

Periodischer Ablauf der Organismengeschichte

Von PAUL OVERHAGE S. J.

Überschaut man die Geschichte der Organismen im Verlauf der Erdzeitalter vom Kambrium bis zur Gegenwart, so stellt sie sich nicht als ein gleichmäßig fortschreitender Vorgang oder als eine stetige Entwicklung dar. Im Gegenteil, die fossilen Dokumente bezeugen eindrucksvoll große Blüteperioden, Epochen mit tiefgreifenden Abänderungen der Lebewelt und Perioden des Verfalls. Vor allem die großen Zeitwenden zwischen den einzelnen Zeitaltern, dem Erdaltertum (Paläozoikum), dem Erdmittelalter (Mesozoikum) und der Erdneuzeit (Känozoikum),¹ zeichnen sich durch einen auffälligen Wechsel der organischen Formen und Gestalten aus. Hier werden die Vertreter außerordentlich vieler Stämme, ganz gleich welchen Lebensraum sie innehaben, ob das Wasser, das Festland oder die Luft, von einschneidenden Umwandlungen erfaßt. So bricht z. B. an der Kreide-Tertiär-Grenze die Reptilienherrschaft zusammen und die der Säuger baut sich auf. Bei dieser Umstellung verschwanden fünf große Gruppen von Reptilien vom Schauplatz der Erde. Nur kümmerliche Reste haben sich bis in die Gegenwart hinein erhalten. Umwandlungen größten Ausmaßes geschahen auch am Ende der ältesten Urperiode, deren Schichten noch Lebewesen enthalten, des Kambriums. Von 44 Gattungen mit 477 Arten der kambrischen Armfüßer (Brachiopoden) — um nur ein Beispiel zu bringen — gelangten nur 24 Arten in die neue Epoche, in das Silur, hinüber. Noch zahlreiche andere, vorher weitverbreitete Tiergruppen sind damals völlig verschwunden. Im Untersilur treten dann so viele neue Formenkreise an ihre Stelle, daß man, wie Walter sagt, „diese Scheide als die größte Weltenwende betrachten muß“. Es kann also kein Zweifel sein, daß sich die Geschichte der Organismen im Zeichen einer deutlichen Periodizität vollzogen hat.

Eine phasenhafte Gliederung offenbart sich auch bei der Entwicklung und Entfaltung der verschiedenen Tierstämme. Untersucht man nämlich einen solchen Stamm oder auch nur eine seiner Klassen, Ordnungen und Familien, in denen er sich darstellt, so gewahrt man bei ihrem Wachsen und Werden im Gang der Zeit deutliche Phasen mit verschiedenem Entwicklungstempo und verschiedener Entwicklungsweise. Die urhistorische Veränderlichkeit der Organismen erweist sich auch hier nicht als ein völlig kontinuierliches, sondern als ein diskontinuierliches, periodisches Geschehen. Ein Stamm oder ein Typus (Bauplan) mit dem ihm eigenen Organisationsgefüge erscheint unvermittelt, deutlich geschieden von andern gleichzeitigen oder vorhergehenden Bauplänen, und beginnt dann seine phasenhafte Entwicklung und Ausgestaltung. Man hatte zwar gehofft, es werde sich in der Geschichte der

¹ Die geologischen Perioden sind folgende: Erdaltertum (Paläozoikum): Kambrium, Silur, Devon, Karbon, Perm; Erdmittelalter (Mesozoikum): Trias, Jura, Kreide; Erdneuzeit (Känozoikum): Tertiär (Paläozän, Eozän, Oligozän, Miozän, Pliozän), Quartär (Pleistozän = Eiszeitalter, geologische Gegenwart).

Organismen in dem Maße, wie der Fossilbestand durch neue Funde aufgefüllt würde, ein fluktuierender Wandel der Formen und Gestalten herausstellen, aber diese Hoffnung will sich bisher nicht erfüllen. Immer und immer wieder stellt die paläontologische Forschung nur Abwandlung und Ausentfaltung innerhalb eines festgelegten Organisationsplanes in aufeinanderfolgenden Phasen fest. Dieser Nachweis des periodenhaften Charakters stammesgeschichtlicher Entwicklung gehört zu den wesentlichsten Ergebnissen der Paläontologie.

Das Aufblühen und Abklingen ganzer Tiergruppen² beginnt meist mit einer Phase stürmischer, „explosiver“ Formausbildung,³ geht dann in eine Periode ruhiger Ausgestaltung über⁴ und endet bisweilen, aber durchaus nicht immer, in einer Phase übersteigter Körper- oder Organausbildung (einer Überspezialisierung) mit mannigfachen Niedergangserscheinungen.⁵ Diesen paläontologischen Befund, der, wie die vielen Namen beweisen, allgemein anerkannt, wenn auch ursächlich sehr verschieden erklärt wird, wollen wir jetzt genauer ins Auge fassen.

