

<i>Eiszeitalter u. Gegenwart</i>	<b>31</b>	17—21	<i>Hannover 1981</i>
----------------------------------	-----------	-------	----------------------

## Phänotypische Populationsveränderungen

RUDOLF MUSIL \*)

Summary article, classification, Pleistocene, phenotype, population, modification, influence, climate effect, paleoecology, environment

**Kurzfassung:** Die Arbeit behandelt den heutigen Stand der pleistozänen Stratigraphie vom Gesichtspunkt der geologischen und paläontologischen Grundlagen. Sie macht auf die Möglichkeit der Benützung der klimatischen Schwankungen und ihrer Einwirkung auf die phänotypischen Veränderungen der einzelnen Säugetierarten für ausführliche stratigraphische Gliederung aufmerksam. Diese detaillierte morphologische und metrische Arbeit nimmt natürlich auch eine entsprechende Detailarbeit im Gelände an. Es handelt sich im Grunde um die Möglichkeit der Auswertung der palökologischen Erkenntnisse in der Ekostratigraphie. Das Studium des paläontologischen Materials von diesem Gesichtspunkt ermöglicht nicht nur eine ausführliche Biostratigraphie der Sedimentschichten zu schaffen, sondern es wird auch für mehr detaillierte Schlußfolgerungen, die die Lebensumwelt der einzelnen Zeiträume und die durchlaufenden biotischen und abiotischen Veränderungen betreffen, anwendbar sein.

### [Phenotypical Modifications of Population]

**Abstract:** The article deals with the present state of the stratigraphy of Pleistocene from the standpoint of geological and paleontological foundations / bases /. It calls our attention to the possibility of the application of the climatic changes and of their influence upon the phenotypical changes among various species of mammals for a detailed biostratigraphical division. This detailed morphological and metrical work implies of course an analogous work in the open air. It deals essentially with the possibility of the applicability of paleoecological notions for ecostratigraphy. The study of the paleontological material from this standpoint enables not only more detailed biostratigraphy of the strata of sediments, but it will also be applicable for more detailed conclusions concerning the environment during various periods and the biotic and abiotic changes.

Das Pleistozän ist eine der wenigen Vorzeitepochen, an deren Erforschung fast von Anfang an verschiedene Wissenschaften im Blick auf das gemeinsame Ziel zusammenarbeiten und alle Komponenten dieser Epoche mit ihren äußeren und inneren Beziehungen intensiv analysieren. Es handelt sich also um typische Systemforschungen (obwohl sich viele Fachleute dessen nicht bewußt sind), sofern die Arbeiten natürlich nicht in der Summation einzelner Ergebnisse und Schlüsse stecken bleiben.

Eines der wichtigsten Glieder dieser Zusammenarbeit, vor allem im Hinblick auf die Biostratigraphie der pleistozänen Ablagerungen, ist die Paläozoologie, in erster Linie die Paläozoologie der Wirbeltiere. Während der relativ langen Zeit ihres Bestehens hat die Paläozoologie der Wirbeltiere nicht nur die Entwicklungsreihe einzelner Gattungen oder Arten in ihrer historischen Folge, sondern auch ganzer Tiergemeinschaften, ihrer Entwicklung und Migrationen, rekonstruiert. In diesem Aufsatz will ich mich mit einem einzigen Abschnitt des Pleistozäns als Modellfall befassen — mit der letzten, der Würm-Eiszeit.

Diese Eiszeit war zwar relativ kurz, umfaßte aber außer den starken klimatischen Schwankungen eine Reihe geringerer Oszillationen, die man erst in der letzten Zeit schrittweise zu entdecken begann. Wir können nun feststellen, daß das Klima damals längere Zeit hindurch niemals besonders stabil geblieben ist. Die mehr oder weniger starken kli-

\*) Anschritt des Verfassers: Prof. Dr. R. Musil, DrSc., Lehrstuhl f. Geologie und Paläontologie der J. E. Purkyně-Universität, Kotlářská Str. 2, 611 37 Brno, Tschechoslowakei.

matischen Änderungen haben sekundäre Veränderungen der Flora, und in diesem Zusammenhang auch der Fauna, hervorgerufen.

