

Die Bedeutung der Steinheimer Schnecken für die Evolutionstheorie

Mit 4 Abbildungen

ALBRECHT GORTHNER, Tübingen

1. Der tertiäre See von Steinheim: Entstehung und Entwicklung eines Biotops

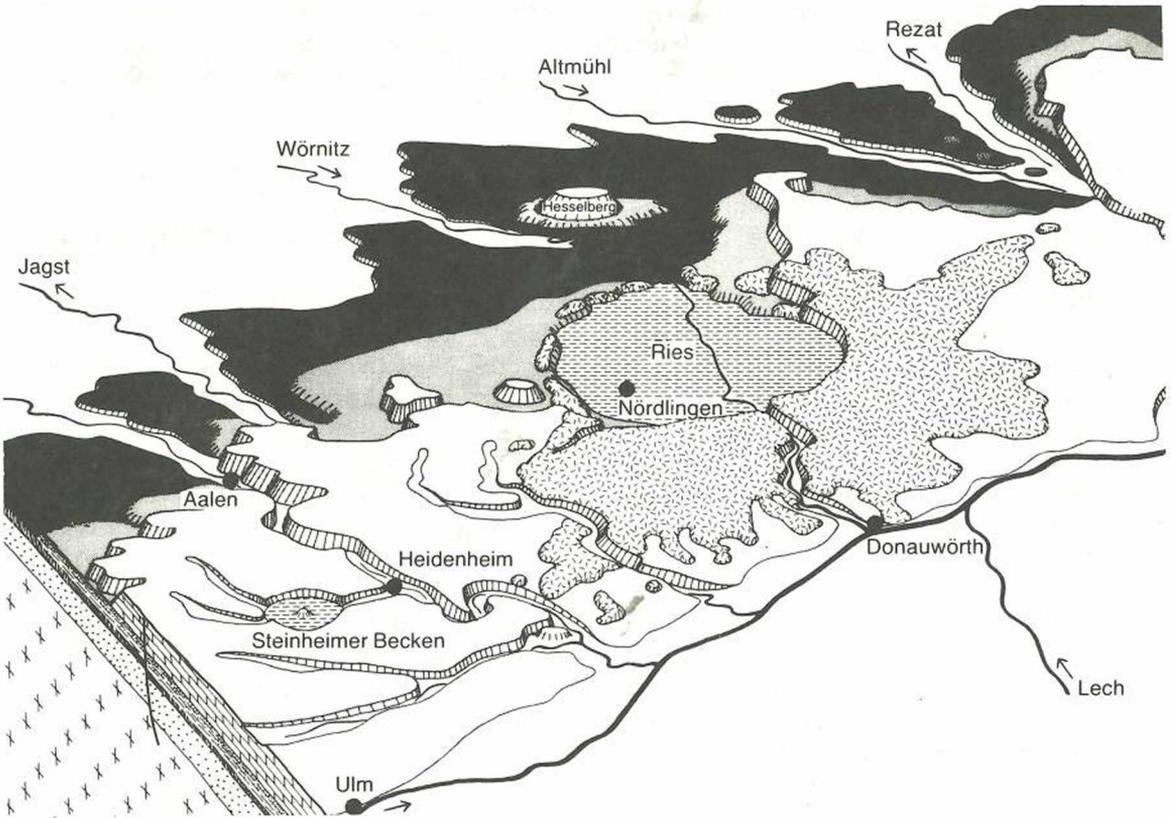


Abb. 1: Die Lage von Steinheimer Becken und Nördlinger Ries in der Schwäbischen Alb in Süddeutschland (aus LEMCKE)

Das Steinheimer Becken ist eine kraterförmige Einsenkung in den Weißjura-kalk der Schwäbischen Alb. Es entstand durch den Einschlag eines Riesens-meteoriten vor rund 15 Millionen Jahren, gleichzeitig und benachbart zu dem weit größeren Nördlinger Ries. Der Steinheimer Krater war ursprünglich 250 m tief und gut 3 km im Durchmesser. Er füllte sich rasch durch Grund-wasserzufluß zu einem See, der aufgrund der speziellen hydrologischen