Die Phase stürmischer Formbildung

Die stammesgeschichtliche Entwicklung einer Organismengruppe wird meist mit einer labilen Phase stürmischer Formbildung eingeleitet. In ihr werden innerhalb eines verhältnismäßig „kurzen“⁶ Zeitabschnittes sprunghaft eine Fülle neuer Organisationspläne hervorgebracht, ohne daß man weiß, wie sie entstanden und wovon sie abzuleiten sind. Man hat bei vielen Tierstämmen den Eindruck einer geradezu „explosionsartigen“⁶ Aufspaltung in eine Unzahl von Formen, die sich auf viele Klassen, Ordnungen, Familien usw. verteilen. So erlebt z. B. der Stamm der höheren (plazentalen) Säuger im Unteren Tertiär (Paläozän-Eozän) eine Formenradiation, d. h. ein „büschelförmiges Auseinanderstrahlen der sich herausbildenden Typen nach verschiedener Richtung“ (Conrad-Martius). Er spaltet in einer nur kurz währenden labilen Entwicklungsperiode schlagartig auf, wobei nahezu sämtliche oder alle Ordnungen herausgestaltet wurden: Insektenfresser, Fledermäuse, Raubtiere, Paar- und Unpaarhufer, Zahnarme, Wale, Seekühe, Nagetiere, Primaten und noch eine ganze Reihe altertümlicher, heute ausgestorbener Ordnungen (Abb. 1). Die einzelnen Ordnungen repräsentieren sich

² „Stammesgeschichtlicher Zyklus“ Beurlen, „Typostrophe“ Schindewolf.

³ „Typogenese“ Schindewolf, „Aristogenese“ Osborn, „Virenzperiode“ Wedekind, „Aromorphose“ Sewertzoff, „Quantenevolution“ Simpson, „Typenentwicklung“ Schuh.

⁴ „Typostase“ Schindewolf, „Adaptive Radiation“ Osborn, „Idioadaptation“ Sewertzoff, „Invirenzperiode“ Wedekind, „Phyletische Evolution“ Simpson, „Adaptiogenese“ Parr, „Anpassungsentwicklung“ Schuh.

⁵ „Typolyse“ Schindewolf.

⁶ „Kurz“ ist relativ zu den andern Phasen zu verstehen. Absolut kann eine „explosive“ Formbildung eine ganze geologische Teilperiode einnehmen. Auch bedeutet das „explosive“ Auftreten neuer Stämme, Klassen, Ordnungen und Familien immer nur das Auftreten von Individuen, die nach dem Grundplan einer neuen Klasse, Ordnung oder Familie gebaut sind. Das Erscheinen neuer allgemeiner systematischer Gruppen führt dazu stets eine Unzahl dazugehöriger Gattungen und Arten mit herauf, in denen sich der neue Organisationsplan darstellt.

wieder in einer Fülle von Familien. Die Paarhufer z. B. spalten sich noch im Eozän in 18 Familien mit zahlreichen Gattungen (Abb. 2). Es werden gewissermaßen die verschiedenen Möglichkeiten, die für eine Vervielfältigung des Typus offenstehen, verwirklicht. Die entstandenen neuen Modelle tragen in wesentlichen Punkten Merkmale eines noch unentwickelten Stadiums, da sie noch keine starken einseitigen Organausbildungen (Spezialisierungen) zeigen. Sie erscheinen innerhalb ihres Organisationsplanes noch weiterbildungsfähig.

Eine ähnliche Formaufsplitterung wie die Säuger zeigen auch die übrigen Wirbeltiere. Auffallend ist z. B. die Zahl der verschiedenen Fischtypen im Devon und der Formenreichtum an der Basis der Vierfüßer (Tetrapoden). Die Reptilien bilden alle Hauptbaupläne im Perm heraus. Das gleiche finden wir bei Weich- und Gliedertieren. So erleben die Nautiloiden aus der Gruppe der Schalenkopffüßer (Cephalopoden oder Tintenfische) im Unter-silur, unmittelbar nach ihrem erdgeschichtlichen Erscheinen an der Oberkante des Kambriums, eine erste Periode stürmischer Entwicklung, durch die übergangslos nahezu die gesamte Mannigfaltigkeit der überhaupt herausgestalteten Stämme hervorgebracht werden. Von da ab ist bei ihnen während des gesamten Erdaltertums (Paläozoikum) und teilweise bis in die Jetztzeit hinein nur noch eine geringfügige Weiterentwicklung in verhältnismäßig untergeordneten Merkmalen festzustellen.