Bei den meisten Wirbeltierarten ist es kaum möglich, von typischen, für diesen oder jenen Abschnitt des Würm charakteristischen Leitfossilien zu sprechen, weil diese Abschnitte viel zu kurz waren, um Leitfossilien überhaupt entstehen zu lassen. Viel eher kann man mit dem Begriff der *Tiergemeinschaft* arbeiten, das ist mit der Gesamtheit aller damals lebenden Arten, die auf Umweltänderungen empfindlich reagiert hat (MUSIL 1969c). Aber nicht einmal die Frage der Veränderungen der Tiergemeinschaft ist so einfach zu beantworten, wie es auf den ersten Blick scheinen könnte. Trotz der Menge einschlägiger Arbeiten gibt es bisher noch immer keine gründliche Analyse der in Frage stehenden Veränderungen im Rahmen der einzelnen klimatischen Zonen, die sich auch in denselben Zeiträumen voneinander unterscheiden konnten und sicher unterschieden haben. Die Tiergemeinschaft hat in bestimmten Perioden des Pleistozäns im typisch atlantischen Klima Westeuropas anders ausgesehen als in Mittel- oder Osteuropa, wo eher ein Klima kontinentalen Charakters herrschte, und dasselbe gilt für die Unterschiede zwischen Gebirgsgegenden oder dem Süden und Norden des Erdteils. Es wäre deshalb notwendig, Hand in Hand mit Klimatologen die klimatischen Schwankungen aller Zonen Europas schrittweise zu untersuchen und dann die charakteristischen Tiergemeinschaften zu bestimmen, ihre Veränderungen vom Standpunkt der Vertretung der einzelnen Arten und ihrer Populationsdichten zu erkennen und festzustellen, ob es sich um die ununterbrochene Entwicklung einer und derselben Gemeinschaft handelt, die nur klimatischen Schwankungen ausgesetzt war, oder ob, woher und in welchem Maß es auch zu Migrationen gekommen ist (KRIVOLUCKIJ 1972; GILJAROV et al. 1977).

Die Analyse der Tiergemeinschaften des Würm läßt erkennen, daß es sich um keine taxonomisch stabilen Ökosysteme gehandelt hat, deren Artenzahl in längeren Zeiträumen unverändert geblieben ist, sondern in allen Fällen um Ökosysteme mit dynamischer Stabilität, deren Artenzahl sich im gegebenen Zeitraum nicht wesentlich geändert, oder besser gesagt nur zyklisch gewandelt hat.

Die Zusammensetzung der Tiergemeinschaft ist heute einer der wichtigsten Indikatoren, nach denen man die Würm-Ablagerungen stratigraphisch in einzelne Interstadiale und Stadiale gliedern kann.

Es ist allerdings bekannt, daß nicht nur die Merkmale der einzelnen Taxone, sei es auf dem Niveau von Arten oder Unterarten (die sich in der Paläontologie jedoch nur schwer bestimmen lassen), mit anderen Worten nicht nur die genotypischen Merkmale, die im Genofond verankert sind und sich deshalb von Population zu Population vererben, biostratigraphischen Wert besitzen. Gegenwärtig wächst die Rolle der Paläoökologie, und ihre Erkenntnisse nehmen in quantitativer und qualitativer Hinsicht in raschem Tempo zu; diese Disziplin beginnt deshalb auch in die Stratigraphie einzugreifen: sie wertet nämlich *phänotypische* Veränderungen aus, das sind jene Veränderungen, die keine genotypischen Grundlagen besitzen, von bestimmten Faktorenkomplexen der Umwelt hervorgerufen werden und mit ihrer Änderung wieder verschwinden. Eine neue biostratigraphische Disziplin ist im Entstehen begriffen, die sogenannte Ökostratigraphie, die vor allem für die eingehende Untergliederung kürzerer, sich durch Oszillationen äußerer Faktoren auszeichnender Zeitabschnitte wichtig ist (MAY 1973, HECKER 1972). Es handelt sich um eine Methode, die zur Untersuchung des Pleistozäns, vor allem der letzten Eiszeit, sehr geeignet ist.

Die Umwelt der terrestrischen Wirbeltiere wird in erster Linie von dem komplexen Zusammenwirken physikalischer, chemischer und biologischer Faktoren bestimmt. Das Festlandsmilieu war im untersuchten Zeitraum höchst heterogen, und sogar auch in kür-

zeren Zeitabschnitten des Würm sehr veränderlich. Die oben genannten Faktoren, die Bausteine der Umwelt, üben ihren Einfluß nicht einzeln, sondern im Zusammenwirken auf die Tiergemeinschaften verschiedener Biotope oder Biome, aber auch auf die in bestimmten Biotopen als Populationen lebenden Arten aus. Die Population ist die Ausgangsbasis des paläoökologischen Studiums einer Art. Man hat allerdings zu bedenken, daß sich die neontologische Population von der im paläontologischen Sinn aufgefaßten Population wesentlich unterscheidet, und es ist deshalb besser, von Paläopopulationen zu sprechen.

