydium globulare*; e: *Hamma nodosa* (aus Haupt, H., 1953).

2.4 Exzessive Strukturen ohne erkennbare Funktion und gesicherten Ursprung.

Bei der letzten Gruppe exzessiver Strukturen, die zu besprechen ist, handelt es sich um Formen, die uns wegen ihrer unglaublichen Vielfalt und Schönheit auffallen. Es sind dies neben den Korallen die hoch symmetrisch gebauten Skelette der Radiolarien (Abb. 11), die Ernst Haeckel als „Kunstformen der Natur“ bezeichnet hat (*Haeckel, E., 1904*). Der Nutzen einer

extremen Oberflächenvergrößerung dieser planktischen Organismen ist zwar unmittelbar einzusehen, doch wie erklärt sich die ungeheure Vielfalt der Formen? Ein Grund dafür ist nicht erkennbar. Sind es Zufallsbildungen ohne Selektionswert, Ergebnisse eines „Spieltriebs“ der Natur, die sich erhalten haben, weil sie ökonomisch tragbar sind? Oder haben wir es mit Begleiterscheinungen von Entwicklungen, eventuell mit Relikten, zu tun, die wir nicht durchschauen? Wenn wir uns die Vielzahl von Strukturen vor Augen führen, zu denen Wasser kristallisieren kann, drängt sich der Gedanke auf, dass die Silikat-Skelette der Radiolarien wie die Formen von Schneeflocken allein von physikalischen Gesetzen bestimmt sein könnten.

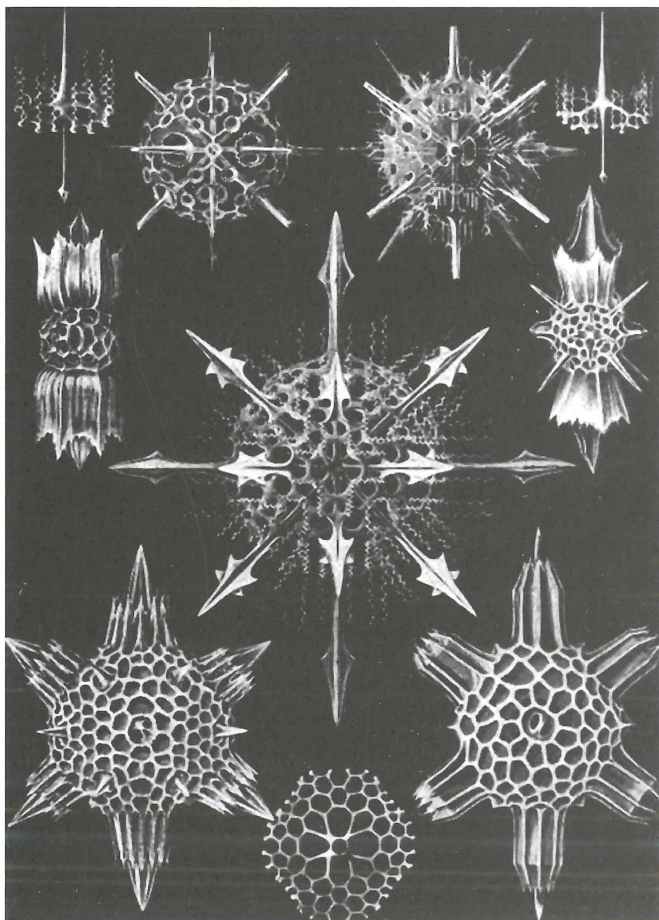


Abb. 11: Kieselsäure-Skelette von Radiolarien (aus Haeckel, 1904).

3. Bedingungen und Ursachen für die Entstehung exzessiver Merkmale

Exzessive Merkmale können, wie wir gesehen haben, dadurch entstehen, dass die Merkmale selbst einen Selektionsvorteil bieten. Das ist dann der Fall, wenn sie eine Schutzfunktion wie bei der Mimikry entwickeln, wenn sie den Nahrungserwerb erleichtern oder die Fortpflanzungschancen verbessern. Das Letzte trifft für das Prachtgefieder der Paradiesvögel und das Balzverhalten der Laubenvögel zu. Eine andere Ursache für Exzessivbildungen liegt in einer korrelativen Verknüpfung atelischer oder sogar dystelischer Merkmale mit anderen, die einen positiven Selektionswert haben. Unter eiszeitlichen Bedingungen kann eine Zunahme der Körpergröße wegen des günstigeren Verhältnisses von Volumen zu Oberfläche einen Vorteil bedeuten, und exzessive Merkmale, die eher hinderlich sind, können mitgetragen werden. Bei einer solchen korrelativen Verknüpfung mit Merkmalen, die einen positiven Selektionswert haben, muß in jedem Fall eine Balance zwischen Vor- und Nachteilen gewahrt sein. Evolutionsverläufe sind immer Kompromisse. Atelische Strukturen wie die Dornfortsätze der Membraciden, können toleriert werden, wenn ihre Herstellung keinen oder nur unbedeutenden Energieaufwand erfordern. Das bringt uns zu der Frage nach den „Kosten“, die exzessive Bildungen verursachen.