Eine Organismeneinheit entfaltet sich also meist nicht nach Art eines „Stammbaums“, bei dem der Stamm sich immer weiter und höher entwickelt und dabei ständig neue Äste austreibt, sondern nach Art eines „Stammstrauches“, bei dem zahlreiche Stämmchen, eben die verschiedenen Klassen, Ordnungen usw. parallel nebeneinander herlaufen. Der ihnen zugrundeliegende gemeinsame Organisationsplan (z. B. der Säuger) erfährt in jeder dieser Ordnungen (z. B. den Raubtieren, Nagetieren, Huftieren usw.) eine besondere Abwandlung. Trotzdem bleibt er stets die Norm für alle weiteren Differenzierungen im Verlauf der stammesgeschichtlichen Evolution und wird nirgends durchbrochen. Die parallelen Reihen selbst stehen unvermittelt und ohne Übergänge nebeneinander und lassen sich nicht voneinander ableiten (Abb. 1). „Die frühesten und primitivsten bekannten Glieder einer jeden Ordnung (z. B. der Säuger) besitzen schon die grundlegenden Merkmale der Ordnung, und in keinem Fall ist eine angenähert kontinuierliche Folge von der einen zu einer anderen Ordnung bekannt. In den meisten Fällen ist der Bruch so beträchtlich und die Kluft so groß, daß der Ursprung der Ordnung spekulativ und viel umstritten ist. Natürlich konvergieren die Ordnungen alle mit rücklaufender Zeit in verschiedenem Grade. Die frühesten bekannten Glieder sind viel ähnlicher als die spätesten, ... aber die Linie, die eine wirkliche Verbindung mit einer solchen Ahnenschaft herstellt, ist selbst für ein einziges Beispiel nicht bekannt ... Dieses regelmäßige Fehlen von Übergangsformen ist nicht auf die Säugetiere beschränkt, sondern ist eine fast allgemeine Erscheinung, die seit langem von den Paläontologen bemerkt

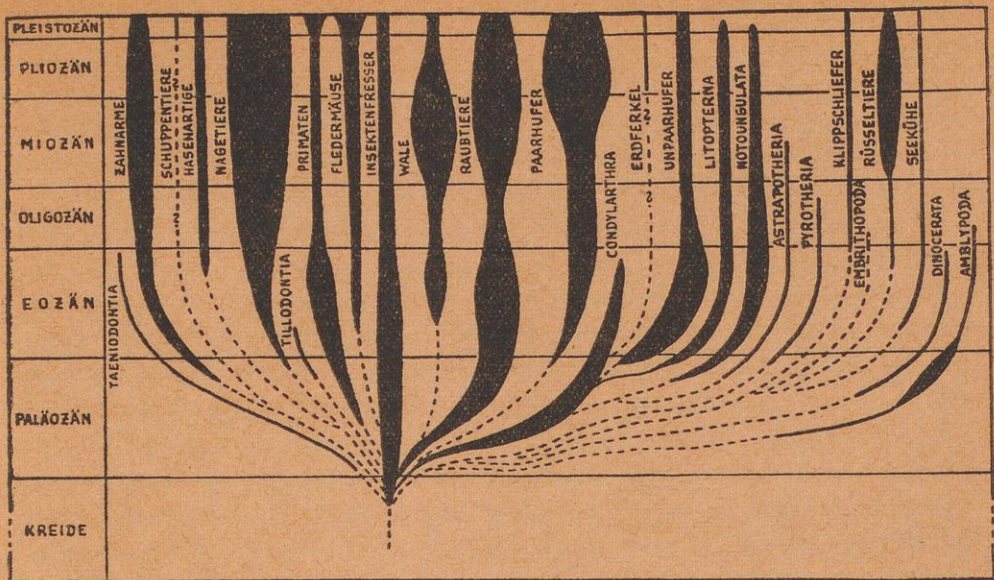


Abbildung 1:

Formvermannigfaltigung der höheren Säuger (nach Romer)

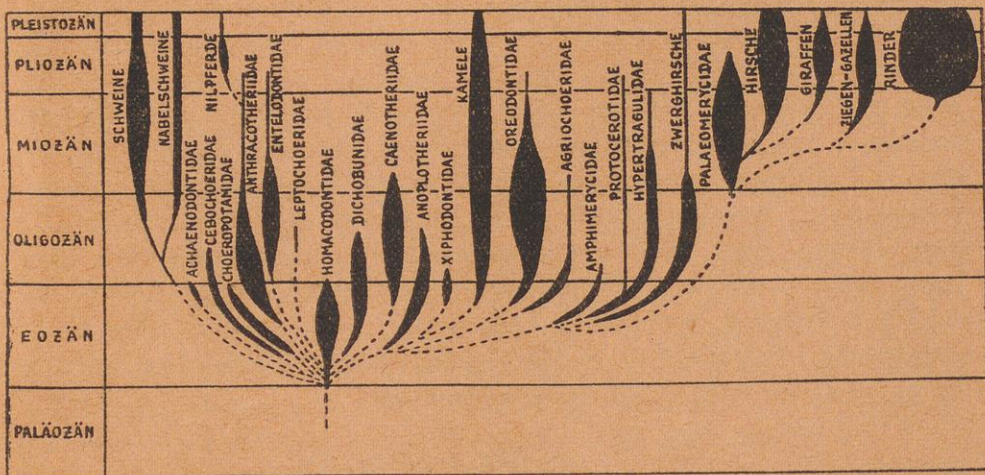


Abbildung 2:

Formvermannigfaltigung der Paarhufer (nach Romer)

worden ist. Sie ist bei fast allen Ordnungen aller Klassen der Tiere, sowohl der Vertebraten (Wirbeltiere) als auch der Invertebraten (Wirbellosen), vorhanden“ (Simpson).