Verhältnisse einige hunderttausend Jahre bis zu seiner Verlandung überdauerte. Im subtropischen Klima des späten Tertiärs stellte sich eine reichhaltige Tierwelt ein, von deren Existenz wir durch die erstklassige subfossile Erhaltung am Zentralhügel des Kraters, in den sogenannten "Schnecken-sanden" Kenntnis erlangten. Vor allem die Schalen von Süßwasserschnecken, die hier zu Milliarden in mächtigen Seeablagerungen erhalten sind, verhalfen Steinheim zu seiner Berühmtheit unter Sammlern und Wissenschaftlern. Über diesen Gyraulus multiformis handeln meine Untersuchungen und Fragen im folgenden.

2. Erforschungsgeschichte und bisherige Bedeutung

Berühmt sind die Steinheimer Schnecken seit dem 18. Jahrhundert "wegen ihrer schönen Erhaltung, ihres massenhaften Vorkommens, ihrer Eigentümlichkeit und ihrer Variabilität" (MILLER 1900). Eine grundlegende wissenschaftliche Bearbeitung wurde von HILGENDORF durch seine Promotion in Tübingen begonnen, und 1866 erschien dann eine Veröffentlichung (siehe Abb. 2), die die erste Darstellung paläontologischer Lebenszeugnisse in der Form eines Stammbaums enthielt (REIF, im Druck).

Trotzdem erlangten die Steinheimer Schnecken nie den ihnen gebührenden Rang in der Evolutionsforschung, weil sie in den Schatten gestellt wurden von den Untersuchungen NEUMAYRS auf der Insel Kos in der Ägäis. Die dortigen fossilen Süßwassergastropoden sind in einer neuen Arbeit von WILLMANN (1981) umfassend dargestellt und evolutionstheoretisch ausgedeutet worden. Auch die Arbeit von WILLIAMSON (1981) über fossile Mollusken im Turkanabecken in Kenia leistete mit Hilfe von modernen Methoden der Varianzanalyse einen wesentlichen Beitrag zur Diskussion des "founder effect"-Modells von MAYR.

Gastropoden scheinen also besonders geeignete Objekte zu sein für das Verständnis von Evolutionsmechanismen. Unter den bisher bekannten und untersuchten evolutiven Abstammungsreihen scheint mir jedoch das Steinheimer Beispiel am geeignetsten, denn:

Die Evolution fand in einem kleinen, abgeschlossenen Kratersee statt mit gut rekonstruierbaren hydrochemischen Verhältnissen.

Vor diesem Hintergrund sollen nun einige Fragen theoretischer Art erörtert werden, wie sie sich aus der Kenntnis der reichhaltigen Literatur über Steinheim, mit den Augen eines Evolutionsbiologen betrachtet, ergeben.

