

Prozesse der Artbildung in der jüngeren erdgeschichtlichen Vergangenheit – Beispiele aus dem Stamm der Weichtiere (Mollusca)

Dr. Thorsten Kowalke, Universität München (LMU), Department für Geo- und Umweltwissenschaften, Sektion Paläontologie, Richard-Wagner-Str. 10, 80333 München, e-mail: t.kowalke@lrz.uni-muenchen.de

Artbildungsprozesse sind Vorgänge, die in der Vergangenheit wie auch in der Gegenwart vorkommen. Sie sind Voraussetzung für die Weiterentwicklung des Lebens auf der Erde, d.h. für die Evolution. Dabei entstehen, vereinfacht ausgedrückt, aus einer ursprünglichen Form Tochterarten, die neue Merkmale aufweisen, wobei die ursprüngliche Stammart ausstirbt oder auch noch eine Zeitlang weiterlebt. Die Bildung der neuen Arten wird durch die Abwandlung der Erbinformation herbeigeführt. Hier spielen zum einen zufällige Entwicklungen eine Rolle, zum anderen werden solche Prozesse durch Veränderungen in der Umwelt gesteuert. Weitere im Lebensraum vorkommende Tiere, z.B. Nahrungskonkurrenten und Fressfeinde können diese Vorgänge ebenso beeinflussen, wie von der unbelebten Natur (Licht, Temperatur, Strömung, etc.) ausgehende Umweltveränderungen.

Weichtiere, hier insbesondere Muscheln und Schnecken, eignen sich besonders gut für die Untersuchung von Artbildungsprozessen in der Vergangenheit, weil sie häufig und individuenreich als Fossilien überliefert sind. Weiterhin lassen sich viele fossile Muscheln und Schnecken, insbesondere aus der jüngeren Erdgeschichte, auf heute lebende (= rezente) Verwandte beziehen. Dies erleichtert den direkten Vergleich, da wir von den heute lebenden Formen auf die fossilen Formen schließen können.

Am Beispiel von Muscheln und Schnecken-Vergesellschaftungen, die in Gesteinen der letzten 50 Millionen Jahre gefunden wurden, soll die Entwicklung typischer Gruppen in Abhängigkeit von Veränderungen der Umwelt vorgestellt werden. Die im Folgenden besprochenen Vertreter lebten überwiegend im Bereich des Brackwassers, d.h. in einer Mischung aus Salz- und Süßwasser. Neben der Entwicklung der Tierwelt wird auch der geologische Hintergrund erläutert, d.h. die Auswirkungen der mit Kontinentverschiebungen und Gebirgsbildungen einhergehenden Umgestaltungen der Lebensräume.

Vor der Entstehung der Alpen existierte ein parallel zum Äquator verlaufender Ozean, das Tethys-Meer mit typischen Ablagerungen (Abb. 1a) und charakteristischer, weit verbreiteter Tierwelt. Während der beginnenden Auffaltung der Alpen wurde dieser einheitliche Ozean unterbrochen und es entstanden Vorstufen des Mittelmeeres sowie nördlich der sich bildenden und weiter aufsteigenden Alpen ein weiteres Binnenmeer, die so genannte Paratethys.



Abb. 1a: Fünfzig Millionen Jahre alte Ablagerungen der Tethys bei Gánt (Westungarn). Die hellen Schichten wurden von Resten kalkschaliger Einzeller im flachen Meer gebildet. Die dunkleren Lagen sind fossile Brackwasserabsätze.



Abb. 1b-c: Im Vergleich dazu der moderne Brackwasserlebensraum der Mangroven (baumbestandene Küstenwälder) der westafrikanischen Tropen.

Die Tierwelt der Tethys war an tropische Temperaturen angepasst. Die nächsten Verwandten mussten also im Laufe der Zeit (wegen der Abkühlung des Klimas) in tropische Zonen abwandern (Abb. 2). Nachfolgende Fossilvergesellschaftungen, die sich von der Tierwelt der Tethys herleiten lassen, passten sich aber z.T. an die veränderten Umweltbedingungen an.

