

2

Entfaltung der Organismen in der Erdgeschichte



Orthacanthus
(Stapf, Nierstein)

Die Erde ist ungefähr 4,6 Mrd. Jahre alt und hat seitdem dauernd Veränderungen durchgemacht. Schon in den ersten 500 Mio. Jahren entstanden eine feste äußere Schale, die **Lithosphäre**, und eine Gashülle, die **Atmosphäre**, welche vor etwa 4 Mrd. Jahren die 100 °C-Grenze unterschritt. Mit der Abkühlung der zunächst heißen Erde wurden große Mengen Wasser bei magmatischen Prozessen in Form von Wasserdampf freigesetzt, der dann kondensierte, und es bildeten sich Urmeere. Heute geht man davon aus, dass ein Teil des Wassers zudem aus dem Weltraum stammt und mit dem anfänglich intensiven Meteoritenhagel auf die Erde gelangt ist. Vor etwa 2,3 Mrd. Jahren bildete sich auf der Erde zum ersten Mal Eis: Die **Kryosphäre** war entstanden.

Die Erde ist konzentrisch-schalenförmig aufgebaut. Auf den Kern mit einem Radius von etwa 3470 km folgt der 2850 km mächtige Mantel, darüber die Kruste. Diese misst im kontinentalen Bereich 30–40 km (selten bis 80 km), im ozeanischen Bereich knapp 10 km. Die Kruste bildet mit den obersten 70 km des Mantels die Lithosphäre. Diese ist fest und starr.

Die heutige Lithosphäre besteht aus acht größeren und einer Vielzahl kleinerer, gegeneinander verschiebbarer Platten, die auf der zähflüssigen, darunter liegenden **Asthenosphäre** (einer Komponente des Mantels) schwimmen. Aufsteigende Ströme (Konvektionsströme) im magmatischen Untergrund werden als Motoren der Platten- bzw. Kontinentverschiebung angesehen. Die Geschwindigkeit der Plattenbewegungen reicht von wenigen Millimetern bis über 10 cm pro Jahr.

In den Meeren, so die heute vorherrschende Meinung, entstand das Leben vor knapp 4 Mrd. Jahren. Archaea (Archaeabakterien) und Eubakterien sind zwei besonders ursprüngliche Gruppen (Kap. 4.2). Sie betrieben schon früh Photosynthese, produzierten Sauerstoff und veränderten die Atmosphäre kontinuierlich, bis der atmosphärische Sauerstoff vor etwa 350 Mio. Jahren den heutigen Wert erreichte.

Zu den ältesten Lebensspuren auf der Erde zählen die **Stromatolithen** oder „Teppichsteine“. Sie sind Lebensgemeinschaften von Prokaryoten (blaugrünen Algen oder Cyanobakterien), die im flachen Wasser am Meeresboden Matten bildeten, Schwebstoffe einfingen und Gesteinskörper aufbauten. Übereinander entstanden im Laufe der Zeit viele Matten (oder „Teppiche“), die sich schließlich kuppel- oder tafelartig vom Meeresboden abhoben. Stromatolithen wurden in 3,5 Mrd. Jahre alten Gesteinen des Prökambriums konserviert und können auch heute noch in manchen flachen Meeresgebieten gefunden werden, z.B. in Westaustralien (Shark Bay).

Vergleicht man die 4,6 Mrd. Jahre lange Geschichte der Erde, also den gesamten geologischen Zeitablauf, mit einem Kalenderjahr, dann war es Mitte November, als das **Phanerozoikum** begann, jene Zeit, in der sich die vielzelligen Organismen auf der Erde entfaltet haben. Das Phanerozoikum begann vor 542 Mio. Jahren mit der ersten Periode des Paläozoikums, dem Kambrium, in dem zum ersten Mal in der Erdgeschichte uns vertraute Tierstämme in größerer Zahl auftraten. Die Zeit vor dem Kambrium wird **Prökambrium** genannt und war etwa siebenmal so lang wie das Phanerozoikum. Sie wird gegliedert in Archaikum und Proterozoikum.

Die genannten Zahlen demonstrieren, welchen Schwierigkeiten Paläontologen bezüglich des Zeitablaufes gegenüberstehen, wenn sie die Entfaltung der Organismen in der Erdgeschichte darstellen wollen. Dazu kommen noch die riesigen, geradezu unvorstellbaren Artenzahlen: Nach verbreiteter Ansicht sind derzeit etwa 1,5 Mio. rezente Tier- und 500 000 Pflanzenarten beschrieben worden, und sie stellen weniger als 10%, vielleicht sogar weniger als 1% der Arten dar, die bis heute insgesamt auf der Erde gelebt haben. Es hat also bis zur Gegenwart vielleicht Hunderte Millionen von Tier- und Pflanzenarten gegeben (zuzüglich einer unbekannten Zahl von Prokaryoten). Wenn man dann

bedenkt, dass bisher „nur“ einige hunderttausend fossile Arten beschrieben wurden, wird deutlich, wie schwierig die Beurteilung der Entfaltung der Organismen ist. Zudem hat es in der Erdgeschichte viele Organismengruppen gegeben, die heute nicht mehr existieren und die zum Teil ohne bekannte Nachkommen ausgestorben sind. Abb. 2-1 zeigt davon eine kleine Auswahl, die in Mitteleuropa gefunden werden kann. Abb. 2-2 stellt die wichtigsten Schlüsselereignisse in der Evolution der Organismen dar.

Das Phanerozoikum ist in drei Erdzeitalter sehr verschiedener Länge gegliedert. Diese Unterteilung basiert im Wesentlichen auf der Existenz bestimmter Organismen und wurde in einer relativ kurzen Zeitspanne im 19. Jahrhundert erstmals definiert.

Das **Paläozoikum** (Erdaltertum) gliedert sich in die sechs Perioden Kambrium, Ordovizium, Silur, Devon, Karbon und Perm, enthält damit unter den Erdzeitaltern die meisten Perioden und ist mit fast 300 Mio. Jahren mit Abstand am längsten. Drei Massenaussterben fallen in diese Zeit. Im frühen Paläozoikum gab es nur im Wasser lebende Organismen, dann eroberten Pflanzen und Tiere das Land, und später entstanden riesige Wälder mit einer komplexen Fauna, so dass in den nicht marinen Schichten des Karbon eine Gliederung nach Pflanzenfossilien möglich ist. Die marinen Abfolgen werden mittels Ammonoiden, Conodonten, Trilobiten, Brachiopoden und Foraminiferen untergliedert.

Das **Mesozoikum** (Erdmittelalter) wird in die Perioden Trias, Jura und Kreide aufgeteilt. Mit 186 Mio. Jahren ist es deutlich kürzer als das Paläozoikum. Es wird als Zeitalter der Saurier angesehen. Zwei Massenaussterben fallen in diese Zeit.

Das **Käno- oder Neozoikum** (Erdneuzeit) umfasst die letzten 65 Mio. Jahre und gliedert sich in Tertiär und Quartär. In diesem Zeitabschnitt erfolgt die Entfaltung von Säugetieren, Vögeln, Teleosteern und vielen Blütenpflanzen; die Anfänge dieser Gruppen reichen allerdings ins Mesozoikum zurück.

2.1 Präkambrium

Noch im obersten, d.h. jüngsten, Präkambrium, in einer Zeit vor 900–542 Mio. Jahren, als große Teile der Erdoberfläche von Eismassen bedeckt waren („*snowball earth*“), machten einzellige, planktische Algen, die **Acritarchen**, eine adaptive Radiation im Ozean durch. Es handelt sich um kugelige Formen mit glatter oder skulpturierter Oberfläche sowie komplizierten Zellwänden, die allem Anschein nach schon zu den Eukaryota zu rechnen sind. Auch im Paläozoikum waren sie die dominierende Gruppe planktischer Algen. Ob sie enger mit Dinoflagellaten oder Grünalgen verwandt sind, wird noch diskutiert. Sie waren photosynthetisierende Organismen,

mit ihnen wird ein weiterer Anstieg der Sauerstoffkonzentration in der Atmosphäre in Zusammenhang gebracht.

2.1.1 Ediacara-Fauna: präkambrische Vielzeller

Als die globale Vereisung zurückgegangen war, entwickelte sich das Leben in bis dahin nicht bekannter Weise: Schon vor 580 Mio. Jahren gab es eine offenbar weit verbreitete, spätpräkambrische, marine, vorwiegend bodenbewohnende vielzellige Fauna, die nach den Ediacara Hills in Südaustralien heute allgemein **Ediacara-Fauna** genannt wird und mittlerweile von allen Kontinenten außer der Antarktis bekannt ist. Das waren die ersten Großfossilien.