Jede Population, das ist die Gesamtheit der Individuen einer bestimmten Art im gegebenen Biotop, unterliegt den Änderungen ihrer Umwelt. Die Änderungen verlaufen allmählich, und die Populationen der einzelnen Arten können verschieden auf sie reagieren, nicht nur auf Grund ihrer Ektogenese oder Autogenese, sondern auch ihrer Stellung im trophischen Niveau, auf dessen Basis sich der Energie- und Stoffwechsel vollzieht. Die Ökologie unterscheidet heute drei trophische Hauptebenen — die Produzenten, Konsumenten und Reduzenten.

Nicht alle Arten der Tiergemeinschaft spielen eine gleich wichtige Rolle, man muß deshalb nicht allen die gleiche Aufmerksamkeit zuwenden. Nur manche Arten treten als ökologische Dominanten auf und bilden den Kern der gegebenen Biozönose. Ihre vom Standpunkt der ökologischen Analyse wichtige Dominanz ist nicht stabil, sondern beweglich. Von der Umwelt hervorgerufene Veränderungen, die nur so lange dauern wie ihre Ursachen — die sogenannte Plastizität der Arten — treten desto rascher ein und gehen umso tiefer, je größer der Genofond einer Population ist und je stärker ihre genetische Heterogenität in Erscheinung tritt (ALLEE et al. 1949).

Bestimmte Wandlungen der Umwelt rufen gesetzmäßig bestimmte Veränderungen einzelner Populationen hervor, die sich in unterschiedlicher Stärke äußern. Infolge der schwankenden Intensität der klimatischen Oszillationen konnten sich diese Veränderungen, und vor allem ihr qualitatives Niveau, nicht stabilisieren, sondern unterlagen weiteren Veränderungen. Mit anderen Worten: Die von den sich ändernden Umweltbedingungen hervorgerufenen Populationsveränderungen können immer nur für bestimmte gleiche Zeiträume charakteristisch sein und müssen im Blick auf die Populationen aller Arten der Biozönose und ihrer verschiedenartigen Genofonds bei den einzelnen Arten unterschiedliche Parameter erreichen. Die Gesamtheit der phänotypischen Populationsveränderungen muß deshalb für die einzelnen Abschnitte der Würm-Periode jeweils charakteristisch sein. Neben den Veränderungen der Tiergemeinschaft sind die phänotypischen Populationsveränderungen die einzigen Indikatoren nicht nur ökologischen, sondern auch biostratigraphischen Charakters, und besonders für kürzere Zeitabschnitte verwendbar, deren Stratigraphie in großen Zügen bekannt ist. Das gilt vor allem für die letzte Eiszeit mit ihren wiederholten, kurzfristigen Umweltänderungen.

Allerdings taucht die Frage auf, ob die von der Umwelt hervorgerufenen Veränderungen so deutlich sind, daß man sie auswerten kann. Die bisherigen Studien beweisen, daß dies tatsächlich der Fall ist. Zu den meistverbreiteten Erscheinungen gehören in dieser Hinsicht Änderungen der Körpermaße. Neben Arten, bei denen eine lineare (genotypische) Entwicklung der Vergrößerung oder Verkleinerung der Körpermaße erkennbar ist (wie bei den Pferden gegen Ende der letzten Eiszeit) (MUSIL 1969a, 1969b, 1976, 1977), gibt es Arten, die in phänotypischer Hinsicht auf Umweltänderungen verhältnismäßig stark reagieren. Zahlreiche Studien, beispielsweise über die Höhlenbären, belegen ohne Rücksicht auf das geographische Gebiet regelmäßige Schwankungen der Meßwerte des Körpers im Verlauf der Würm-Eiszeit in Abhängigkeit von klimatischen Oszillationen. Minimalwerte findet man in der letzten Zwischeneiszeit, Maximalwerte im Mittelwürm-Interstadial usw. Die berechneten Variationsbreiten und Mittelwerte weisen eindeutig auf

regelmäßige und für das ganze Verbreitungsareal gültige metrische Schwankungen hin (MUSIL 1965, 1980). Ähnlich verhält es sich mit manchen anderen Arten. Erinnern wir uns nur an ältere Publikationen über Wolfsfunde aus Höhlen, deren Größenwerte jene der übrigen Funde dieser Art so deutlich überschreiten, daß man sie als selbständige Art *Canis spelaens* beschrieben hat. Ich bin davon überzeugt, daß es sich auch in diesem Fall um ökologisch erklärbare Veränderungen handelt, die nur für einen bestimmten Zeitabschnitt typisch sind.