Weil diese Erscheinung des plötzlichen und unvermittelten Auftauchens neuer Formen derart allgemein ist, nennt Rensch das Auftreten von „explosiven“ Perioden eine „evolutionistische Regel“. Simpson faßt diesen stammesgeschichtlichen Prozeß unter dem Namen „Quantenevolution“ zusammen und will damit zum Ausdruck bringen, daß eine Diskontinuität in der Entwicklung vorliegt.

Nicht bei jedem Bauplan liegt jedoch die „explosive“ Phase labiler Entfaltung am Anfang. Nur bei etwa der Hälfte fällt nach Rensch die Blütezeit mit dem Beginn der betreffenden Gruppe zusammen, bei den andern setzt sie erst nach einer „Anlaufzeit“ ein. Es geht ihr eine mehr oder weniger lange „Inkubationszeit“ voraus, die sich bisweilen über eine geologische Hauptperiode und auch noch länger ausdehnen kann. Die Säugetiere z. B. treten zuerst in der Oberen Trias auf. Sie blieben also während der ganzen Jura- und Kreidezeit ein ziemlich artenarmer und auch gestaltlich nur wenig verschiedenartig geprägter Stamm, verglichen mit ihrer späteren außerordentlichen Mannigfaltigkeit und Typenvielfalt. Erst zur Wende von der Kreide zum Tertiär setzt die erstaunliche Typenradiation oder Vermannigfaltigung des Bauplans ein und läßt in diesem Zeitabschnitt, im Eozän, die Mehrzahl der bekannten Säugerordnungen entstehen (Abb. 1). Manche Gruppen zeigen sogar zwei „explosive“ Phasen, die zeitlich voneinander getrennt in verschiedenen geologischen Perioden einsetzen. Auch liegen in manchen Zeiten Häufungen von „explosiven“ Phasen vor, z. B. im Untersilur für die verschiedensten Formen, in der Trias und im Jura vor allem für Meerestiere, im Karbon und Perm für Insekten und Landtiere, im frühen Tertiär für Vögel und Säuger. Das Geschehen ist also nicht einheitlich, sondern sehr verwickelt. Immerhin gehört zur stammesgeschichtlichen Entwicklung der meisten Tiergruppen eine „kurze“ Periode sprunghafter, diskontinuierlicher Formbildung. „Explosiv, geradezu überstürzt wird hier in großen Umbildungsschritten eine Anzahl verschiedenartiger Organisationsgefüge oder Typen angelegt, die dann während der anschließenden Fortentwicklung ihren Grundcharakter unverändert beibehalten“ (Schindewolf). Diese Fortentwicklung vollzieht sich in der Phase ruhiger und langsamer Ausgestaltung der in der ersten Phase gelegten Formgrundlage.

Die Phase ruhiger Ausgestaltung

In dieser anschließenden Phase, die gewöhnlich von bedeutend längerer Dauer ist, erfolgt die weitere Entwicklung und Differenzierung kontinuierlich in kleinen Einzelschritten, wobei die Grundorganisation unberührt bleibt. Alle Zwischen- und Endstadien, die erreicht werden, sind deshalb nichts anderes als eine immer neue Verwirklichung und spezifizierende Ausgestaltung und Abwandlung des einmal grundgelegten und starr festgehaltenen

Bauplans, da alles in den von ihm vorgeschriebenen Bahnen und dem von ihm umspannten Rahmen verläuft.

So setzt z. B. bei den Ammoniten eine fortschreitende Zerschlitung und Sattelspaltung der Lobenlinie und eine sich ständig komplizierende Skulpturenentwicklung der Schale ein. Bei der Pferdereihe vollzieht sich von „Eohippus“ („Hyracotherium“) des Eozäns über „Orohippus“, „Epihippus“, „Mesohippus“, „Miohippus“, „Parahippus“, „Meryhippus“, „Pliohippus“ bis zum heutigen „Equus“ eine zunehmende Verstärkung der Mittelzehe unter ständiger Reduktion der übrigen Zehen. Bei „Equus“ sind nur noch die verstärkte Mittelzehe und die beiden kleinen Reste der seitlichen Zehen, die sog. Griffelbeine, erhalten. Gleichzeitig wird auch das Gebiß umgewandelt. Die ursprünglich niederkronigen Zähne werden nach und nach hochkronig, die Schmelzfalten komplizieren sich, der Zementbelag nimmt zu und die Prämolaren werden fortschreitend der Gestalt der Backenzähne (Molaren) angeglichen (molarisiert).