Monatsbericht d. K. A. d. W. Juli 1866

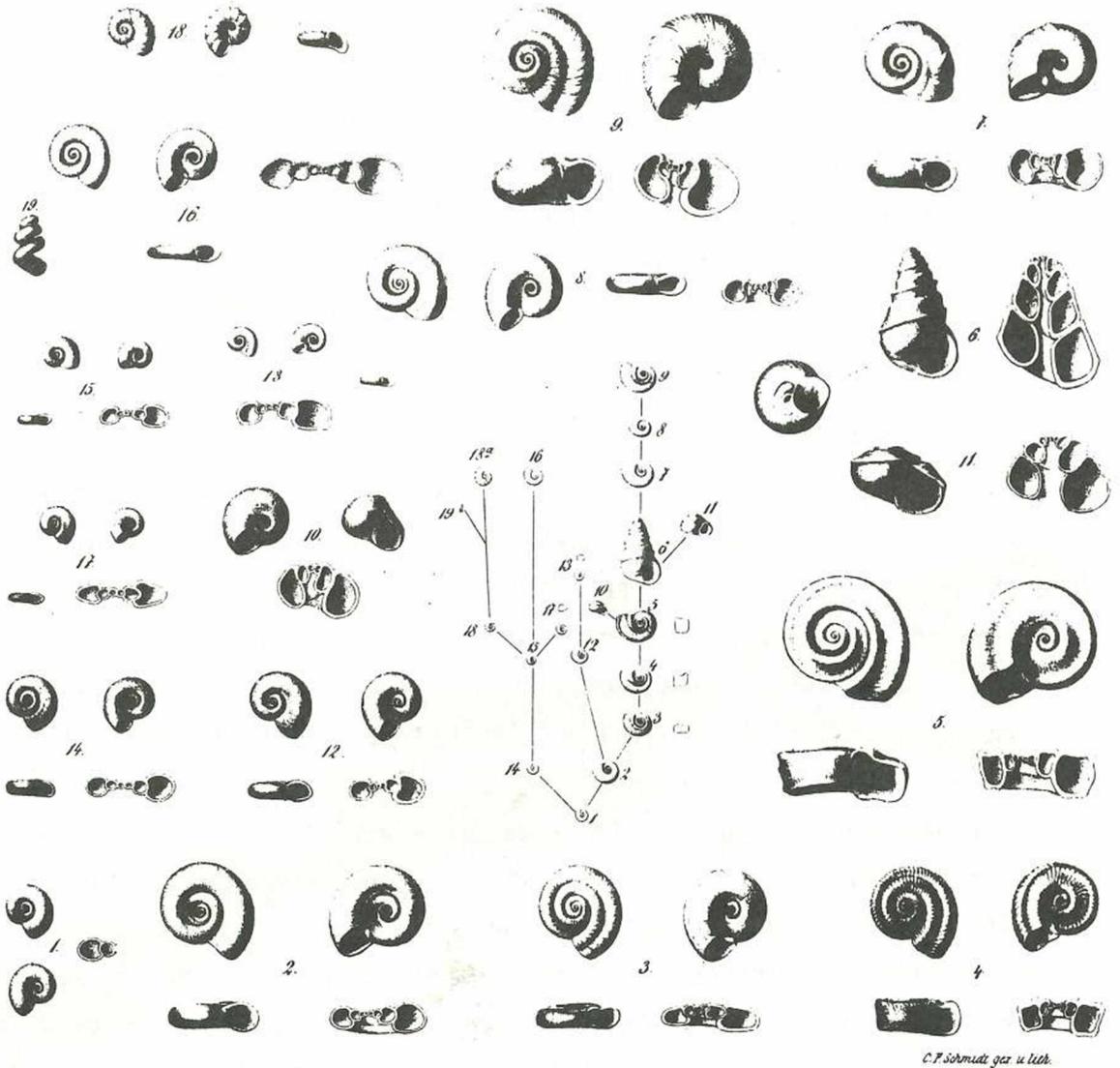


Abb. 2: Darstellung der von HILGENDORF beschriebenen 19 Varietäten des Gyraulus (Planorbis) multififormis. Die Nummern 1 bis 11 werden als Hauptreihe bezeichnet. Der Stammbaum in der Mitte stellt die stratigrafische Abfolge und die phylogenetischen Verbindungen dar. (aus HILGENDORF 1867)

Planorbis multififormis

- Variation:
- | | |
|---|-------------------------|
| 1. <u>aequeumbilicatus</u> = <u>Gyraulus kleini</u> | 11. <u>elegans</u> |
| 2. <u>steinheimensis</u> | 12. <u>Kraussii</u> |
| 3. <u>tenuis</u> | 13. <u>pseudotenuis</u> |
| 4. <u>sulcatus</u> | 14. <u>parvus</u> |
| 5. <u>discoides</u> | 15. <u>minutus</u> |
| 6. <u>trochiformis</u> | 16. <u>crescens</u> |
| 7. <u>oxystomus</u> | 17. <u>triquetrus</u> |
| 8. <u>revertens</u> | 18. <u>costatus</u> |
| 9. <u>supremus</u> | 19. <u>denudatus</u> |
| 10. <u>rotundatus</u> | |