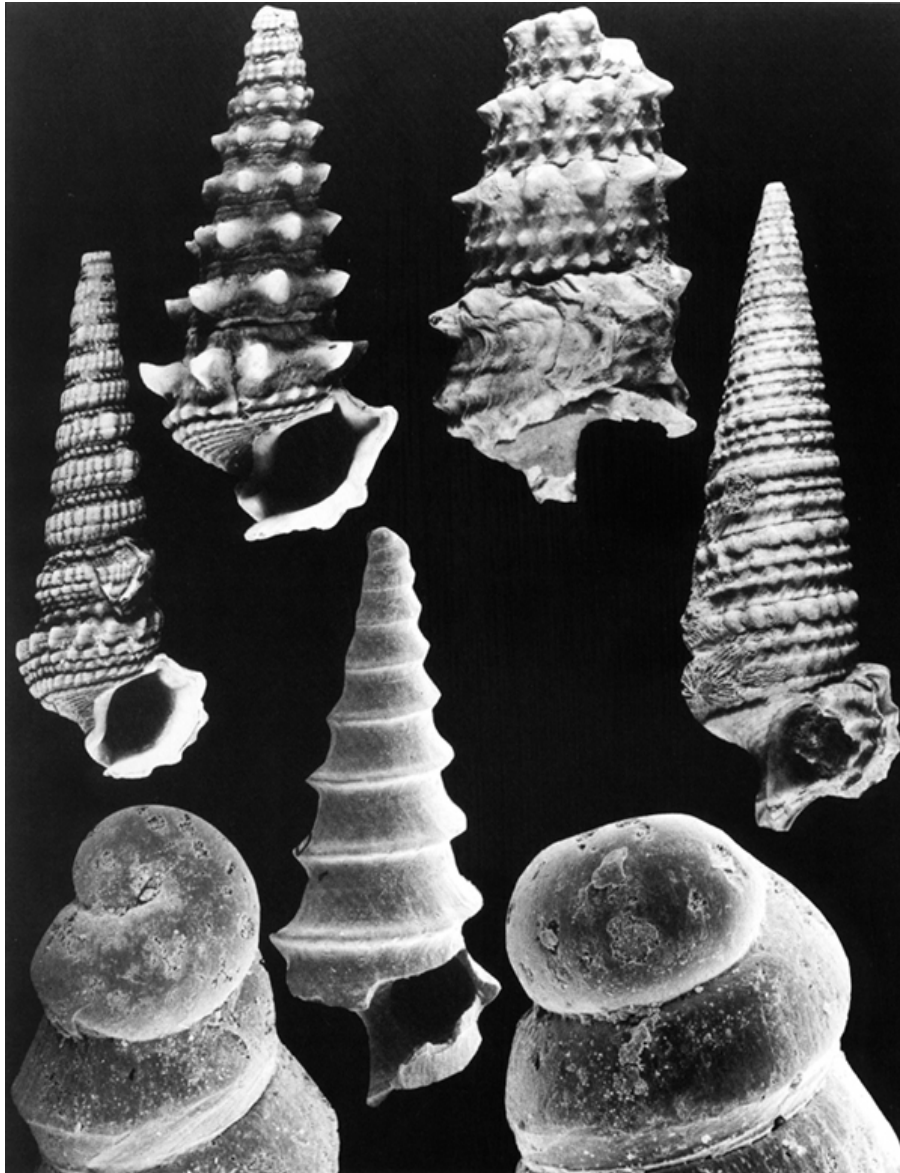


Abb. 2: Vertreter der typischen Brackwasserschnecke *Tympanotonos* der Tethys (rechts und unten) und nahe rezente Verwandte der westafrikanischen Küste. Die abgebildeten ausgewachsenen Exemplare (oben) erreichten eine Gehäusehöhe von 5 cm. Die Schale eines Jungtieres (unten, mit Detailabbildungen der Anfangsschalen) misst 2,4 mm in der Höhe.

Im Mittelmeer stellten sich stabile Umweltbedingungen mit normalem Meerwasser ein. Daraus ergaben sich günstige Bedingungen für viele im flachen Meer lebende Weichtiere, die ähnliche Lebensräume und ähnliche Nahrung bevorzugten. Die meisten Muscheln lebten flach im Sand

und filtrierte im Wasser schwimmende Einzeller (Plankton). Die meisten Schnecken weideten Algen, wenige ernährten sich von anderen Tieren. Aus der Gleichförmigkeit der Lebensräume mit wenig spezialisierten Nischen ergab sich, dass sehr ähnliche Arten zumeist gut von einander abgegrenzte Verbreitungsgebiete hatten.