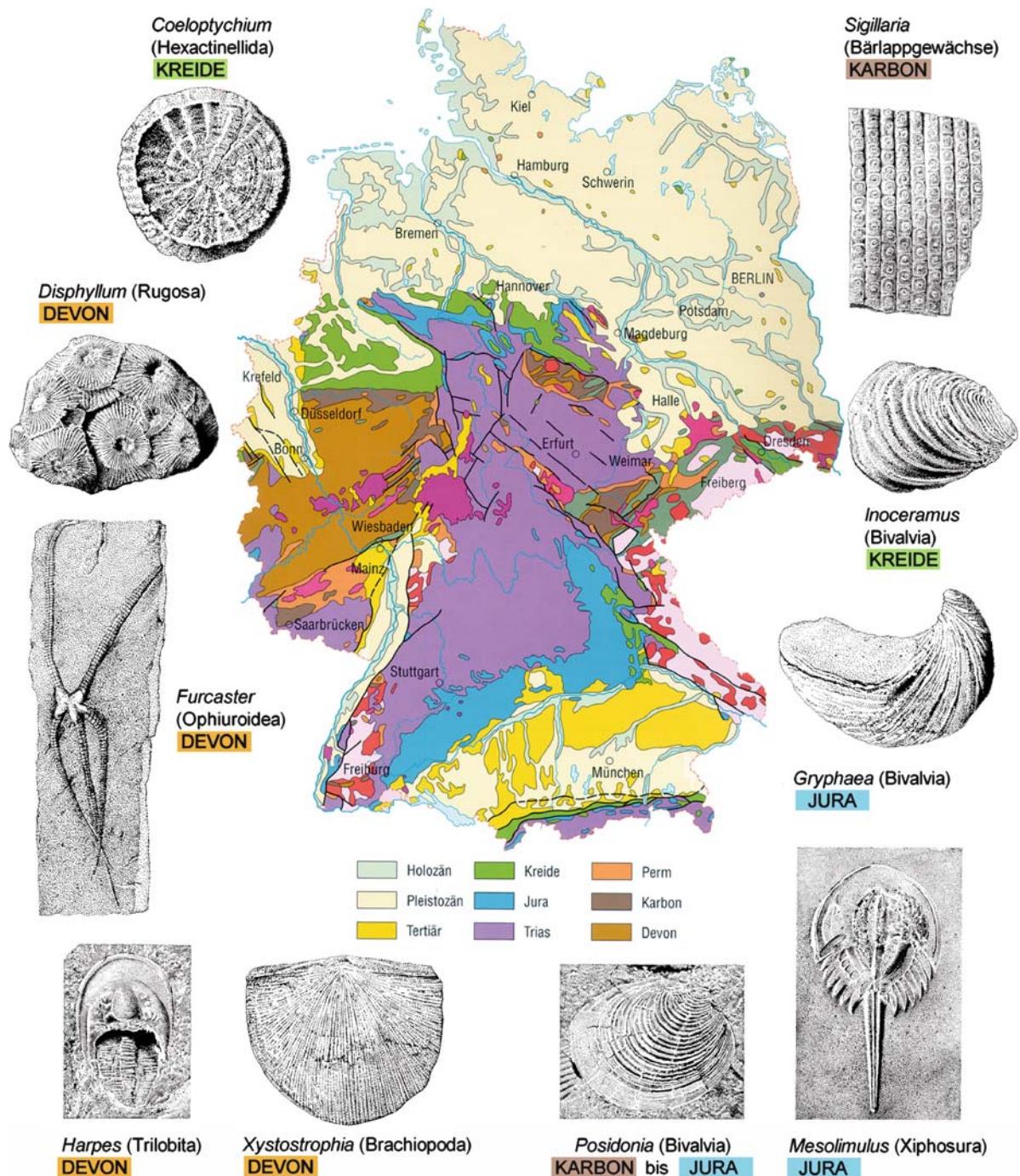


Abb. 2-1. Geologische Karte Deutschlands mit verschiedenen Leitfossilien unter Angabe der Perioden, aus denen man sie kennt

Abb. 2-2 a, b. Entfaltung des Lebens mit der Kennzeichnung von zehn Zeitpunkten, zu denen jeweils eine besonders wichtige Neuerung nachweisbar ist. **a** Darstellung der 3,5 Mrd. Jahre, in denen es Leben auf der Erde gibt, **b** Darstellung des Phanerozoikums. 1 Ursprung des Lebens auf der Erde, 2 Eukaryoten, 3 Vielzelligkeit, 4 Hartstrukturen, 5 Räuber, 6 Riffe, 7 Besiedlung des Landes, 8 Bäume/Wald, 9 Flug, 10 Bewusstsein. Die Buchstaben bezeichnen die Perioden in der Erdgeschichte. Nach Benton und Harper (1997)

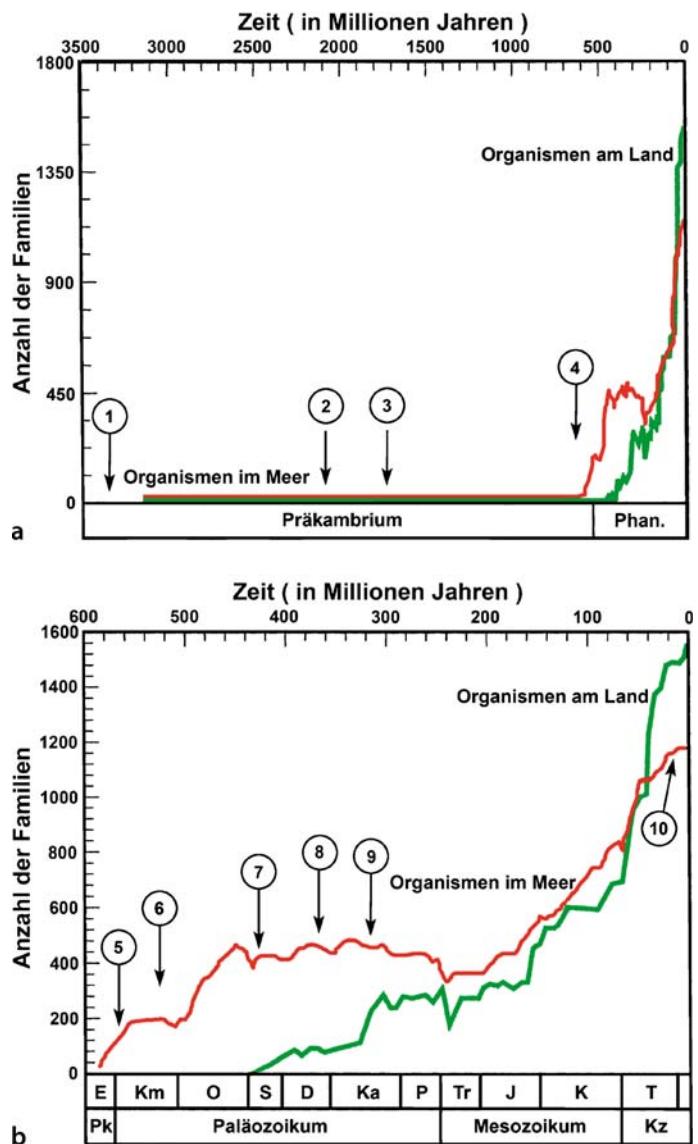


Abb. 2-3 vermittelt einen Eindruck der Ediacara-Fauna. Allem Anschein nach sind mit ihrem Entstehen die Stromatolithen stark zurückgegangen.

Die zum Teil vorzüglich erhaltenen Fossilien von vielzelligen Tieren (Metazoa) dieser Fauna gliedert man in etwa 30 (nach manchen Autoren 100) Gattungen, deren systematische Einordnung im Einzelfall jedoch nicht gesichert ist. Über die

Hälfte der Fossilien ähneln Cnidarien, meist Medusen oder Seefedern; ein Viertel erinnert in starkem Maße an Anneliden, eine kleine Minderheit wird zu den Arthropoden gestellt. Diese Sichtweise wird auf Abb. 2-3 a wiedergegeben; ihr wird jedoch auch widersprochen. Es wird argumentiert, dass die Elemente der Ediacara-Fauna mit dem Ende des Prökambriums (im Ediacarium) zum großen Teil ausgestorben sind, und

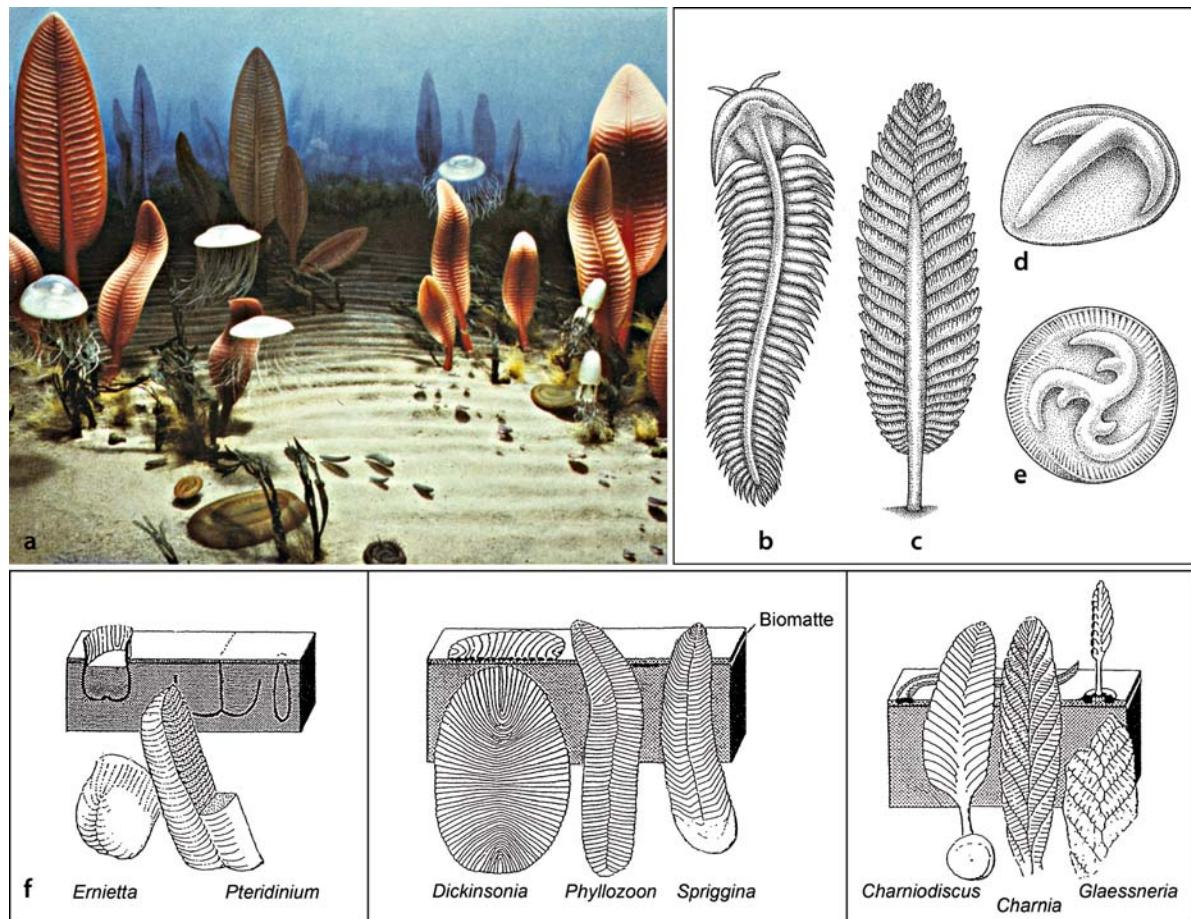


Abb. 2-3a-e. Ediacara-Fauna. **a** Rekonstruktion einer Lebensgemeinschaft im Ediacarium nach konventioneller Sicht: als eine von Cnidariern dominierte Fauna. Nach Stanley (1998). **b-d** Formen der Ediacara-Fauna Südaustraliens. **b** *Spriggina*, **c** *Rangea*, **d** *Parvancorina*, **e** *Tribrachidium*. Nach Cloud (1989). **f** Vendobionten als Seitenzweig der Evolution: auf und im oberflächlichen Sediment liegend. Nach Seilacher (1995)