3. Theoretische Erörterung

3.1 Endemismenbildung

Eine große Frage an die Steinheimer Schnecken betrifft die Ursache für ihr völlig isoliertes Vorkommen. Alle Hilgendorfschen Variationen, wie in Abb. 2 aufgeführt, sind nur von Steinheim bekannt, nicht einmal vom nahen und gleichzeitig bestehenden See im Nördlinger Ries.

In den ältesten Sedimenten des Steinheimer Beckens findet man die reichhaltigste Gastropodenfauna mit 16 Arten. Von diesen sind 11 Arten endemisch. Hierbei muß allerdings berücksichtigt werden, daß eine gute Fossilagerstätte immer "Endemiten" liefert, eben weil die Erhaltungsbedingungen so gut sind und die Artenzahl mit der Individuenzahl der Probe anwächst. Von den 16 Arten der Frühgeschichte des Sees bleiben jedoch in höheren Ablagerungen nur eine Radix, eine Hydrobiide und Gyraulus kleini übrig. Somit kann hier der zeitliche Verlauf der Endemismenbildung studiert werden, da sich diese drei Arten abwandeln. Mit der Frage, warum die neugebildeten Formen nicht ausgewandert sind, korrespondiert das Problem, warum ab dem Stadium der Formabwandlung nur noch genannte 3 Arten vorkamen und keine neuen Arten einwanderten. Export und Import von Schnecken in Gewässern durch Vögel ist nämlich ein häufiges Phänomen.

Zu einer Aufspaltung in verschiedene Formen kommt es bekanntlich nur bei Gyraulus, der dann mit dem Sammelnamen "multiformis" sinnvollerweise bedacht werden kann, solange man noch gar nicht weiß, ob es Rassen, Arten oder Gattungen sind, die sich hinter den unterschiedlichen Schalenformen verbergen. Gyraulus kleini also kommt in den frühesten Seeablagerungen vor und ist die einzige der 19 Hilgendorfschen Variationen, die auch außerhalb des Steinheimer Sees verbreitet war. Es spricht daher alles dafür, Gyraulus kleini als die Stammart des endemischen Gyraulus "multiformis" anzunehmen (REIF, im Druck). Diese bisher nicht klar gezogene Schlußfolgerung schafft die Basis für die Erörterung des nächsten Punktes.

3.2 Die Deviationsregel HENNIGS: Anwendung an einem konkreten paläontologischen Beispiel

Sachverhalt: Gyraulus keini ist eine Planorbide, die im Tertiär Mitteleuropas zeitlich und räumlich weit verbreitet vorkam, genauer gesagt, im Miozän vom Helvet bis ins Sarmat an die Grenze zum Pliozän. Während dieser langen Zeit blieb die Art morphologisch unverändert. Als dann die Kraterseen im Untersarmat entstanden, konnte Gyraulus kleini darin einen geeigneten Lebensraum finden.

Obwohl die Zeitdauer des Steinheimer Sees einige 100 000 Jahre betragen haben mag, war dies eine kurze Episode, relativ zur Lebensdauer der Art Gyraulus kleini, die lange vor und nach Bestehen des Kratersees unverändert vorkam. Aber gerade im Steinheimer Becken hat sich daraus die ganze Formenvielfalt des Gyraulus multiformis entwickeln können. Gyraulus multiformis war ein Endemit, der einen eigenen Genpool bildete und vom Ubiquitisten Gyraulus kleini isoliert war. Die Evolution ging getrennte Wege.