An die ersten Träger des neu herausgestalteten Bauplans knüpfen sich also, wie Schindewolf sagt, „lange Entwicklungsreihen, in denen wir Schritt für Schritt die in langsamem Tempo erfolgenden Ausgestaltungen, fortschreitenden Differenzierungen und Anpassungen im Rahmen der einmal angelegten Grundorganisation verfolgen können“. Den Prozessen, die sich bei dieser „phyletischen Evolution“, wie Simpson diese Phase der stammesgeschichtlichen Entwicklung nennt (Abb. 1 und 2), ist es demnach „eigentümlich, daß sie gemeinhin gerichtet erscheinen“. Ist nämlich eine bestimmte Entwicklungsrichtung einmal eingeschlagen, so wird sie unerbittlich fortgesetzt. Es scheint dann kein Halten, keine Umkehr und kein Ausbrechen mehr zu geben. Etwas grundsätzlich Neues, das die Bauplangrenzen überschritte, wird deshalb nicht mehr hervorgebracht. Mag es zu Beginn auf Seitenlinien noch gewisse Abwandlungen vom Ausgangsplan und damit eine gewisse Fülle strukturell neuer Formen geben, nach und nach setzt eine völlige Erstarrung ein, die keine neuen Ordnungen und Familien mehr entstehen läßt. Ihre Zahl wird sogar fast immer verringert, weil viele vor Erreichung der Gegenwart aussterben. Deshalb gewinnt man den Eindruck, als ob sich in der Phase der ruhigen Ausgestaltung (Spezialisierung) eine relativ schnelle Verarmung der betreffenden Tiergruppen vollzöge. Das trifft aber nach Rensch nur insofern zu, als nur die Produktion von wirklichen Neuprägungen abnimmt, während die Formenfülle innerhalb des Organisationsplans meist sogar zunimmt und sich vor allem in der überreichen Zahl von Arten äußert.

Da in der Frühphase stürmischer Formbildung der Ausgangstyp gleich in eine ganze Reihe von Untertypen aufspaltet, ist die Entfaltung der Stämme nicht auf eine einzige Linie gestellt, sondern sie vollzieht sich in mehr oder weniger zahlreichen parallelen Reihen (Abb. 1 und 2). Diese unterscheiden sich in gewissen Merkmalen, die ihre Selbständigkeit bezeugen, stimmen dagegen in andern, nämlich den übergeordneten Bauplan-Merkmalen, die ihre Zusammengehörigkeit dartun, überein und lassen eine gleichartige Ab-

wandlung erkennen. So verlaufen die Strukturentwicklung der Schalen und die Zerschlitung der Lobenlinie bei den Ammoniten ebenso wie die Zehenreduktion und Zahnumbildung der Pferdegruppe je in einem ganzen Bündel paralleler Reihen. Solche parallele Reihen lassen sich auch bei den Amphibien, Reptilien und andern Säugern aufstellen. Alle diese einseitigen Organbildungen (Spezialisierungen) liegen jeweils in der eingeschlagenen Gestaltungsrichtung, je nachdem der Organismus als Pflanzenfresser, als Raub-, Nage-, Flug- oder Grabtier lebt.

Ein letztes Kennzeichen der Phase ruhiger Ausgestaltung, das allerdings Ausnahmen nicht ausschließt, ist das fortschreitende Größenwachstum. Die Frühformen dieser Periode sind im allgemeinen kleinwüchsig. Im Verlauf der weiteren Entwicklung findet dann aber meist eine zunehmende Steigerung der Körpergröße statt. Gerade die Wirbeltiere bieten dafür eindrucksvolle Beispiele. Die Säuger des Mesozoikums waren Zwerge. Im Tertiär und im Pleistozän (Eiszeitalter) aber finden wir große, ja Riesenformen, z. B. die ausgestorbene Huftiergruppe der Titanotherien, die vom Untereozän bis zum Unteroligozän auf das Fünffache der ursprünglichen Körpergröße anwächst. Bei dem oligozänen „Brontops“ beträgt die Schulterhöhe sogar das Siebenfache von der des eozänen „Lambdotherium“. Auch das älteste uns bekannte pferdeartige Wesen, „Eohippus“ aus dem Untereozän Nordamerikas, erreicht mit 25 cm Schulterhöhe nur die Größe einer Katze. Die daran anschließenden Formen gewinnen dann nacheinander die Höhe eines Foxterriers, eines Schafes und schließlich die Größe des heutigen Pferdes. Auch die Entwicklung der Kamele setzt mit zwerghaften Arten von etwa Hasengröße ein. Erinnert sei weiter an das mächtige „Baluchitherium“ aus der Gruppe der Nashörner, das jedoch, wie die meisten vorzeitlichen Nashörner, noch kein Horn trug, mit seinen mächtigen Säulenbeinen, 5,30 m Schulterhöhe und 10 m Rumpflänge, an die großen Formen karbonischer Insekten mit 70 cm Flügelspannweite, an „Pteranodon“, die größte Flugechse, ja das größte Flugtier aller Zeiten, aus der Oberen Kreide Nordamerikas mit einer Flügelspannweite bis zu 8 m, an die riesigen Dinosaurier des Oberen Jura und der Unteren Kreide. Unter diesen größten Landtieren erreichte „Brachiosaurus“ eine Höhe — vom Boden bis zum winzig kleinen Kopf gemessen — von 13 m bei einer Länge von 25 m. Auch die Schalenkopffüßer (Cephalopoden) steigerten die Größe ihres Gehäuses außerordentlich. Manche aufgerollte Formen („Pachydiscus“) erreichten 2,50 m im Durchmesser, manche gestreckten Formen („Endoceras“) eine Länge von 5 m. Unter den lediglich mit einem Chitinskelett ausgestatteten Gliedertieren entwickelten manche krebsartigen Formen aus der Gruppe der Eurypteriden eine Länge von 1,80 m.