dass sie einen Seitenzweig der Evolution darstellen (**Vendobionten**; Abb. 2-3f). Ediacara-Organismen finden sich in sandigen Ablagerungen bewegter Flachmeerbereiche und lebten am oder im Meeresboden.

In dieser frühen Phase der Entfaltung der Organismen gibt es in der Tat erhebliche Interpretationsschwierigkeiten. Das abgeflachte *Tribrachidium* (Abb. 2-3e) mit seiner Dreiersymmetrie ähnelt keinem rezenten Organismus, bei der ebenfalls abgeflachten *Parvancorina* (Abb. 2-3d) handelt es sich eventuell um eine frühe Trilobitenlarve. Leichter ist die Einordnung der „medu-

soiden Formen“ wie *Ediacaria*, *Cyclomedusa*, *Medusinites* und *Beltanella*, die in der Tat heute lebenden Medusen ähnlich sind; auch ist die Zuordnung der „pteridinoiden Formen“ (z. B. *Pteridinium*, *Glaessnerina*, *Rangea* (Abb. 2-3c) und *Charnia*) in das Umfeld der Seefedern nachvollziehbar. Bei den „sprigginoiden Formen“, z. B. *Spriggina* (Abb. 2-3b), gibt es jedoch schon wieder erheblichen Interpretationsspielraum: Sind es wirklich Anneliden, die keine Borsten hatten (Abb. 2-3b) oder lagen sie dem Substrat auf (Interpretation auf Abb. 2-3f)?

Auffällig ist, dass alle Ediacara-Formen eine im Verhältnis zum Körpervolumen sehr große Oberfläche besaßen und manche abgeplattet waren und wohl dem Substrat auflagen, z.B. die bis 1 m lange, aber nur 3 mm dicke *Dickinsonia* (Abb. 2-3f). Dieser Lebensformtyp lässt an eine Ernährung über die Körperoberfläche oder über Symbionten denken, die vielleicht photosynthetisch tätig waren. In der Tat war das flache, lichtdurchflutete Wasser der Hauptlebensraum der Ediacara-Fauna. Bemerkenswert ist weiterhin, dass Skelettteile selten sind und dass die Weichtelerhaltung vorzüglich ist.

Die Ediacara-Fauna verschwand weitgehend vor etwa 540 Mio. Jahren, also mit Beginn des Kambriums. Insgesamt hatte sie über 100 Mio. Jahre am Boden der Meere vorgeherrscht.

2.2 Paläozoikum (Erdaltertum)

Im **Paläozoikum**, das vor 542 Mio. Jahren begann und vor 251 Mio. Jahren endete, waren bald die meisten der auch heute noch existieren-

den Tierstämme vorhanden. Im Kambrium und Ordovizium existierten Tiere nur im Meer, Pflanzen waren fast nur durch Algen vertreten, im Ordovizium wuchsen am Rande der Meere die ersten Gefäßpflanzen. Im Silur breiteten sie sich auf dem Festland aus, und Arthropoden wie Skorpione und Tausendfüßer folgten. Ende Silur kam die für Europa und Nordamerika wichtige kaledonische Gebirgsbildung zum Abschluss. Der im Devon bei der Kollision von Laurentia und Baltica entstandene Old-Red-Kontinent war durch Pflanzen schon relativ dicht besiedelt; hier gingen die Wirbeltiere an Land. Im Karbon erreichte die variscische Gebirgsbildung ihren Höhepunkt. Im Vorland des dabei entstandenen Gebirges und auf dessen Rumpf entwickelten sich Sümpfe mit baumhohen Bärlappgewächsen (Siegel- und Schuppenbäumen), Schachtelhalm- und Farnen; es entstand die Grundlage vieler Steinkohlevorkommen. Auf dem Südkontinent herrschte über Teile von Karbon und Perm eine intensive Eiszeit, in Mitteleuropa wurden im oberen Perm unter aridem Klima riesige Salzlagerstätten gebildet.

2.2.1 Kambrium

Reiches Leben im Meer. Fossilien sind vorwiegend tierischen Ursprungs. Verschiedene Tiergruppen bilden Skelette aus, vielleicht als Reaktion auf räuberische Organismen. Produktion biogener Carbonate in größerem Maßstab. In der fossilen Überlieferung dominieren Trilobiten, Brachiopoden und Archaeocyathen (Archaeocyathen-Kalke), aber es gibt z.B. auch schon Mollusken, Echinodermen und sogar Chordaten. Weit verbreitet: Burgess-Shale-Fauna mit besonders großem Anteil von Konstruktionsformen, die noch im Kambrium wieder aussterben.

ÜBERSICHT

Die erste Periode des Paläozoikums, das **Kambrium** (542–488 Mio. Jahre vor heute), wurde nach der römischen Bezeichnung Cambria für Nordwales benannt, weil dort Schichten aus dieser Zeit besonders reichhaltig vertreten sind. Sie erreichen hier eine Mächtigkeit von 400 m. Das Kambrium markiert den Beginn der Überlieferung von Fossilien in großer Zahl und an vielen Fundorten auf der Erde. In dieser Zeit kam es allem Anschein nach zu einer so raschen Entste-

hung verschiedener Konstruktionstypen von Tieren, dass man auch von der „kambrischen Explosion“ spricht. Jedoch ist auch diese Entwicklung in geologischen Zeitmaßstäben zu sehen; sie ist in Millionen von Jahren erfolgt. Noch kann man diese rasche Entwicklung nicht mit Sicherheit erklären. Lag es an der vermehrten Verfügbarkeit von molekularem Sauerstoff? Machte die Entstehung eines Ozongürtels eine Kontinuität der DNA in einer Generationenfolge

möglich, die jetzt weniger mutagener Strahlung ausgesetzt war? Waren auf DNA-Ebene so viele Funktionsmodule (z. B. Bauplan-Gene) entwickelt, dass durch deren verschiedene Kombinationen viele neue Formen entstehen konnten? Sind Transgressionen (also das Vorrücken der Ozeane in küstennahe Ebenen) zu Beginn des Kambriums wesentlich an der Diversifizierung beteiligt, da durch sie große Flachmeerbereiche mit photosynthetisierenden Organismen entstanden? Änderte sich die Geochemie der Ozeane tiefgreifend? Festzuhalten bleibt, dass alle oder fast alle damals existierenden Organismen auf das Meer beschränkt waren. Abb. 2-4 vermittelt eine Vorstellung von der damaligen paläogeographischen Situation. Der Meeresspiegel war im Kambrium sehr hoch und blieb es auch über den größten Teil des Ordoviziums. Für tierisches Leben im Süßwasser gibt es keine unumstrittenen fossilen Belege, der terrestrische Bereich war noch kaum besiedelt. Wenn bisher fast nur von Tieren die Rede war, bedeutet das lediglich, dass sie als Fossilbelege vorliegen. Der freie Sauerstoff, den sie für die Atmung brauchten, stammt zu über 99% aus der Photosynthese.

Eine Besonderheit der Organismen, die sich im frühen Kambrium (in den ersten 20 Mio.

Jahren) in verschiedenartiger Weise entfalteten, sind deren Hartteile („*small shelly fossils*“, ssf). Zum größten Teil können wir diese keiner bestimmten Tiergruppe zuordnen, einige sind uns jedoch durchaus vertraut, da wir sie in ähnlicher Form von heute lebenden Schwämmen und Weichtieren kennen. Die ssf-Elemente sind im Unterkambrium Sibiriens (sog. **Tommotium-Fauna**) besonders intensiv untersucht worden, aber auch z. B. aus China und Grönland bekannt. Ihr Name geht auf die Stadt Tommot (südlich Jakutsk) zurück. Die Hartteile bestehen aus Carbonat, Phosphat oder können auch organisch sein. Da sie etwa 10 Mio. Jahre vor den Trilobiten auftraten und es kaum Vergleichbares in der späteren Fauna gibt, divergieren die Interpretationen verschiedener Paläontologen erheblich.

Auf die vergleichsweise kurze Zeitspanne des Tommotiums folgte ein Zeitraum, in dem eine große Zahl mariner Organismen entstand, die ebenfalls Hartteile ausbildeten. Dies wird als wesentlicher Fortschritt in der Evolution angesehen und als Wehrhaftigkeit gegenüber Fressfeinden interpretiert. Solche Hartteile dürften vielfach auch eine Stütz- bzw. Skelettfunktion besessen haben.