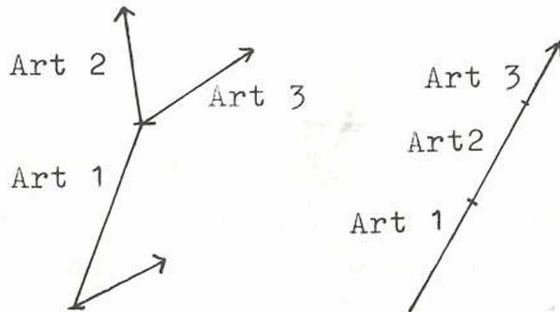


Abb. 3: Artabgrenzung in Stammbäumen; waagerechte Achse: Entwicklung von Merkmalen; senkrechte Achse: Zeit
a) Artabgrenzung nach der Deviationsregel
b) Artabgrenzung nach Merkmalsentwicklung

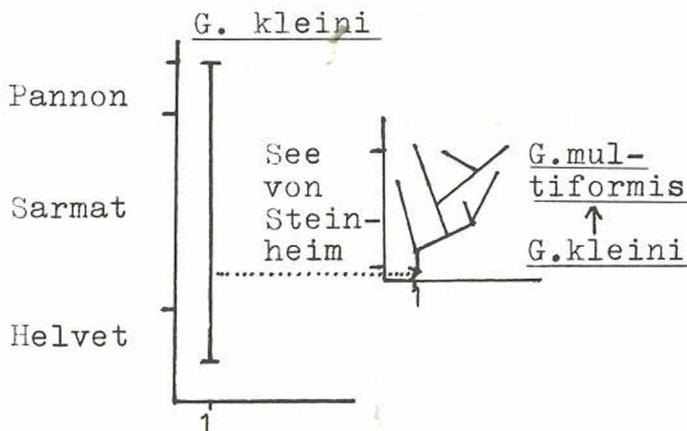


Abb. 3c: Darstellung der Entwicklung von Gyraulus kleini
Im großen Koordinatensystem ist die langlebige, weitverbreitete Art G. kleini ohne morphologische Veränderung vertreten. Für den Steinheimer See mußte ein weiteres System gewählt werden, um die endemische Entwicklung von Gyraulus multiformis ausdrücken zu können, der zwar von Gyraulus kleini abstammt, diesen aber ökologisch und genetisch nicht mehr beeinflusst.

Theorie: Nach HENNIG gehen aus einer Artaufspaltung zwei neue Arten hervor unter Erlöschen der Stammart (Abb. 3a). Diese sogenannte Deviationsregel hat den Charakter einer Definition, die sich aus praktischen Erwägungen bei Erstellung eines Stammbaumes anbietet. Die Aufspaltungsereignisse sind nämlich die einzigen realen Fixpunkte der Phylogenese. Jede morphologische Definition der Lebensdauer einer Art ist dagegen mit einem unerträglich hohen Maß an Willkür behaftet bei der Artabgrenzung von Populationen unterschiedlicher Zeitniveaus (Abb. 3b).

Praxis: Die ganze Problematik, die dahinter steckt, kann hier nicht diskutiert werden. Hier soll nur Hennigs Definition auf unseren konkreten Fall einmal angewendet werden. Wir erhalten dann im Stammbaum von Gyraulus multiformis verschiedene Äste, die einer starken morphologischen Abwandlung unterliegen, aber wegen fehlender Aufspaltungsereignisse einer einzigen Art zugerechnet werden müssen. Andererseits lebte Gyraulus kleini außerhalb des Steinheimer Sees lange Zeit vorher und nachher unverändert, müßte aber trotzdem, da er ja als "Stammart" mit dem Abspaltungsereignis von Gyraulus multiformis per definitionem zu erlöschen hat, einen neuen Namen bekommen (Abb. 3c).

Gegenbeweis: Hier liegt ein logischer Widerspruch: Zwei Dinge, die ganz und gar gleich sind, müssen auch gleich benannt werden, denn wenn ihre Ungleichheit nur von der Existenz eines Dritten (des Abspaltungsereignisses) abhängt, ist das System nicht eindeutig und damit logisch nicht haltbar.