Fassen wir die Eigenart dieser stammesgeschichtlichen Phase noch einmal kurz zusammen, so läßt sich sagen: Die in der ersten Phase stürmischer Formbildung gebildeten neuen Organisationspläne durchlaufen in vielen parallelen Reihen eine auf zunehmende Spezialisierung gerichtete, ziemlich

geradlinige Ausgestaltung ihrer Organisationsgrundlage. Die Entwicklung verläuft dabei langsam in kleinen Einzelschritten. Gegenüber der erstaunlichen gestaltlichen und systematischen Verschiedenheit der „explosiven“ Periode ist diese Phase durch oft artenreiche, aber strukturell mehr einheitliche Typen gekennzeichnet. Sie ist gewöhnlich von wesentlich längerer Dauer als die erste Periode und auch länger als die Endphase, der wir uns jetzt zuwenden.

Die Phase des Niedergangs

Die stammesgeschichtlichen Entwicklungsreihen einer ganzen Anzahl von Organismenstämmen zeigen in ihrer Endphase mannigfache Niedergangserscheinungen. Bei der fortschreitenden Wachstumssteigerung muß nämlich einmal ein Punkt erreicht werden, an dem die Körpergröße oder die einseitige Organausbildung für die gegebene Organisation und ihre physiologischen und funktionellen Möglichkeiten zu einem optimalen Zustand gelangt. Wird sie jetzt noch weiter erhöht, so ruft sie gestaltlich und physiologisch ungünstige Verhältnisse, Überspezialisierungen und Disharmonien hervor, wodurch die Vertreter solcher Formengruppen in ihrer Lebensfähigkeit herabgesetzt und schließlich zum Aussterben verurteilt werden.

Die Riesenformen stehen deshalb wohl an der Grenze dessen, was eine biomechanische Konstruktion noch leisten kann. Bei den karbonischen Insekten mit 70 cm Flügelspannweite z. B. ist das Verhältnis zwischen zunehmender Schwere des als Stützapparat dienenden äußeren Chitinskelettes und dem für den Flug notwendigen Kraftaufwand wohl kaum mehr zu überschreiten. Auch den Schwingfliegern unter den Reptilien, wie „Pteranodon“ mit 8 m Flügelspannweite, ist eine biomechanische Grenze gesetzt, die sich aus den Faktoren der Flächenbelastung, der notwendigen Muskelkraft, der Festigkeit und der Ernährung ergibt. Bei „Pteranodon“ standen diese Komponenten, wie mathematisch ermittelt wurde, noch gerade in einem ausgewogenen Verhältnis. Eine weitere Steigerung der Größe war wohl kaum mehr möglich. „Pteranodon“ ist nachkommenlos erloschen. Ähnliches gilt von den Riesendinosauriern, Riesenhuftieren und Riesenammoniten. Sie alle sind Höhepunkte der Kraftentfaltung, aber wie Schindewolf mit Recht bemerkt, nur scheinbare. Sonst bliebe es nämlich unverständlich, weshalb sie nicht fortleben.

Ebenso wie sich der Gesamtkörper bis zu einem nicht mehr tragbaren Zustand vergrößern kann, werden bisweilen auch einzelne Organe von einem exzessiven Wachstum in einer besonderen Spezialisationsrichtung erfaßt. Da, wie es den Anschein hat, die einmal angebahnte Entwicklungsrichtung und Größensteigerung des Organs nicht mehr abzubremsen sind, sondern unerbittlich beibehalten werden, kann das betreffende Organ bis ins Extrem gesteigert werden. So entwickelten sich bei den Raubsauriern vor allem Kopf und Gebiß, bei den pflanzenfressenden Sauropoden der Hals, bei den Stegosauriern die Rückenpanzerung und bei den Elefanten die oberen Schneide-

zähne. Man hat bei diesen überspezialisierten Formen „oft den Eindruck, daß der ganze Organismus gewissermaßen im Dienst eines übermäßig entwickelten Organs steht“ (Beurlen). Hierbei wird der Zustand einer optimalen Anpassung überschritten, besonders wenn die Umweltbedingungen eine (relativ) schnelle Verschlechterung erfahren, so daß das, was bisher eine Verbesserung der Funktionsleistung bewirkte, jetzt, im Übermaß entwickelt, unzweckmäßig und schädlich wird.