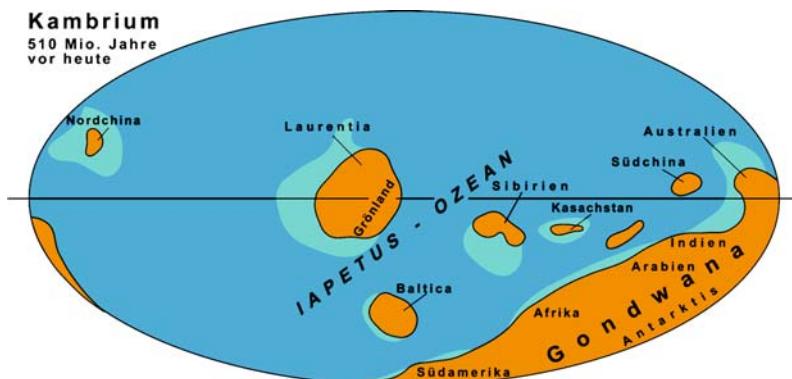


Abb. 2-4. Die paläogeographische Situation im Kambrium, basierend auf paläomagnetischen Untersuchungen. Orange: die aus dem Meer ragenden Teile der Kontinente, türkis: Schelfgebiete. Laurentia (Ur-Nordamerika und Grönland) und Baltica (Ur-Europa) sind durch den Iapetus-Ozean getrennte Kontinente. Ebenfalls isoliert liegen die Kontinente

Sibirien, Kasachstan, Süd- und Nordchina. Der Großkontinent Gondwana erstreckt sich auf der Südhemisphäre von polaren bis in äquatoriale Breiten. Die geologische Entwicklung des Kambriums verlief relativ ruhig ohne stärkere tektonische oder vulkanische Aktivitäten. Nach Scotese, Wertel (2006)

EXKURS

Carbonatminerale: von Organismen hervorgebracht und landschaftsgestaltend

Sehr oft bestehen Hartteile im Tierreich aus Carbonatmineralien (z.B. Calciumcarbonat), und parallel zu den Skelettstrukturen in Organismen entstehen in der Erdgeschichte auch Kalksteinschichten. Deren Genese begann in größerem Umfang vor etwa 1 Mrd. Jahren; zunächst dominierte Calcium-Magnesium-Carbonat (Dolomit). Reine Kalksteine traten in nennenswertem Umfang erst mit dem Kambrium auf. Beispiele sind der Marmor vom Südrand des Fichtelgebirges, Kärntens und der Steiermark. Diese Kalke, wie auch praktisch alle später entstandenen, sind organismischer Herkunft, also biogen. Das hat schon Linné im 18. Jahrhundert prägnant formuliert: „Aller Kalk kommt vom Lebendigen“. Wichtigster Ort der Carbonatbildung sind die Meere. Die Verhältnisse liegen ähnlich wie beim schon erwähnten freien Sauerstoff: Die Organismen haben einen wesentlichen Teil der Welt, in der sie leben, selbst hervorgebracht.

Bezüglich der Kalksteinfolgen beginnt es in Europa mit mächtigen schneeweißen Riffen im Unterkambrium Spaniens. Daran sind Schwämme und Archaeocyathen wesentlich beteiligt. Im Silur Englands und der Ostseeinsel Gotland folgen Stromatoporen-Korallen-Riffe. In Deutschland entstehen im Devon die Stromatoporen-Korallen-Riffe des Rheinischen Schiefergebirges (s. Kap. 2.2.4.2).

Triassisches Kalklager sind in Deutschland von besonderer Bedeutung, weil sie als Zementrohstoff abgebaut werden. Da ist zunächst der von Süd- bis Norddeutschland verbreitete Muschelkalk zu nennen, der Unmengen von Mollusken- und Brachiopodenschalen sowie Seelilien enthält (s. Kap. 2.3.1). In den nördlichen Kalkalpen dominieren Korallen und Kalkalgen sowie Kalkschlamm, der wohl von Mikroorganismen produziert wurde. Die Kalke der alpinen Trias sind zehnmal so mächtig wie die des mitteleuropäischen Muschelkalkes. Weitere Höhepunkte der Kalkbildung gab es im Jura (Malm, s. Kap. 2.3.2.1), in der Kreide (Plänerkalke, Schreibkreide, s. Kap. 2.3.4.1) und in manchen Gebieten im Tertiär.

Im Tertiär wurden die Mittelgebirge von Norden nach Süden zerspalten; der Oberrheingraben brach ein und war zeitweise Teil eines Verbindungskanals von Nordsee und Mittelmeer. In dieser sehr bewegten Zeit entwickelten wenige Muschel- und Schneckenarten zahllose Individuen, welche die Kalksedimente des Mainzer Beckens hinterließen (z.B. Hydrobienkalk, Abb. 2-74b).

Calciumcarbonat ist also ein Zeugnis der Geschichte der Organismen und der Besonderheiten der Lebensräume. Heute nehmen biogene Karbonatschlämme etwa 40% der marinen Sedimente ein, und Riff-Carbonate enthalten 40% der Welt-erdölvorräte.

2.2.1.1

Burgess Shale, Chengjiang, Orsten-Fossilien, Kambrische Explosion

Einen besonders guten Einblick in eine spezielle kambrische Tierwelt (Abb. 2-5) liefern die Fossilien des **Burgess Shale** (Rocky Mountains, Kanada). Diese marine Fossilialagerstätte liegt heute am Burgess-Pass in fast 3000 m Höhe und ist eine

der berühmtesten Fundstätten der Erde. Die hier 1909 von dem amerikanischen Paläontologen Charles D. Walcott entdeckten mittelkambrischen Formen, etwa 505 Mio. Jahre alt, waren weit verbreitet und enthielten eine Fülle von Arthropoden, aber auch weichhäutige Tiere, wahrscheinlich bis hin zu den ersten bekannten Chordaten. Zu ihrer Fossilisation kam es unter sehr günstigen Umständen: Das Milieu im bodennahen Wasser muss

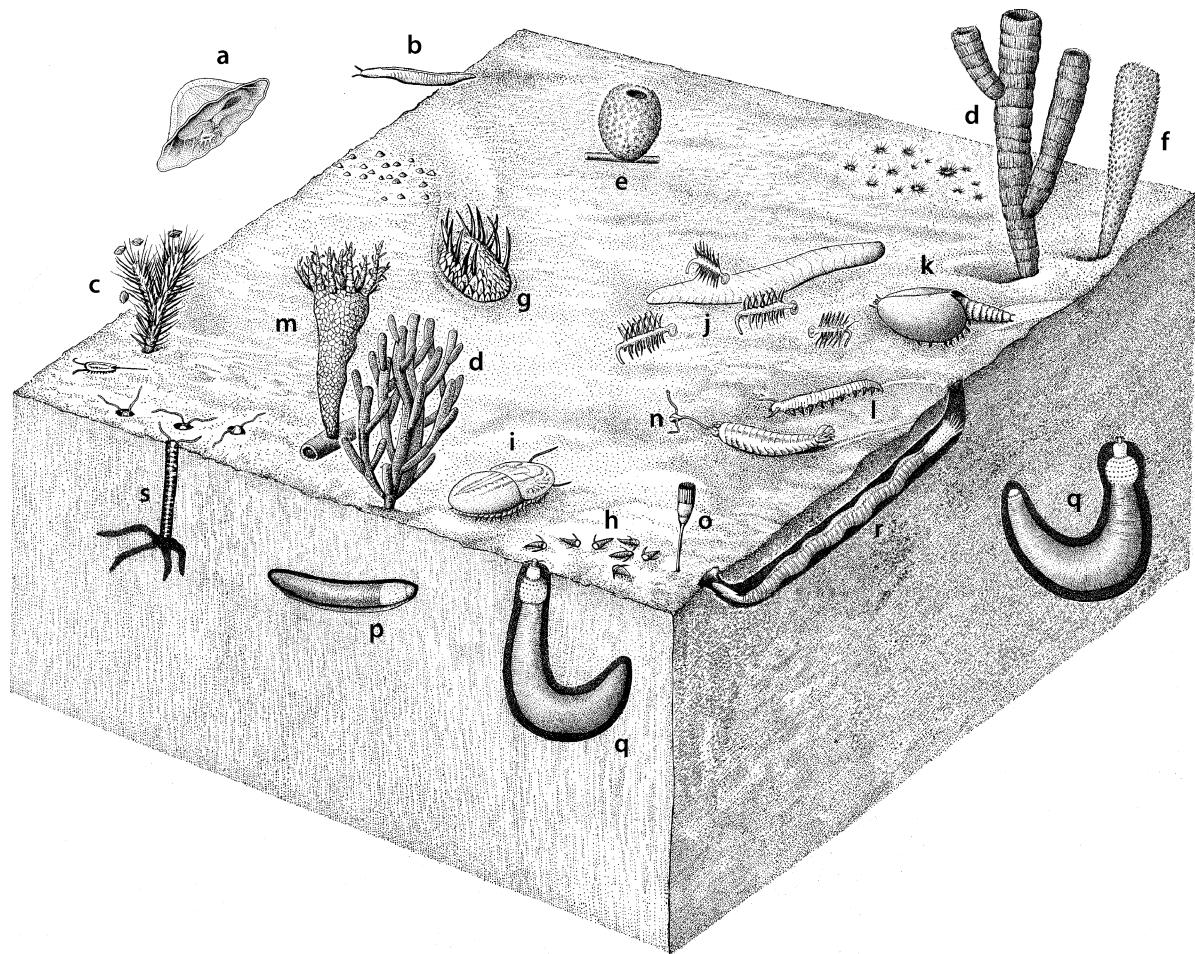


Abb. 2-5 a-s. Fauna des Burgess Shale. Rekonstruktion des Lebensraumes mit einer Fülle von Tieren. Im freien, bodennahen Wasser: **a** *Eldonia* (Meduse), **b** *Pikaia* (vermutlich ein Chordat). Auf dem Meeresboden leben Schwämme (**c** *Pirania*, mit Brachiopoden besetzt, **d** *Vauxia*, **e** *Eiffelia*, **f** *Chancelloria*), **g** *Wiwaxia*, **h** *Hyolithes*, Arthropoda (**i** *Naraoia*, **j** *Hallucigenia*, **k** *Canadaspis*, **l** *Aysheaia*) und Echinodermen (*Echmatocrinus*, **m**) sowie Formen unbekannter Zuordnung (**n** *Opabinia*, **o** *Dinomischus*). Im Substrat dominieren Priapuliden: **p** *Ancalagon*, **q** *Ottoia*, **r** *Louisella*) und Anneliden (**s** *Burgessochaeta*). Nach Conway Morris, Whittington (1989)

praktisch sauerstofffrei gewesen sein, Aasfresser und auch zersetzende Bakterien gab es nicht oder kaum, weiche Tierkörper zeichnen sich als Abdrücke oft bis in Einzelheiten ab. Walcott barg bis 1917 über 60 000 Fundstücke und unterschied im Burgess-Schiefer 70 Gattungen und 130 Arten, die er rezenten Taxa zuordnete. Heute ist man der Ansicht, dass die Fossilien des Burgess Shale aus einer gigantischen Radiation, insbesondere der Arthropoden, stammen. Die meisten sind noch im Kambrium wieder ausgestorben.