In der Paratethys hingegen herrschten nach der Abtrennung vom Mittelmeer Brackwasserbedingungen vor, da das Meerwasser durch einströmende Flüsse mit Süßwasser vermischt wurde. Zudem war das Wasser flacher, so dass im Randbereich ausgedehnte schwach salzige Sümpfe und Überschwemmungsflächen entstehen konnten. Diese waren in eine Vielzahl kleinster Lebensräume untergliedert, wobei zum einen die Wassertiefe eine Rolle spielte, zum anderen der sich verändernde Salzgehalt des Wassers. Die Kleinstlebensräume konnten von sehr ähnlichen, nahe verwandten Arten besiedelt werden, die hinsichtlich der Nahrung und des besiedelten Substrates spezialisiert waren, so dass keine zu starke Konkurrenz um Nahrung und Lebensraum entstand. Mit zunehmender Austrocknung der Paratethys zerfiel dieser vormals zusammenhängende Lebensraum weiter in Einzelbecken. Ein Austausch und eine weitere Verbreitung unterblieben. Es erfolgten z.T. extreme Aufsplittungen sehr ähnlicher Gruppen in zahlreiche Arten (Radiationen), die teilweise auf einzelne Becken beschränkt waren (Endemismen, Abb. 3-4).

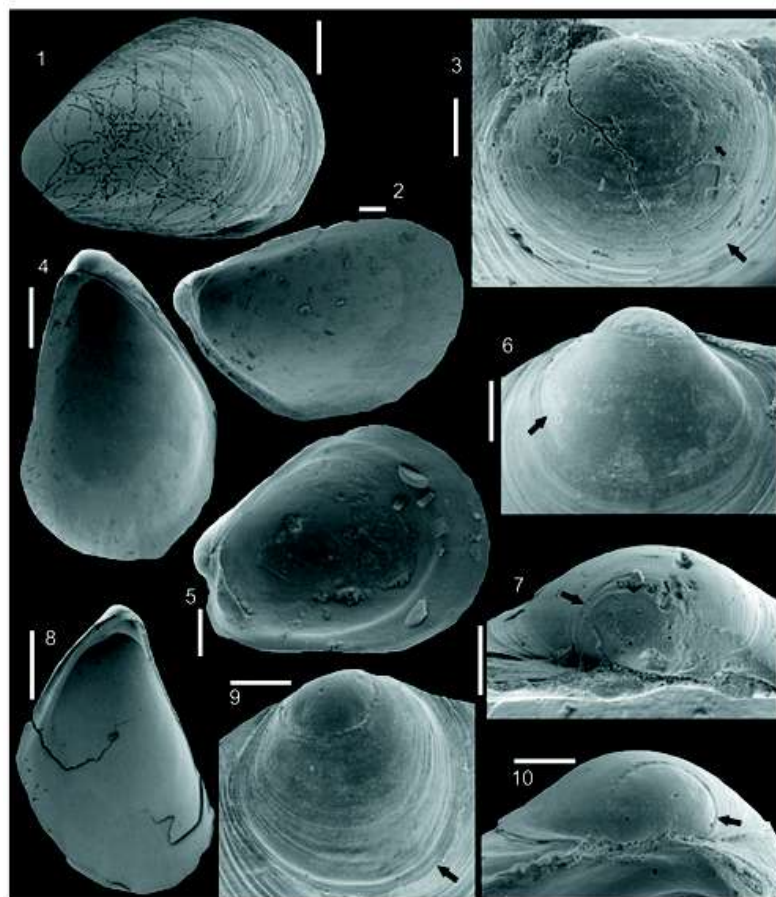
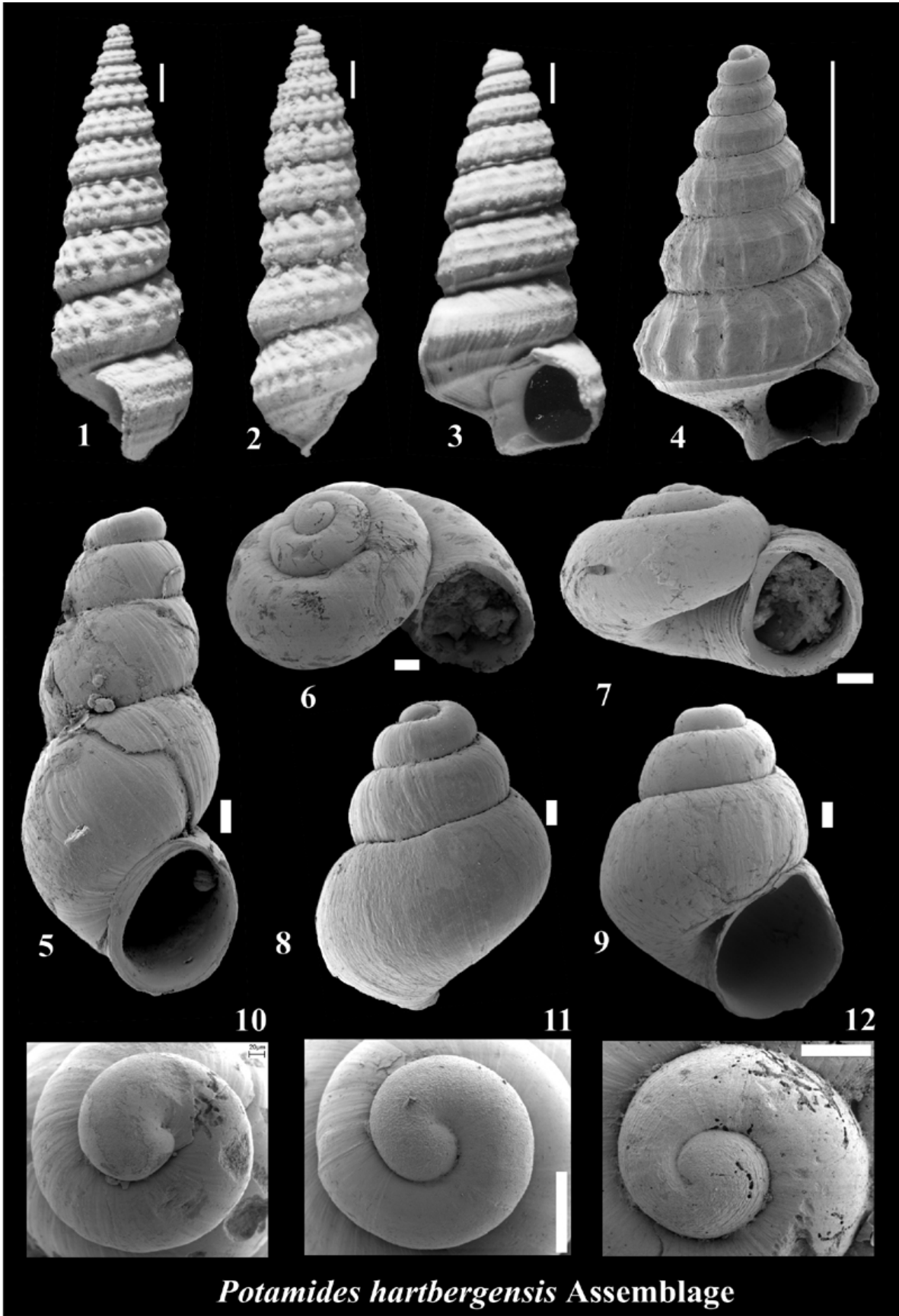
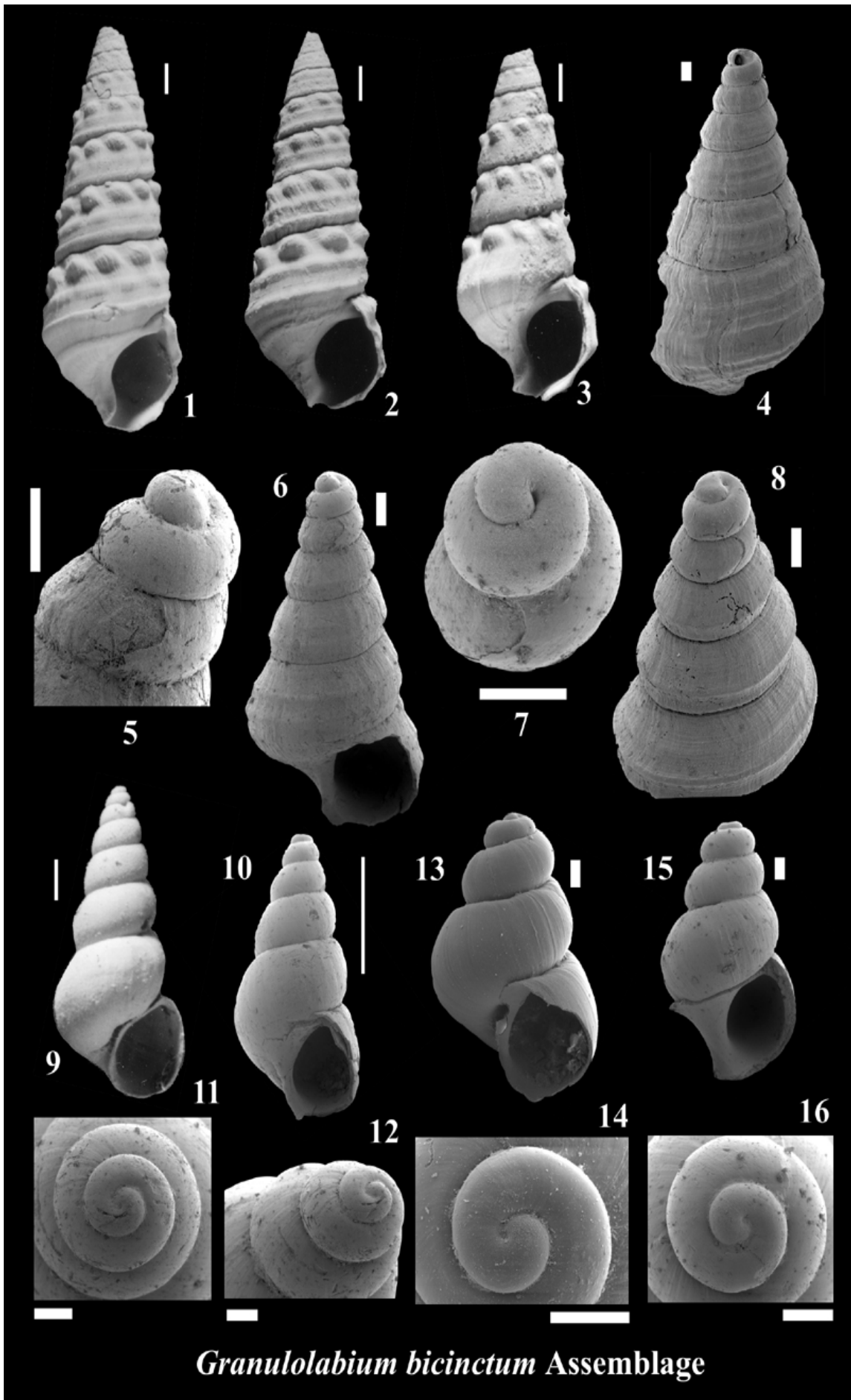