Der Energieaufwand von Verhaltensreaktionen läßt sich nur schwer berechnen. Man hat abgeschätzt, dass die Paarungsrufe eines Frosches pro Tag circa 30 Joule erfordern (Richter, K., 1999, 274). Wieviel Joule aber erbringt eine Fliege? Von Vögeln ist berichtet worden, dass ihr Balzverhalten sie zu einer lebensbedrohenden Erschöpfung gebracht hat (a.a. O, 274). Der Energieverbrauch ist also sicher nicht unerheblich. Noch schwerer abschätzbar sind die Kosten, die das Prachtgefieder der Männchen verursacht. Sicher ist die Ausbildung und Präsentation dieser aufwändigen Auslöser nicht umsonst zu haben. Paradiesvögel westlich der sogenannten Wallace-Linie, die durch das indonesische Inselreich verläuft, sind überwiegend monogam, die Männchen eher unscheinbar. Hier treten Säugetiere als Nahrungskonkurrenten auf, und auch die männlichen Vögel sind mit der Aufzucht der Jungvögel beschäftigt. Östlich der Wallace-Linie hingegen besteht ein reichliches Nahrungsangebot, die Männchen der Paradiesvögel sind hier vorwiegend polygam und prächtig gefärbt (Beehler, B.M., 1990). Ein gewisser „Wohlstand“ ist anscheinend auch bei Paradiesvögeln eine Voraussetzung für exzessive „Kleidung“ und das entsprechende Verhalten. Soziobiologen gehen von der einfachen Überlegung aus, dass aller Aufwand sich rechnen muss. So wird mit dem exzessiven Balzverhalten eine wesentliche Erhöhung der Fortpflanzungschancen und die Weitergabe der eigenen Gene an die folgende Generation erkauft. Ein besonders prächtiges Balzkleid signalisiert dazu dem Weib-

chen Vitalität (Fitness) und die Freiheit von Parasiten (*Dugatkin, K.E. und Godin, J.-G.J., 1998; Uhl, M.und Volland, E., 2002, 63-66; Volland, E., 2003*). Tatsächlich gelingt es oft dem prachtvollsten Männchen, alle Weibchen eines Areals zu begatten, während die Rivalen - wie es die Soziobiologie formulieren würde - auf ihren Genen sitzen bleiben.

Arten mit exzessiv gesteigerten Merkmalen sind in den Tropen häufiger anzutreffen als in den gemäßigten und arktischen Breiten. Abgesehen davon, dass die Artenvielfalt in tropischen Regionen generell größer ist, könnten die höhere Temperatur, das üppigere Nahrungsangebot und damit die günstigere Energiebilanz die Ursache sein. Es sind also auch ökologische Faktoren zu berücksichtigen.

4. Anhang: Exzessive Merkmale in der Technik

Auch in der Technikgeschichte lassen sich analoge Entwicklungen von exzessiven Strukturen beobachten. In den fünfziger und sechziger Jahren des 20. Jahrhunderts wurden die großen Limousinen der Vereinigten Staaten mit zunehmend vergrößerten Formelementen versehen. So entstanden gigantische Heckflossen, deren Funktion nicht eine Stabilisierung der Fahrzeuge war, furchteinflößende Frontpartien und übertrieben mit Schlußleuchten und Reflektoren „dekorierte“ Heckbereiche, die weit über normale Sicherheitsstandards hinausgehen. Diese Elemente hatten unzweifelhaft die Funktion von Statussymbolen, Imponiersignalen und Markenzeichen. Mit der Verknappung bzw. Verteuerung von Treibstoff und einer zunehmenden Verkehrsdichte reduzierte sich der Anteil großer Limousinen, und parallel dazu verschwanden nach und nach auch die exzessiven Merkmale wieder. Dieser Verlauf erinnert ein wenig an das Aussterben von Organismen, wie den Riesenhirsch, deren übertriebene „Auswüchse“ im ursprünglichen Wortsinn „untragbar“ geworden waren.