So stellte Walcott *Opabinia* (Abb. 2-5 n), eine segmentierte Form mit fünf großen Komplexaugen und einem langen Rüssel, zu den Krebsen. Heute steht diese Gattung für einen der vielen „Versuche“ in der Evolution, der wieder „aufgegeben“ wurde. Diese neue Sichtweise geht insbesondere auf Harry B. Whittington zurück, der seit den 1970er Jahren aufgrund vieler neuer Fundstücke zu der Annahme kam, dass die Fossilien des Burgess Shale ein „Experimentierfeld“ der Evolution widerspiegeln.

Unter den weichhäutigen Tieren dominieren die Priapuliden, eine heute nur noch mit etwa 20 Arten existierende Reliktgruppe des marinen Benthos. Die fossile Gattung *Ottoia* (Abb. 2-6a) weist eine große Ähnlichkeit mit der noch „ein wenig“ (17 Mio. Jahre) älteren *Maotianshania* aus der Chengjiang-Formation im Süden Chinas (s. unten) und dem rezenten *Halicryptus* auf (Abb. 2-6b). Eine solche Konstanz der äußeren Gestalt – über eine halbe Milliarde Jahre konserviert – ist ein Extrem im Tierreich.

Andere Gruppen weisen dagegen kaum Ähnlichkeiten mit heutigen Organismen auf, z.B. *Wiwaxia* (Abb. 2-5g), die in die Verwandtschaft der Mollusken oder Anneliden gestellt wird.

Insbesondere die Fülle der Arthropoden der Burgess-Fauna zeigt, dass hier in der Evolution „experimentiert“ wurde: Zahlreiche Konstruktionsarten entstanden, die meisten verschwanden wieder. *Anomalocaris* (Abb. 2-7a) war mit über 60 cm Länge der größte Arthropode des Burgess Shale, allein seine vorderen Extremitäten erreichten 18 cm Länge; sein Mund war von harten Zähnen gesäumt. Allem Anschein nach han-

delte es sich um einen Räuber. *Sanctacaris* (Abb. 2-7b) wird in die Reihe der Chelicerata eingeordnet, *Kottixerxes* (Abb. 2-7c) war durch Doppelsegmente gekennzeichnet. Der häufigste Arthropode war *Marrella* (Abb. 2-7d), von dem viele tausend Exemplare gefunden wurden; er lässt sich nicht mit Sicherheit in das System einordnen. All diese Formen lebten in sonnendurchflutetem, flachem Wasser auf Schlamm- oder Sandbänken. Durch Schlammlawinen oder auch vulkanische Ereignisse wurden sie getötet und in tiefere Wasserlagen transportiert, wo sie unter Sauerstoffabschluss fossilisieren konnten, bevor sie mit der Auffaltung der Rocky Mountains im Tertiär in luftige Höhen aufstiegen.

Die auf Schwämmen gefundene *Aysheaia* (Abb. 2-5l) stellen die meisten Autoren zu den Onychophoren. Auch Polychaeta sind aus dem Burgess Shale bekannt, z.B. *Canadia* und *Burgessochaeta*. *Hallucigenia* (Abb. 2-5j) weist ebenfalls metamere Strukturen auf. Ihre besonders langen Fortsätze wurden erst als Laufbeine, jetzt als Rückenanhänge interpretiert.

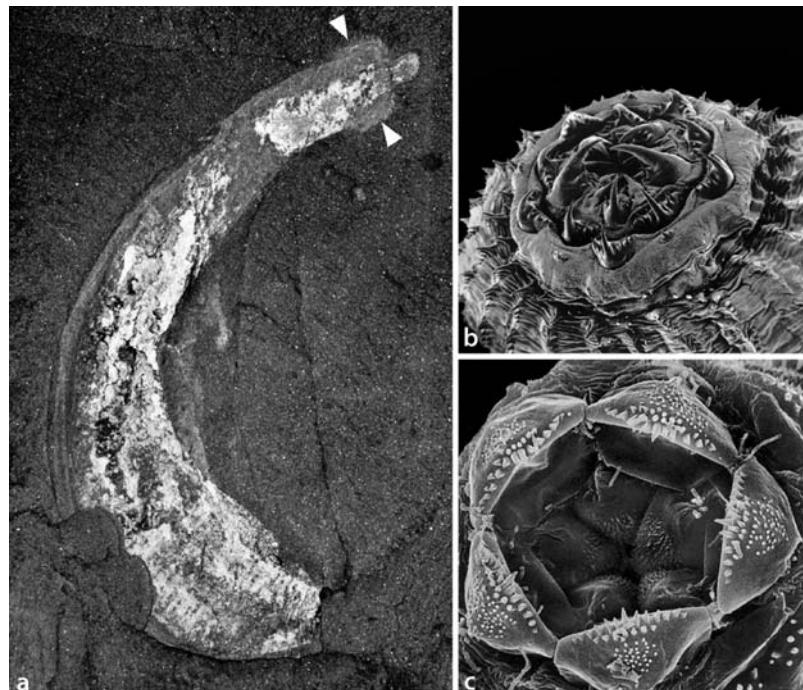


Abb. 2-6a-c. Priapulida. **a** *Ottoia prolifica*; diese häufige Art aus dem Burgess Shale erreichte 20 cm Länge. Die Pfeile zeigen auf das ausgestülpte Introvert, mit dem sich die Tiere im Substrat verankerten. **b** Introvert der verwandten rezenten Gattung *Halicryptus*. **c** Introvert einer rezenten Priapulidenlarve

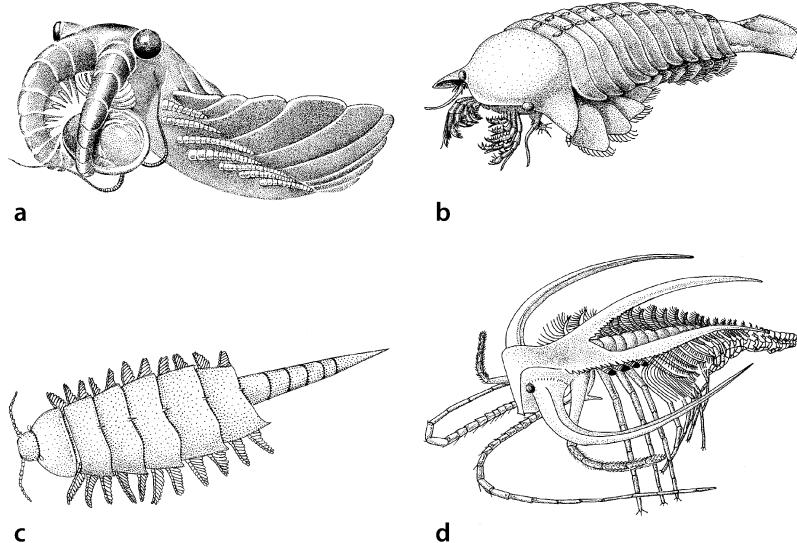


Abb. 2-7a-d. Arthropoden des Burgess Shale: **a** *Anomalocaris*, **b** *Sanctacaris*, **c** *Kottixerxes*, **d** *Marrella*

Im Jahre 1984 entdeckte man die **Chengjiang-Fauna** in Yunnan (China), die etwa 17 Mio. Jahre älter ist als die vom Burgess-Pass. Sie steht dem Beginn des Kambriums näher, und ihre Weichteilerhaltung ist vorzüglich. Bisher kennt man über 300 Arten, die zum Teil eine große Ähnlichkeit mit der Burgess-Fauna haben. Weitere Entdeckungen, z.B. in Grönland, führten zu der Ansicht, dass die Burgess-Fauna globale Verbreitung hatte, wenn auch „nur“ im Kambrium.

Einen speziellen Einblick in die kambrische Entwicklung der Arthropoden liefern auch die von dem Bonner Paläontologen Klaus J. Müller in Schweden entdeckten **Orsten-Fossilien**. Es handelt sich um winzige, meist 100 µm – 2 mm lange Formen (Meiofauna), die mittlerweile in verschiedenen Gebieten Europas, Nordamerikas, Ostasiens und Australiens nachgewiesen wurden. Sie sind bis in feinste Details dreidimensional erhalten und durch eine Imprägnierung mit Phosphat gekennzeichnet. Ihr Lebensraum war der Weichboden von Flachmeeren. Am häufigsten findet man Phosphatocopina, eine Gruppe kleiner Krebse, die ihre Blütezeit vor etwa 500 Millionen Jahren hatte. Sie ähneln den Muschelkrebsen. Außerdem wurden weitere Krebse nachgewiesen sowie Formen, die heutigen Tardigraden, Pantopo-

den und sogar den parasitischen Pentastomiden ähneln. Neben der ausgezeichneten Erhaltung von kleinsten Strukturen (Grannen von weniger als 1 µm Durchmesser können im Rastermikroskop dargestellt werden) ist der Nachweis mehrerer aufeinander folgender Larvenstadien eine Besonderheit der Orsten-Fossilien.