Abb. 3-4: Endemische Radiationen – lokal begrenzte Aufsplittungen in zahlreiche, sehr ähnliche Arten. Beispiele aus der älteren Miozän-Zeit Bayerns (ca. 17 Millionen Jahre alt). 3: die Brackwassermuschel *Mytilopsis*. Die Massstab balken entsprechen: Abbildungen 4, 8 = 0,5 mm; 1-2, 5 = 0.2 mm; 3, 6-7, 9-10 = 0.05 mm. 4: die Brackwasserschnecke *Nematurella*. Von der Schalen- bzw. Gehäusegestalt her sehr ähnliche Arten können oft nur über unterschiedlich geformte Anfangsschalen unterschieden werden (Detail-Abbildungen). Die Massstab balken entsprechen: Abbildung 1 = 1 mm; 5, 7, 9, 11 = 0,5 mm; 3 = 0.2 mm; 2, 4, 6, 8,10 = 0.05 mm.

Nach erneuten Meereseinbrüchen im Mittelmiozän vor etwa 12 Millionen Jahren nahm der Salzgehalt in bestimmten Regionen der Paratethys wieder zu, weite Landflächen wurden erneut überschwemmt. Hier konnten sich zahlreiche nahe verwandte Arten bilden, die in einer Ökozonierung, d.h. in einer engräumigen Abfolge je nach Salzgehalt und in unterschiedlicher Wassertiefe verschiedene Lebensräume der Küstenzone besiedelten (Abb. 5-7).