Die ökologischen, also phänotypischen Veränderungen beziehen sich aber nicht nur auf die Meßwerte des postkranialen Skeletts. Moderne zoologische Untersuchungen haben bewiesen, daß selbst so „stabile“ osteologische Merkmale wie die Schädelmaße der Säugetiere unter bestimmten Bedingungen einer beträchtlichen phänotypischen Veränderlichkeit unterliegen.

Alle Umstände weisen darauf hin, daß die Möglichkeiten wesentlicher, nur auf phänotypische Mechanismen zurückzuführender Veränderungen verhältnismäßig groß ist. Ihre Auswertung vom Standpunkt der Biostratigraphie setzt natürlich bestimmte Arbeitsverfahren voraus: Die sorgfältige, in alle Einzelheiten gehende Arbeit im Laboratorium, die sich auf das gesamte erhalten gebliebene Material bezieht, die Morphologie und Metrik der Funde analysiert und selbstverständlich mit ebenso genauen und vollständigen Geländearbeiten korrespondieren muß. Konkret bedeutet das eine Bergung des fossilen Materials nicht nur nach Schichten, sondern nach möglichst dünnen Horizonten in jeder einzelnen Schicht.

Abschließend kann man sagen:

1. Phänotypische, von der Umwelt hervorgerufene Veränderungen verlaufen allmählich und erreichen bei den Populationen der einzelnen Arten unterschiedliche Intensitätsgrade.
2. Unter der Voraussetzung einer vollständigen und eingehenden Bearbeitung der gesamten Tiergemeinschaft werden die klimatischen Oszillationen des Würm offenbar von bestimmten, verschieden intensiven Veränderungen der einzelnen Arten charakterisiert.
3. Die phänotypischen Veränderungen kann man vor allem dann zur stratigraphischen Klassifikation verwenden, wenn es zu einer Gesamtbearbeitung des Artenensembles kommt.
4. Die Würm-Periode mit ihren zahlreichen Oszillationen und relativ reichen fossilen Funden eignet sich für die beschriebene ökostratigraphische Klassifikation besonders gut. Man kann diese Methode auch im Rahmen der übrigen Eiszeiten und Zwischenzeiten des Pleistozäns unter der Voraussetzung verwenden, daß sowohl ihre biotischen als auch abiotischen Faktoren und deren Wandlungen hinreichend bekannt sind.

### Schriftenverzeichnis

- ALLEE, W. C., EMERSON, A. E., PARK, O., PARK, Th. & SCHMIDT, K. P. (1949): Principles of Animal Ecology. — 837 S., Philadelphia (Sanders).
- BRETSKY, P. W., BRETSKY, S. S., LEVINTON, J. & LORENZ, D. M. (1973): Fragile Ecosystems. — Science, **179**: 1147; Washington D. C.
- GILJAROV, M. S., VINBERG, G. G. & ČERNOV, J. I. (1977): Ekologija - zadači i perspektivy. — Priroda, **5**: 3—11; Moskva.

- HECKER, R. (1972): Ökologischer Aspekt in der Paläontologie und ökologische Systematik. — Proc. of the Intern. Pal. Union: 227—238; Warszawa (Inst. geologiczny-Wydawnictwa geologiczne).
- KRIVOLUCKIJ, D. A. (1972): Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species. — 269 S.; New York (Harper and Row).
- MAY, R. M. (1973): Stability and Complexity in Model Ecosystems. — 235 S.; New Jersey (Princeton Univ. Press).
- MUSIL, R. (1965): Die Bärenhöhle. Die Entwicklung der Höhlenbären im Letzten Glazial. — *Anthropos*, **18**: 7—92; Brno.
- (1969a): Die Pferde der Pekárna-Höhle. Ein Beitrag zur Evolution der Equiden. — *Z. f. Tierzucht u. Züchtungsbiologie*, **86**: 147—193; Hamburg.
- (1969b): Die Equidenreste aus dem Pleistozän von Süssenborn bei Weimar. — *Paläont. Abh.*, **3**: 617—666; Berlin.
- (1969c): Die Entwicklung der Tiergesellschaft im Laufe der Sedimentation in der Kůlna-Höhle. — *Quartär*, **20**: 8—20; Bonn.
- (1976): Die Equiden aus dem Travertin von Ehringsdorf. — *Abh. d. Zentr. Geol. Inst., H.* **23**: 265—335; Berlin.
- (1977): Die Equidenreste aus den Travertinen von Taubach. — *Quartärpaläontologie*, **2**: 237—264, Berlin.
- (1980): *Ursus spelaeus*. Der Höhlenbär. — *Weimarer Monographien zur Ur- und Frühgeschichte*, 94 S., Weimar (Museum f. Ur- und Frühgeschichte Thüringens).

Manuskript eingegangen am 10. 10. 1980.