Die „**kambrische Explosion**“, auch „**Big Bang**“ in der Evolution der Tiere genannt, wird als die rascheste und am stärksten differenzierende Radiation in der gesamten Geschichte der Tiere angesehen. Diese hohe Geschwindigkeit erklärt man teilweise mit der Entwicklung von Räubern, die allem Anschein nach in der Ediacara-Fauna noch fehlten. Durch sie ist offenbar ein starker Selektionsdruck auf andere Organismen entstanden. Außerdem waren die Meere noch „leer“. Fast alles, so sieht man es heute, konnte sich entwickeln, denn die Konkurrenz war gering. Später, in einer dichter besetzten Welt – im Wasser wie am Land – war dieses „Experiment“ nicht wiederholbar. Es hat wohl nur etwa 10 Mio. Jahre gedauert, bis praktisch alle Tierstämme, die auch heute noch existieren, entstanden waren, bis hin zu den Chordaten mit *Pikaia* (Abb. 2-5b), die vielleicht mit *Branchiostoma* verwandt ist.

2.2.1.2

Trilobita: dominierende Fossilien im Kambrium

Unter den Fossilien des Kambrium stehen die zu den Arthropoden gehörenden **Trilobiten** aufgrund ihrer Arten- und Individuenzahl weit an der Spitze. Sie hatten in dieser Periode der Erdgeschichte ihre Blütezeit. Über die Hälfte der kambrischen Fossilien entfallen auf diese Tiergruppe, die eine ganz oberflächliche Ähnlichkeit mit Asseln hat (Abb. 2-8). Sie gehören zu den ursprünglichsten bekannten Arthropoden, sind jedoch bereits der Entwicklungslinie zuzuordnen, zu der auch die Spinnentiere gehören. Die meisten waren 3–10 cm lang, die Extrema liegen bei 1 mm (*Acanthopleurella*) und 75 cm (*Uralichas*). Manche waren weichhäutig, die meisten hatten jedoch ein hartes, mineralisiertes Exoskelett mit Calciumcarbonat- und Calciumphosphatanteilen. An den Kopf schließen sich ein Rumpf mit bis zu 40 beitragenden Segmenten und ein Schwanzbereich an. Trilobita bedeutet Dreilapper und bezieht sich auf die Gliederung in großen Kopfschild, vielgliedrigen Rumpf und Schwanzschild. Außerdem wird der Körper durch Längsfurchen dreigeteilt: in einen Mittelteil (die Spindel oder Rhachis) und die beiden

Seitenteile (Pleurae). Mittlerweile kennt man auch Details ihrer inneren Anatomie. Wichtig ist die Existenz von Mitteldarmdrüsen, wie sie auch bei Spinnentieren vorkommen.

Ihre kennzeichnende Verbreitung führte zu einer detaillierten stratigraphischen Zonengliederung im Kambrium und zur Erstellung von biogeographischen Trilobitenprovinzen. Da viele Arten nur in einer – geologisch gesehen – kurzen Zeitspanne von 1 Mio. Jahre oder weniger lebten, eignen sie sich vorzüglich als Leitfossilien. Trilobiten wurden durch wiederholte Aussterbeereignisse reduziert und machten anschließend neue adaptive Radiationen durch. Für Nordamerika ist erwiesen, dass die Radiationen jeweils einige Millionen Jahre dauerten, dass die Aussterbeereignisse jedoch relativ plötzlich eintraten und sich nur über ein paar tausend Jahre erstreckten. Trilobiten waren im Wesentlichen bodenlebende Formen, die wohl von Kleinstorganismen lebten bzw. Sedimentfresser waren. Nur wenige Gattungen werden als Räuber angesehen. Die mit langen Stacheln versehene Gattung *Deiphon* lebte wohl im Oberflächenwasser und nahm Plankton auf. Viele Trilobiten hinterließen Spuren auf dem Boden, aber auch im Substrat. Die Trilobiten hatten zum Teil gut entwickelte Komplexaugen, die aus vielen Ommatidien zusammengesetzt waren. Ihre

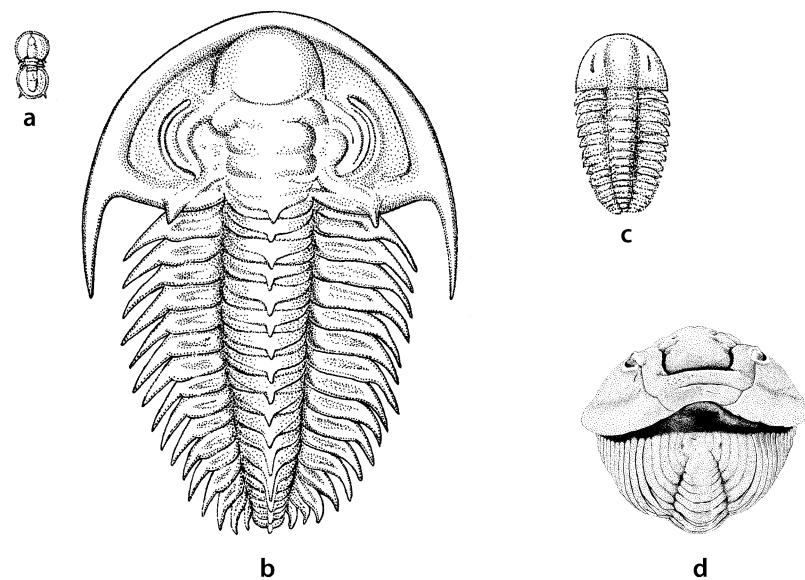


Abb. 2-8 a-d. Trilobiten. **a-c** Kambri- sche Formen in Dorsalansicht.
a *Agnostus* (Kambrium), **b** *Holmia*,
c *Ellipsocephalus*, **d** *Calymene*
 (Silur), der häufigste Trilobit der schwedischen Insel Gotland, den man oft eingerollt findet

Position am Kopf variiert: sie liegen zum Teil seitlich, zum Teil auf Höckern der Oberseite oder an der Vorderseite des Kopfes. Manche Tiefseeformen waren blind. All das lässt auf eine sehr unterschiedliche Lebensweise der Trilobiten schließen, von denen mittlerweile 15 000 Arten beschrieben wurden. Am Ende des Perm starben sie aus.

In Deutschland findet man Trilobiten in kambrischen Ablagerungen vor allem in Sachsen und Bayern. Bekannte Fundorte liegen bei Görlitz (Unterkambrium: u.a. *Serrodiscus*, *Lusatiops*), bei Leipzig (Unter- und Mittelkambrium: u.a. *Paradoxides*, *Ellipsocephalus*) und im Frankenwald (Mittelkambrium: u.a. *Paradoxides*, *Jinella*). Einen besonderen Höhepunkt stellt das Mittelkambrium Böhmens dar. In der Mulde von Prag erreichen Schiefer aus dieser Zeit eine

Mächtigkeit von 400 m und enthalten wunderbar erhaltene Trilobiten. Nach ihrem Bearbeiter Joachim Barrande (1799–1883) wird die gesamte paläozoische Schichtenfolge dieser Gegend als **Barrandium** bezeichnet.

2.2.1.3

Brachiopoda: Nr. 2 der kambrischen Fossilien

Die Brachiopoden sind eine weitere dominierende Gruppe kambrischer Meere. Bezuglich ihrer Artenzahl stehen sie nach den Trilobiten in dieser Zeit an zweiter Stelle. Auf sie entfallen ungefähr 30% der bekannten Arten des Kambriums. Brachiopoden sind zweiklapptige Suspensionsfresser (Abb. 2-9), die später wohl zum großen Teil durch die ihnen äußerlich ähnlichen Muscheln (Bival-

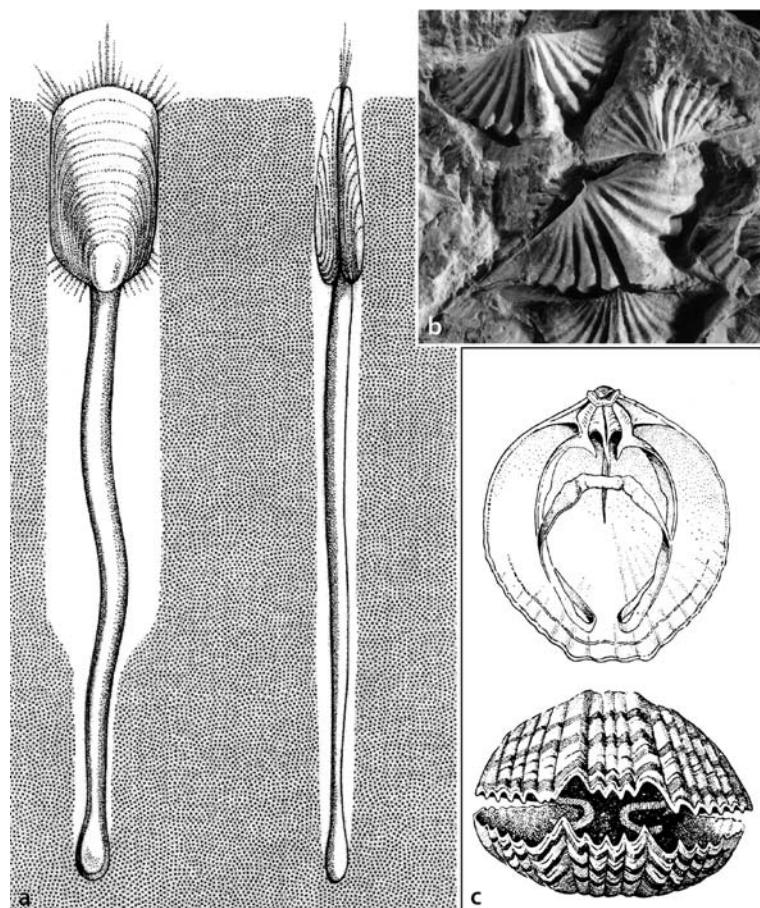


Abb. 2-9a-c. Brachiopoden. **a** *Lingula* im Substrat, links in Dorsal-, rechts in Lateralansicht; **b** *Acrospirifer* (Devon, China); **c** *Magellania* (Terebratulida), oben Innenansicht der Dorsalschale mit Armskelett, unten Vorderansicht mit geöffneten Schalen