Das läßt sich z. B. bei den eiszeitlichen Elefanten erkennen, deren gewaltig lange Stoßzähne völlig aus dem Rahmen der Schädel- und Körperproportionen herausfielen. Dazu hatten sie bei einigen Formen (z. B. beim Mammut und beim amerikanischen „*Elephas columbi*“) durch eine Einkrümmung nach oben bzw. spiralig nach hinten-unten ihre Bedeutung als Waffen verloren. Sie bedeuteten für das Tier wohl nur noch einen nutzlosen Ballast. Das war das Ende einer Entwicklung, die wahrscheinlich mit kurzen graden oder schwach gekrümmten und zum Graben oder Wühlen geeigneten Schneidezähnen begonnen hatte, wie wir sie bei den fossilen Vertretern der Rüssel-tiere (Proboscidier), z. B. bei „*Moeritherium trigonodon*“, finden. Der Rüssel nahm bei diesem Prozeß ständig an Länge zu. Beim amerikanischen Säbeltiger („*Smilodon*“) erfuhren die oberen Eckzähne eine Größensteigerung zu mächtigen langen Doppeldolchen, mit der eine Verkümmern der unteren Eckzähne verbunden war. Diese Überspezialisierung erschwerte wahrscheinlich die ursprüngliche Beißfunktion und die Zerkleinerung und Aufnahme der Nahrung und bedeutete ein Gebundensein der Säbeltiere an bestimmte großwüchsige Beutetiere, deren Fortfall, wie viele annehmen, die ganze Gruppe dem Untergang weihte.

Die Beispiele ließen sich noch um viele vermehren. Hingewiesen sei nur noch auf einige permische Reptilien mit Dornfortsätzen bis zu 60 cm Länge, die Wirbelkörpern von höchstens 4 cm aufsaßen und zur Stütze eines Hautkammes dienten, auf den bis 9 m langen „*Stegosaurus*“ aus der Unteren Kreide mit einer Rückenpanzerung — wohl zum Schutz gegen Angriffe großer Raubsaurier — von einer kaum mehr tragbaren Größe und Stärke, auf den 8 m langen Saurier „*Triceratops*“ aus der Oberen Kreide mit riesigen Stirnzapfen und gewaltigem Nackenschild, auf den irischen Riesenhirsch „*Megaceros giganteus*“ des Eiszeitalters, mit einer Spannweite des Schaufelgeweihes von 3,50 m, das für das Tier wohl mehr eine Belastung und Behinderung als einen Vorteil bedeutete, zumal es in Wäldern nicht mehr zu leben vermochte. Auch aus der Gegenwart kennen wir zwei übertrieben spezialisierte Tiere. Das eine ist die Giraffe mit ihrem überlangen Hals und überhohen Vorderbeinen. Sie muß, um das Wasser an der Tränkestelle erreichen zu können, ihre Vorderbeine weit auseinanderspreizen. Das andere ist der Hirscheber „*Babirussa*“ von Celebes und Buru. Seine oberen hypertrophierten Eckzähne („Hauer“) sind nach oben gewachsen, haben die Oberlippe durchbohrt, sich eingerollt und bilden große Bögen vor den Augen. Dadurch

sind sie funktionslos geworden und zum Wühlen und zur Abwehr nicht mehr geeignet.

Schindewolf hat diese Phase „Typolyse“ genannt. In der Tat machen sich hier gewisse Auflösungserscheinungen an der Gesamtkörperkonstitution mancher Tiere aus verschiedenen Ordnungen und Familien bemerkbar, die so lange durch allen Formwandel hindurch aufrecht erhalten worden war. Es setzt vielfach eine merkwürdige Unruhe und Unsicherheit in der Formbildung ein, die man aber nicht mit der sprunghaften Bildung neuer Formtypen vergleichen kann, sondern eher als eine „Formverwilderung“ mit steigender Variabilität und einer zunehmenden willkürlichen Verschiedenheit der einzelnen Exemplare bezeichnen muß. Man gewinnt den Eindruck, als ob in der letzten Entfaltungsphase kurz vor dem endgültigen Aussterben eine gewisse Erschlaffung und Auflösung der Gestaltgesetzmäßigkeiten erfolgt sei, die irgendwie mit dem Aussterben zusammenhängt.

So hat man z. B. bei Wirbeltieren ausgesprochene anomale, ja pathologische Erscheinungen festgestellt. Die Tausende von Mammutskeletten des paläolithischen Jagd- und Wohnplatzes Predmost in Mähren zeigen neben Inzuchterscheinungen eine auffällig große Variabilität und einen sehr hohen Prozentsatz von Tieren, die Zahnkrankheiten hatten. Ähnliche Beobachtungen machte man an den Zehntausenden von Skeletten der Höhlenbären aus der Mixnitzer Drachenhöhle in der Steiermark, die ebenfalls eine anomale Breite der Variabilität aufwiesen. Ein hoher Prozentsatz war dazu mit Knochenabnormitäten behaftet, und viele Tiere waren degenerierte Zwergtypen. Es sieht hier also so aus, als ob der Organisationsplan, der bisher festgelegt war, sich aufzulösen begänne, als ob eine Degeneration vorläge, die zum Aussterben des Mammuts und der Höhlenbären führte.