Die Beispiele aus der Biologie bestätigen das Dollo'sche Gesetz, welches besagt, dass die Evolution irreversibel ist. In der Technikentwicklung sind die Verhältnisse etwas komplizierter. Eine komplette Rückentwicklung zu einem „Organismus“, der mit einem Vorläufer identisch ist, tritt auch in der Technik nicht ein. Eine rechtzeitige Rücknahme exzessiver Entwicklungen kann jedoch das Aussterben eines Typus verhindern.

4. Schlußbemerkungen

Kommen wir zurück auf die im Titel dieses Aufsatzes gestellte Frage! Exzessive Merkmale haben entweder die Funktion von Signalgebern für die Erkennung und Kommunikation, wie es Otto Koenig formuliert hat, oder

sie sind als evolutive Zwänge zu verstehen. Eine Funktion mag dann nicht erkennbar oder tatsächlich nicht vorhanden sein. Im Sinne der synthetischen Evolutionstheorie sind exzessive Bildungen als Ergebnis allgemeiner Gesetzmäßigkeiten und Mechanismen zu verstehen und damit notwendig. Macht es dann überhaupt Sinn, in der Biologie von Luxurierung zu sprechen? Luxurierung als Entstehung von Luxus in der Bedeutung von überflüssigem, entbehrlichem Aufwand ist, wie mir scheint, kein angemessener Begriff, um exzessive Merkmale von Organismen zu bezeichnen. Das mag in der Kulturgeschichte anders sein. Die folgenden Beiträge werden darüber Aufschluß geben.

Dank. Herrn Prof. Dr. Michael Dzwillo danke ich für Anregungen und wertvolle Hinweise, Herrn Hans-Dieter Grammig für technische Hilfe bei den Abbildungen und Frau Anita Eckert für die Herstellung des Satzsatzes.

LITERATUR:

- ANDERSSON, Malte (1982): Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature*, 299, 818-820
- BEEHLER, Bruce M. (1990): Paradiesvögel: Ökonomie als Evolutionsfaktor. *Spektrum d. Wiss.* 2/1990, 114-124
- DUGATKIN, Lee Alan und GODIN, Jean-Guy (1998): Wie Weibchen Partner wählen. *Spektrum d. Wiss.* 6/1998, 72-77
- DZWILLO, Michael (1978): Prinzipien der Evolution. B.G. Teubner Verlag, Stuttgart
- EIDMANN, Hermann u. KÜHLHORN, Friedrich (1970): Lehrbuch der Entomologie. Parey-Verlag, Hamburg, Berlin
- ERBEN, Heinrich K. (1990): Evolution. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart
- FUTUYMA, Douglas, J. (1998): Evolutionary Biology. Sinauer Ass., Sunderland, MA
- HAECKEL, Ernst (1904): Kunstformen der Natur. Bibl. Inst., Leipzig
- HAUPT, Hermann (1953): Insekten mit rätselhaften Verzierungen. Akad. Verlagsges. Geest & Portig, Leipzig
- KOENIG, Otto (1968): Biologie der Uniform: Naturwissenschaft und Medizin (m + n), 5 (22), 3-19; (23), 40-50
- KOENIG, Otto (1970): Kultur und Verhaltensforschung. Deutscher Taschenbuchverlag (dtv), München
- MÖLLER, Anders P. (1989): Viability costs of male tail ornaments in a swallow. *Nature* 339, 132-135
- RENSCH, Bernhard (1972): Neuere Probleme der Abstammungslehre. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart
- RENSCH, Bernhard (1977): Das universale Weltbild. Fischer Taschenbuch Verlag, Frankfurt/M.
- RICHTER, Klaus (1999): Die Herkunft des Schönen. Verlag Philipp von Zabern, Mainz
- STRÜMPFEL, Hans (1972): Beitrag zur Phylogenie der Membracidae RAFINESQUE. *Zool. Jb. Syst.* 99, 313-407
- UHL, Matthias und VOLAND, Eckart (2002): Angeber haben mehr vom Leben. *Spektrum Akad. Verlag*, Heidelberg, Berlin
- VOLAND, Eckart (2003): Luxus zwischen Verschwendung und Investition. Die biologische Funktion von Übertreibung in einer Welt der Knappheit. In: M. Liedtke(Hg.): *Luxurierungen*, xxx-xxx, austramedien service, Graz
- WUKETITS, Franz M. (1995): Evolutionstheorien. *Wiss. Buchges.* Darmstadt

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Matreier Gespräche - Schriftenreihe der
Forschungsgemeinschaft Wilheminenberg](#)

Jahr/Year: 2002

Band/Volume: [2002a](#)

Autor(en)/Author(s): Hildebrand Eilo

Artikel/Article: [Exzessive Merkmale von Organismen. Luxus oder
Notwendigkeit? 11-25](#)