via), welche zu dieser Zeit schon existierten, ersetzt wurden. Die Nahrungsaufnahme der Brachiopoden erfolgt über paarige Arme (Lophophore), die Tentakel tragen. Auf den Tentakeln finden sich Wimpernstraßen, mit deren Hilfe Nahrung herbeigestrudelt wird. Die Lophophore können zwei Drittel des Schaleninnenraumes einnehmen. Ihre Größe lässt sich mit der Wassertiefe ihres Lebensraumes korrelieren: Im tieferen (nahrungsarmen) Wasser sind die Lophophore im Allgemeinen größer als im flachen (nahrungsreichen) Wasser. Zu den Brachiopoden gehört *Lingula*, deren Schalenmorphologie sich ohne wesentliche Veränderungen bis heute erhalten hat (Abb. 2-9a) und die damit eines der ältesten „lebenden Fossilien“ darstellt (Kap. 2.4.2.1).

Alle Brachiopoden sind marin. Die meisten sind mit einem Stiel am harten Substrat befestigt, die Schalen der Mehrzahl der Arten enthalten Calciumcarbonat. Die Schalengröße reicht bis 35 cm (*Gigantoprotodus*).

Die Klassifizierung der Brachiopoden ist umstritten; verbreitet ist die Gliederung nach dem Fehlen oder Vorhandensein eines Schalenschlosses in die Taxa Ecardines (Inarticulata) und Testicardines („Articulata“). Zu ersteren gehören die Lingulida (Abb. 2-9a), die heute als langstielige Formen in küstennahen Böden leben. Zu den Testicardines (Abb. 2-9b, c) gehört die Mehrzahl der rezenten Gattungen.

Die Brachiopoden hatten ihre maximale Entfaltung im Paläozoikum; mit dessen Ende nahm ihre Vielfalt ab. 30 000 fossile Arten stehen 330 rezenten gegenüber.

2.2.1.4

Archaeocyatha: Nr. 3 der kambrischen Fossilien – Riffbildner

Die Archaeocyatha (Abb. 2-10), die dritthäufigste Tiergruppe kambrischer Meere, waren im Unterkambrium über große Teile der Erde verbreitet und dienen als wichtige Leitfossilien. Auf sie entfallen etwa 5% der bekannten Arten des Kambriums. Sie waren festsitzende, kegelförmige Organismen – zwei ineinander stehenden, durchlöcherten Bechern ähnelnd (Abb. 2-10a). Einige haben im Kambrium zeitweise die ökologische Nische eingenommen, welche später von

Schwämmen und Korallen besetzt wurde. Als Riffbildner (oft gemeinsam mit Algen) und Zeugen eines milden Klimas lebten sie in flachen und warmen Meeresgebieten, meist in einer Wassertiefe von 10–50 m und auf Karbonatböden. Sie ernährten sich vermutlich mikrophag, pumpten Wasser durch ihre porösen Wände – der Zwischenraum zwischen den beiden „Bechern“ (=Intervallum) wurde von einem Kalkgerüst durchzogen – und entließen es durch eine große Ausströmöffnung nach oben. Ein anderer Gedankenansatz geht davon aus, dass der Wasserdurchstrom rein physikalisch (d.h. ohne Cilien) erfolgte: durch die kleinen Poren der äußeren Becherwandung, das Intervallum, die größeren Poren der inneren Becherwandung, den Innenraum und die große zentrale Ausströmöffnung.

Archaeocyathen lebten meist solitär, einige auch kolonial (Abb. 2-10d). Die meisten waren relativ klein und hatten einen oberen Durchmesser von 1–2 cm sowie eine Höhe von 8–15 cm. Jedoch existierten auch größere Formen: 60 cm Durchmesser erreichte die flache Gattung *Okulichicyathus* (Abb. 2-10b), und 30 cm wird als maximale Höhe angegeben. Vielleicht gehörten sie in die nähere Verwandtschaft der Schwämme, die zur Zeit der Archaeocyathen schon existierten. Ihre weite geographische Verbreitung macht sie besonders wichtig für eine interkontinentale Parallelisierung von Gesteinsschichten. Sie umgaben die Erde mit einem breiten Gürtel. Im Raum des heutigen Europa – damals ein Flachmeer – waren die Archaeocyathen im Südwesten (Spanien bis Marokko, Sardinien, Südfrankreich) recht häufig. Auch im damals tropischen Sibirien sowie in Australien besiedelten sie den Meeresboden in großer Fülle. In Deutschland findet man sie im Gebiet von Leipzig und Döbeln. Von Sardinien kennt man so schöne Archaeocyathen, dass man die fossilführenden Gesteine zur Herstellung von Kacheln abbaut.

Die Riffe, die von Archaeocyathen aufgebaut wurden, hatten im Vergleich zu heutigen Riffen bescheidene Ausmaße. Sie waren bis 3 m dick und maßen zwischen 10 und 30 m im Durchmesser.

Da Archaeocyathen bisher unterhalb von 100 m Wassertiefe nicht gefunden wurden, schließt man

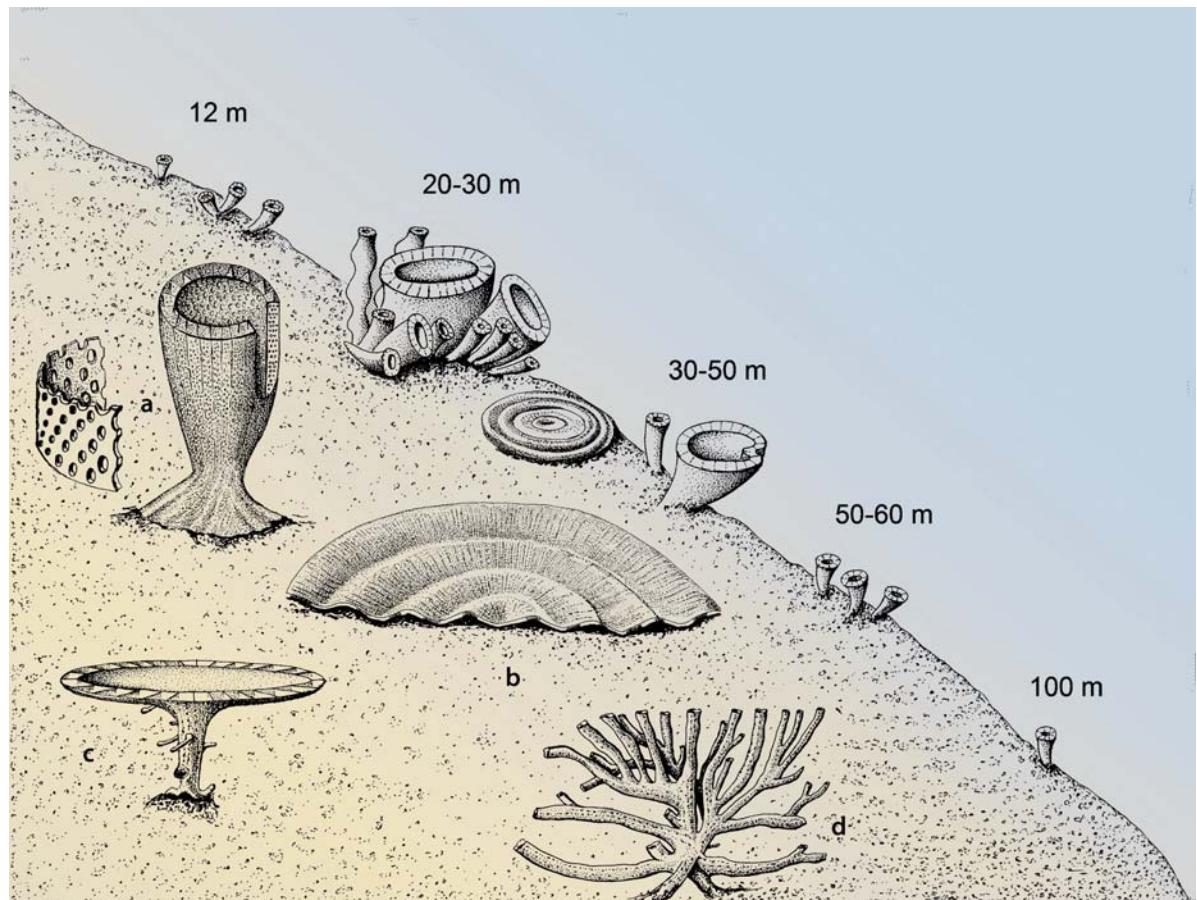


Abb. 2-10a–d. Archaeocyatha. An der Kante des Substrates Wachstumsformen in Beziehung zur Meerestiefe. **a** Außenwand von *Ajacicyathus*, **b** *Okulitchicyathus*, gewellt-scheibenförmige Gestalt, **c** *Paranacyathus*, konisch-terminal abgeflachte Form, **d** *Archaeolynthus*, verzweigte Form. Nach Hill (1972), Vologdin (1962), Zhuravleva (1960)