Granulolabium bicinctum Assemblage

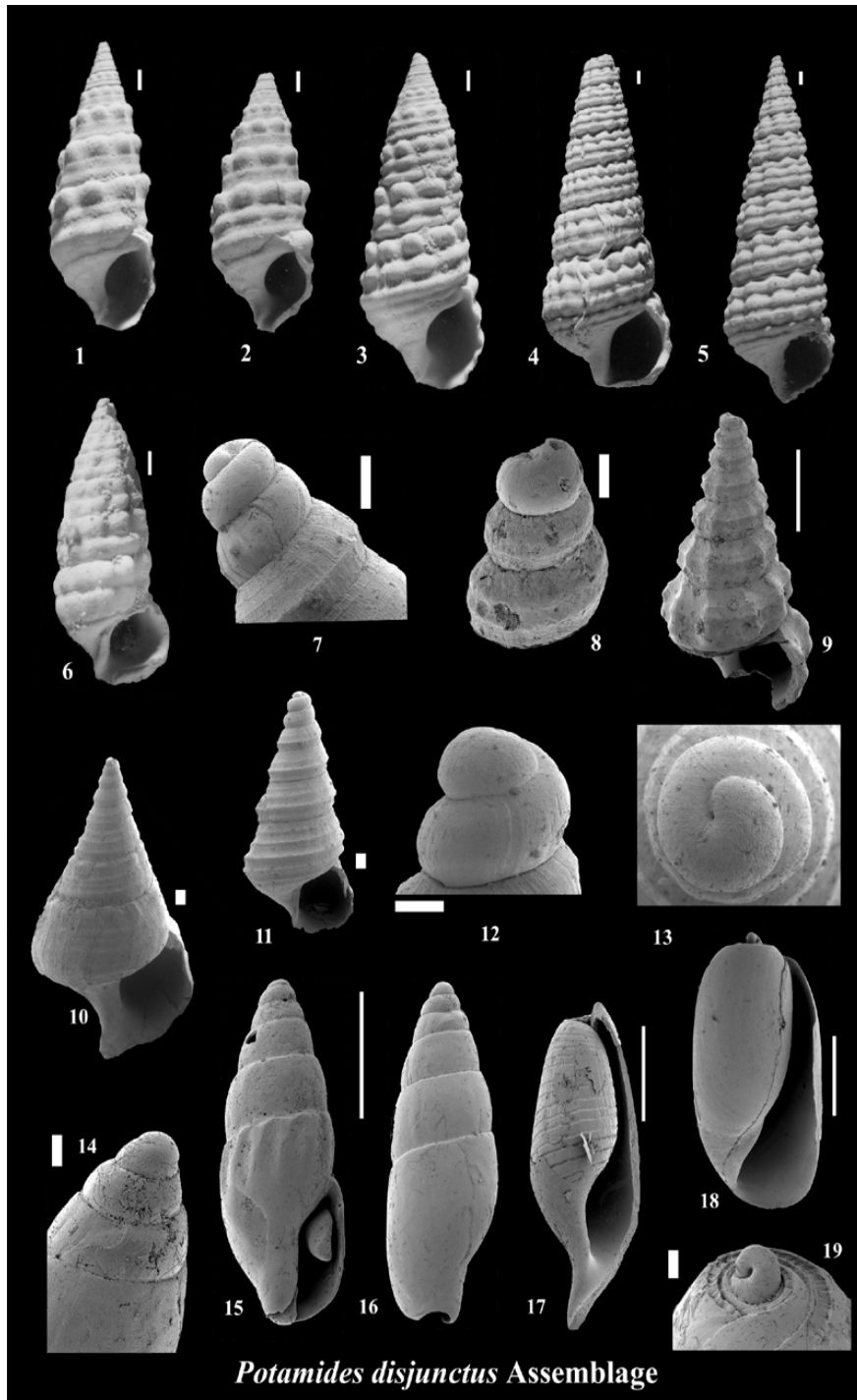


Abb. 5-7: Fossilvergesellschaftungen und -abfolgen in Abhängigkeit vom Salzgehalt. Mit der Mangroveschnecke *Tympanotonos* verwandte Potamididae (die Gattungen *Granulolabium* und *Potamides*, auf den Abbildungen jeweils oben) bilden mit weiteren für die Biotope typischen Schnecken charakteristische Gemeinschaften. 5: *Potamides hartbergensis*-Vergesellschaftung (schwach brackisch). 6: *Granulolabium bicinctum*-Vergesellschaftung (brackisch). 7: *Potamides disjunctus*-Vergesellschaftung (Meerwasser). Die dünnen Massstab balken entsprechen 1 mm; die dicken Massstab balken entsprechen 0,1 mm.