Gegenbeispiel: Wären die Steinheimer Schnecken der Erosion vollends zum Opfer gefallen würde auch ein Hennigianer (der die Deviationsregel verteidigt) nicht für die Umbenennung von Gyraulus kleini ab dem Untersarmat streiten.

Konsequenz: Hennigs Deviationsregel wurde aufgrund von Überlegungen mit dem Ziel einer eindeutigen Artabgrenzung geschaffen. Wenn sich die Natur jedoch anders verhält, als die Theorie es verlangt, muß die Theorie nachgeben. Es ist nicht sinnvoll, Chronospezies exakt zu definieren, solange wir die Mechanismen der Kladogenese noch so wenig verstehen. Der biologische Speziesbegriff hat sich bewährt, doch darf er nur innerhalb derselben Zeitebene angewandt werden. Im Falle von allopatrischer Speziation, wofür Gyraulus kleini von Steinheim ein Musterbeispiel liefert, bleibt die Stammart jedenfalls morphologisch und genetisch unbeeinflußt von der abgeleiteten Art. Im Falle von allopatrischer Speziation durch isolierte Randpopulationen, und dies wird heute als der Normalfall von

Speziation angesehen, ist die Hennigsche Deviationsregel nicht sinnvoll. Ob es sympatrische Speziation überhaupt gibt, ist ungewiß und soll im nächsten Erörterungspunkt zur Sprache kommen.

Obiger Einwandt gegen eine Hennigsche Regel, die nur eine nomenklatorische Frage behandelt, erschüttert die Hennigsche Methode in keiner Weise. Ihre fundamentale Bedeutung für die Erstellung eines natürlichen Systems bleibt unbestritten.

3.3 Sympatrische Speziation!?

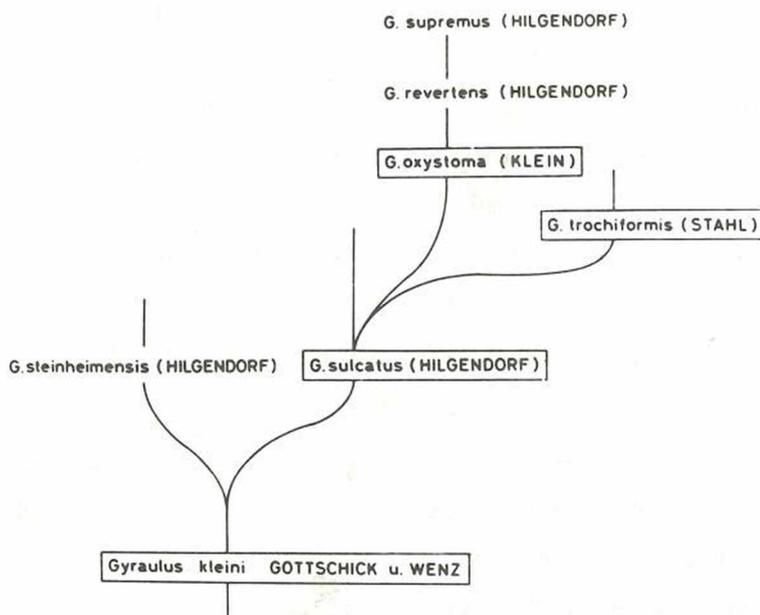


Abb. 4: Die Hauptreihe der Steinheimer Gyraulen in einer Darstellung von MENSINK (aus ADAM 1981). Die eingerahmten Namen bezeichnen Formen, die als eigene Arten angesehen werden.