Damit ist die Eigenart der letzten Phase in der Entwicklung mancher Organismengruppen geschildert. Sie „ist gekennzeichnet durch mannigfache Merkmale des Niedergangs, der Entartung und Lockerung der im Typus verkörperten Formgebundenheit. Überspezialisierungen und übersteigter Riesenwuchs der dem Aussterben geweihten Reihen geben dieser Periode ihr besonderes Gepräge“ (Schindewolf). Allerdings ist diese letzte Phase durchaus nicht regelmäßig bei allen ausgestorbenen Organismen aufgetreten. In unzähligen Fällen gehen die Stammesreihen auch ohne derartige gestaltliche und pathologische Degenerationserscheinungen zugrunde. Rensch führt eine ganze Menge solcher Gruppen an, die keine Riesen- oder Exzessivformen ausbildeten und doch ausstarben. Ihr Aussterben ist deshalb anders, vielleicht durch Verdrängung und Vernichtung durch überlegene Formen, zu erklären. „Morphologisches Degenerieren im eigentlichen Sinn des Wortes, d. h. ein Entarten, ein Entfernen vom Gestalttypischen einer Gruppe“ ist deshalb nach Rensch nur eine der Möglichkeiten, die den Untergang herbeiführen können.

Die geschilderte Phasengliederung der Organismenentwicklung ist bei den verschiedenen Tierstämmen weit verbreitet. Aber es ist auffällig, daß die

Wendepunkte in den einzelnen Stämmen, ihre „explosiven“ Phasen, nicht streng zusammenfallen. Sie verteilen sich auf einen größeren Zeitraum. Die *Gesamtheit* der in Frage kommenden Lebewesen einer geologischen Epoche wird von der Formwandlung und Formaufspaltung niemals erfaßt. So haben sich, und zwar unter gleichen Lebensbedingungen, z. B. die Quastenflosser (Crossopterygier) rasch aufgespalten und sich zu den höheren Fischen weitergebildet, während die mit ihnen in den Grundzügen ihrer Organisation und Lebensweise fast übereinstimmenden Lungenfische (Dipnoer) ein im Grunde steriler Stamm geblieben sind. In den sich ausweitenden Silurmee- ren entwickelten die Armfüßer (Brachiopoden) eine fast unüberschbare Formenfülle, die Linguliden, einer ihrer Familien, dagegen blieben ohne besondere Formenfülle das, was sie schon im Kambrium waren und es bis zur Gegenwart geblieben sind, während die anderen Armfüßer ausstarben.

Diese Verschiedenheit im Auftreten der Phasen stürmischer Formbildung zeigt, daß die Verhältnisse und Befunde durchaus nicht so einfach und durchsichtig sind, wie man vielleicht glauben möchte. Es ist heute noch kein Entscheid darüber zu geben, ob die drei Phasen der stammesgeschichtlichen Entwicklung Ausdruck einer Naturgesetzlichkeit sind, oder ob sie sogar, wie Hennig und Beurlen wohl zu Unrecht meinen, den Stadien des keimesgeschichtlichen (ontogenetischen) Werdens eines Individuums: Geburt, Wachstum und Jugend, Reife und Alter, Absterben und Tod, entsprechen, zumal über den Ursachenkomplex, der das Zustandekommen dieses stammesgeschichtlichen Geschehens erklärt, den wir aber hier nicht mehr behandeln können, noch wenig Übereinstimmung in der Auffassung besteht. Der paläontologische Befund stellt nur eines klar heraus: Stammesgeschichtliche Entfaltung vollzieht sich nicht kontinuierlich und stetig, sondern nach Entwicklungsgeschwindigkeit, Entwicklungsvermögen und Entwicklungsverlauf in Phasen oder Perioden. Stetige und sprunghafte Entwicklung wechseln miteinander ab.

Ausschlaggebend ist die Phase der „explosiven“ Formbildung, in der mit hochgesteigerter Entwicklungsgeschwindigkeit und schlagartiger Vermehrung der Formmannigfaltigkeit ohne lange Ketten verbindender Übergangsformen durch tiefgreifende Umgestaltung der typenbestimmenden Merkmale neue Organisationsgefüge ausgebildet werden. Diese erste Phase lenkt alsdann in eine Periode ruhiger, allmählicher Umbildung ein, die kontinuierlich in kleinen Einzelschritten erfolgt. Ihr Wesen besteht in einer differenzierten Ausgestaltung der zuvor geschaffenen Baugrundlage. Am Ende der stammesgeschichtlichen Entwicklung steht bisweilen ein Erlöschen der verschiedenen ausgeformten (ausspezialisierten) Reihen, gepaart — aber durchaus nicht immer — mit den verschiedensten Auflösungserscheinungen der im Typus verkörperten Formgebundenheit. Durch dieses Massensterben wird die ursprüngliche Stammesbreite stark vermindert, bisweilen aber auch in einer neuen Phase „explosiver“ Formbildung mit neuer Blütezeit in der alten Breite wiederhergestellt.