Zur Zeit des späten Miozäns vor etwa 10 Millionen Jahren war die Paratethys in weiten Teilen Mitteleuropas bereits ausgetrocknet. Große meerähnliche Restseen unter schwach-brackischen Bedingungen forderten extreme Anpassungen an die sich weiter verändernden Umweltbedingungen. Zahlreiche Meeresbewohner und Brackwasserarten sind ausgestorben. Einzig stark süßwassertolerante Brackwasserarten und Süßwasserbewohner, die Brackwassereinfluß vertrugen, konnten unter diesen Bedingungen weiter existieren. Wenige Gruppen fanden nun gute Bedingungen für endemische Radiationen (Abb. 8). Der Salzgehalt und die starke Gliederung des Lebensraumes steuerten wiederum als wichtige Umweltfaktoren die Artbildungsprozesse.

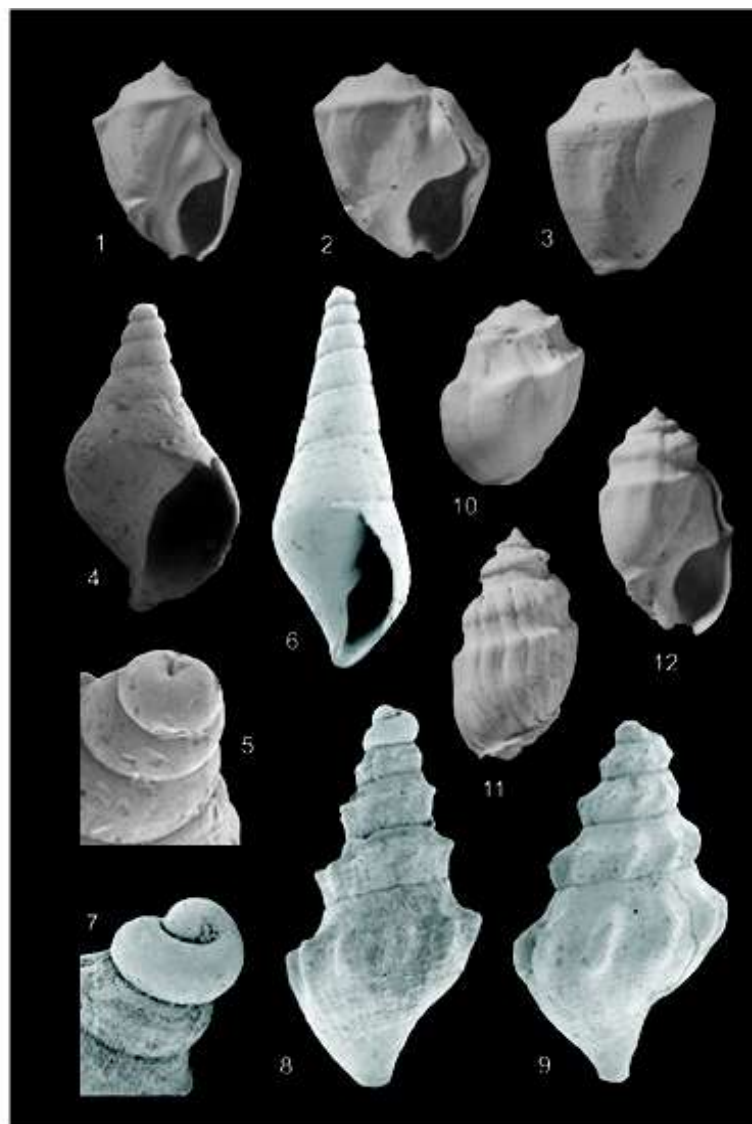


Abb. 8: Endemische Radiation in einem Restsee der Paratethys am Beispiel der Gattung *Melanopsis*. Die Höhe der abgebildeten Exemplare beträgt: Abbildung 1 = 35,9 mm; 2 = 24,5 mm; 3 = 22,1 mm; 4 (mit der Detail-Abbildung 5) = 2,8 mm; 6 = 3,8 mm; 8 (mit der Detail-Abbildung 7) = 2,4 mm; 9 = 2,2 mm; 10 = 36,2 mm; 11 = 50,1 mm; 12 = 44,6 mm.