Hilgendorf redet vorsichtig immer nur von "Planorbis multiformis" als einer Art und fügt dann den Namen der unterschiedenen Variation dahinter. Mensink meint in dieser "Hauptreihe" 4 Arten abgrenzen zu können. Warum diese Grenzen gesetzt werden und weshalb gerade so und nicht anders, bleibt unbegründet. In der Tat müßte man ja bei solch einer kompletten Stammreihe mit fließenden Übergängen zunächst einmal über die Anteile von genotypischer und phänotypischer Variabilität an der Gehäuseform bescheid wissen. Weiterhin ist zu fragen, in welchen Habitaten die verschiedenen gleichzeitigen "Rassen" gelebt haben, oder ob sie gar nicht räumlich isoliert voneinander existierten (dann dürfte man wohl sicher isolierte Genpools zweier guter Arten annehmen). Überhaupt ist das Zustandekommen solcher verzweigter Formenreihen in einem einzigen kleinen See sehr schwer zu

verstehen. Zur Rettung des allopatrischen Speziationsmodells müßte eine mikrogeografische Isolation angenommen werden, wie sie etwa durch einen Charaalengürtel erzeugt werden könnte.

4. Zusammenfassung und Ausblick

Schalentragende Gastropoden eignen sich u.a. aufgrund ihrer konstruktionsmorphologischen Prinzipien besonders für phylogenetische Studien und zum Test von Evolutionsmodellen. Das Steinheimer Becken bietet durch seine besondere Geomorphologie und guten Erhaltungszustand seiner Fossilien, sowie durch die hinreichende Kenntnis abiotischer Randbedingungen aus geowissenschaftlichen Untersuchungen hervorragende Umstände zur Klärung evolutions-theoretischer Fragestellungen. Die bisherige paläontologische Forschung arbeitete vorwiegend stratigrafisch-deskriptiv. Eine kausalanalytische Auswertung von Datenmaterial könnte folgende Fragen beantworten:

Geschah die Abwandlung der Steinheimer Schnecken ...

1. ...evolutiv oder modifikatorisch?
2. ...als Art- oder (und) Rassenbildung?
3. ...kontinuierlich oder in großen, raschen Entwicklungsschritten?

Die Bearbeitung solcher populationsgenetischer Probleme ist nur erfolgversprechend nach gründlicher Analyse der Ökologie des Biotops (Reihenfolge: Aut-, Syn-, Demökologie). Hier müssen Paläontologen mit Biologen zusammenarbeiten. Die ökologische Untersuchung könnte abgeschlossen werden mit der Antwort auf die Frage: Was ist die Ursache der Abwandlung der Steinheimer Schnecken; welcher Selektionsdruck wirkt; woran sind die umgewandelten Gehäuseformen angepaßt? Hierzu sind vergleichende rezentsbiologische Untersuchungen im Gange (freilandökologisch sowie physiologisch-experimentell), die geeignet sind, um vorhandene Hypothesen zu bestätigen.

Schriften:

- ADAM, K.D. (1980): Das Steinheimer Becken - eine Fundstätte von Weltgeltung. -- Württ. Jahresh. 135: 32-144.
- HILGENDORF, F. (1867): Über Planorbis multiformis im Steinheimer Süßwasserkalk. -- Monatsber. kgl. preuss. Akad. Wiss. Berlin 1866: 474-504.
- MILLER, K. (1900): Die Schneckenfauna des Steinheimer Obermiozäns. -- Württ. Jh. 56: 385-406.
- REIF, W.-E. (1983): The Steinheim snails (Miocene; Schwäbische Alb) from a Neo-Darwinian point of view: A discussion.-Paläontol. Z. (im Druck).

- REIF, W.-E. (1983): Hilgendorf's (1863) dissertation on the Steinheim planorbids (Gastropoda; Miocene): The development of a phylogenetic research program for Paleontology. -- Paläontol. Z. (im Druck).
- WILLIAMSON, P.G. (1981): Palaeontological 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 174: 10-235.

Anschrift des Verfassers:

Zwehrenbühlstraße 29, D-7400 Tübingen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Gorthner Albrecht

Artikel/Article: [Die Bedeutung der STEinheimer Schnecken für die Evolutionstheorie 56-64](#)