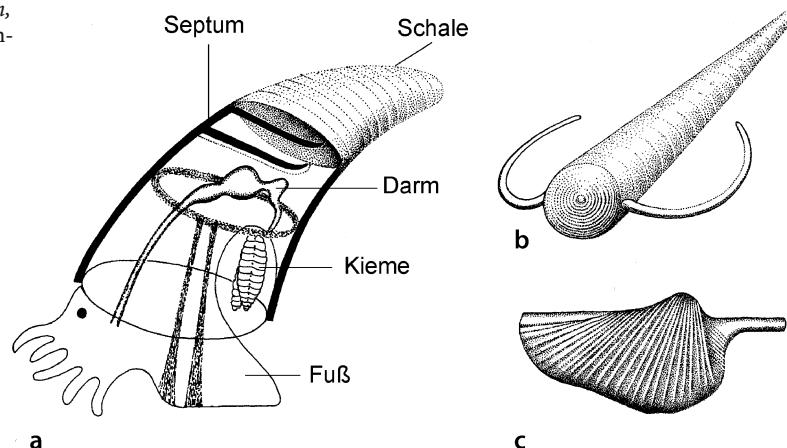
auf eine Symbiose mit photosynthetisierenden Organismen. Aufgrund der weiten Verbreitung einzelner Archaeocyathen nimmt man ein planktisches Larvenstadium an. Nach der Blütezeit im älteren Kambrium wurden sie immer spärlicher und starben Ende des Kambriums aus. Über die Ursachen wissen wir nichts, aber ihre Nische wurde bald von Schwämmen und Korallen eingenommen.

2.2.1.5

Weitere Wirbellose der kambrischen Meere

Auch **Mollusca** lebten in kambrischen Meeren, jedoch waren sie noch verhältnismäßig klein. Polyplacophoren sind bekannt, Monoplacophoren und Gastropoden sogar schon reich differenziert, Bivalvia noch selten, die ältesten Cephalopoden gruppieren sich um die oberkambrische Gattung *Plectronoceras* (Abb. 2-11 a). Spät im Kambrium entstanden die Nautiloideen; sie waren zunächst noch sehr klein; die meisten maßen 2–6 cm.

Abb. 2-11 a-c. a *Plectronoceras*, b *Hyolith*, c *Conocardium* (Rostroconchia). Nach Am-ler (1986), Clarkson (1998).



Umstritten ist die Zugehörigkeit der **Hyolitha** (Abb. 2-11b) zu den Mollusken. Sie entfalteten sich im Kambrium, gingen danach stetig zurück und starben im Perm aus. Die Hyolithen trugen ein kegelförmiges, dünnes Kalkgehäuse, dessen spitzer Anfangsteil oft durch Querwände gekammert ist. Die Mündung konnte durch eine Klappe verschlossen werden; manchmal waren am Vorderende seitliche Fortsätze ausgebildet. Hyolithen lebten benthisch und waren mehrheitlich Suspensionsfresser.

Eine weitere ausgestorbene Tiergruppe sind die **Rostroconchia** (Abb. 2-11c). Sie hatten eine zweiklapptige Schale – jedoch ohne Schloss und Ligament – und lebten von Kambrium bis Perm, mit einem Maximum im Ordovizium.

Unter den **Crustacea** waren die Ostracoden nicht selten, die bis heute als eine sehr artenreiche Gruppe überlebt haben. Zahlreiche andere Krebsgruppen erfuhren eine starke Entfaltung.

Die **Echinodermata** sind eine sehr alte marine Tiergruppe mit zahlreichen ursprünglichen Merkmalen. Aufgrund ihres Hautpanzers liegen seit dem Kambrium zahlreiche Fossilfunde vor, die erlauben, ihre wechselvolle Geschichte zu rekonstruieren. Entwicklungsgeschichte, vergleichende Anatomie und auch Paläontologie haben die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Hemichordaten und Chordaten aufgedeckt. Ob drei- bzw. fünfstrahlige präkambrische Elemente aus der Ediacara-Fauna Australiens (*Tribrachidium*, *Arkarua*) den Echinodermen angehören, ist

umstritten, das kennzeichnende Hautskelett fehlt diesen Formen.

Die Fossilgeschichte der Echinodermen ist sehr wechselvoll mit Perioden der Entfaltung und des Niederganges. Der erste Nachweis fällt in das Kambrium, am Ende des Ordovizium gab es schon 19 Echinodermenklassen. Diese hohe Zahl reduziert sich dann bis zum Karbon stetig auf 5 bis 6, eine Zahl, die auch heute noch gültig ist. Die Zahl der Gattungen nimmt einen anderen Verlauf, am Ende des Karbon sind ca. 400 Gattungen nachgewiesen, am Ende der Trias sind es nur noch 40; seither steigt die Zahl wieder stetig an, heute liegt sie bei mehr als 400.

Die frühen paläozoischen Echinodermen waren oft asymmetrisch (Abb. 2-12); sie lagen zum Teil flach auf dem Boden und konnten sich mit Hilfe eines schwanzähnlichen Fortsatzes langsam bewegen. Viele hatten ganz offensichtlich Kiemenspalten und auch Ambulakralrinnen. Sehr alte (Kambrium bis Devon) und in ihrer Bedeutung umstrittene Formen sind die **Homalozoa** (**Carpoidea**; Abb. 2-12 a-d), die weder Anzeichen einer Radiär- noch einer Bilateralsymmetrie erkennen lassen, sondern asymmetrisch waren. Vermutlich handelt es sich um eine Sammelgruppe ursprünglicher Taxa. Die birnen- oder spindelförmigen **Helicoplacoidea** (Abb. 2-12 e) aus dem Unterkambrium waren wohl Echinodermen mit einer dreistrahligen Radiärsymmetrie, die möglicherweise der fünfstrahligen vorausging. Ältestes fünfstrahliges Echinoderm ist die

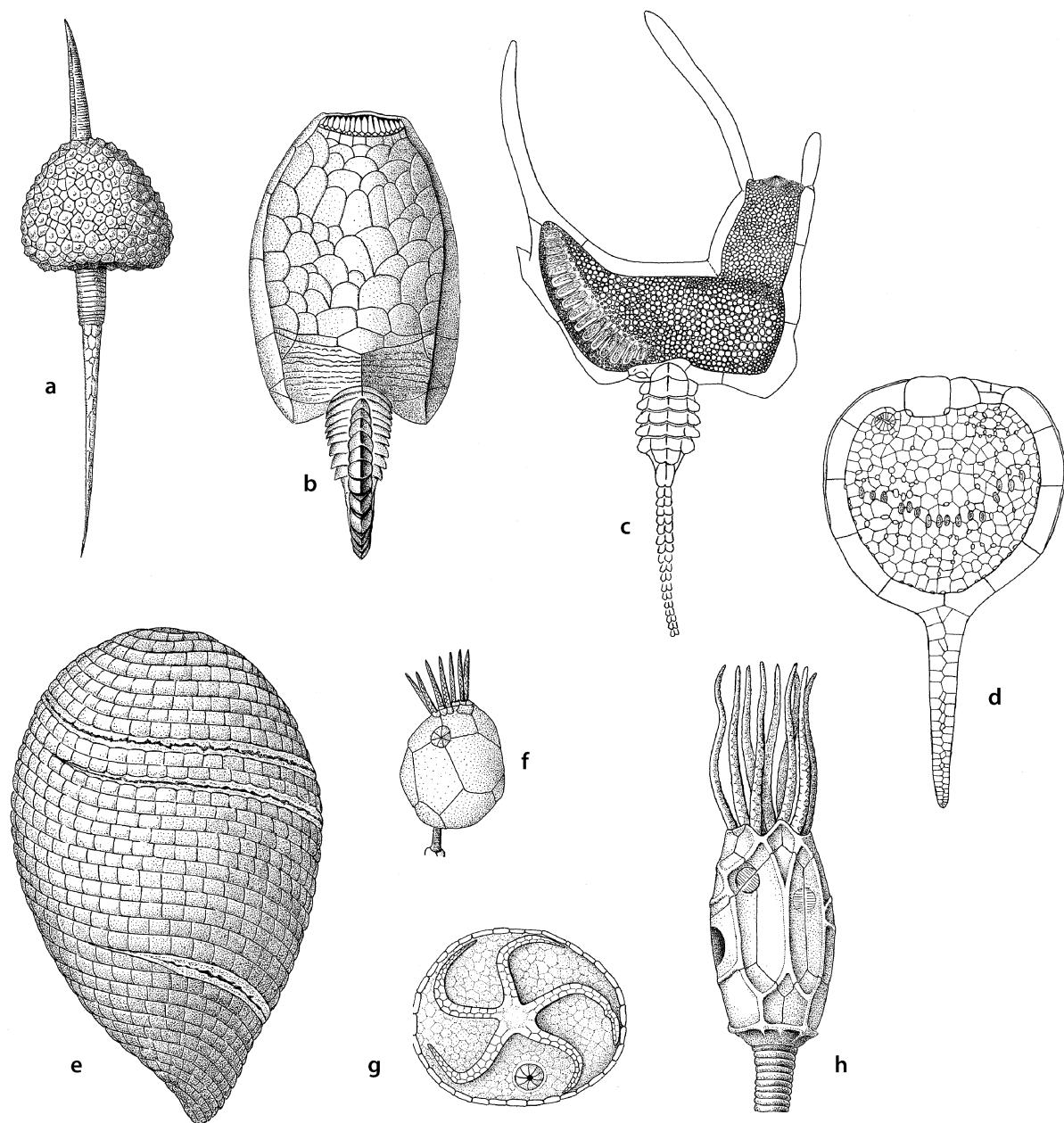


Abb. 2-12a-h. Paläozoische Echinodermata. **a-d** Carpoidea. **a** *Heckericystis* (Ordovizium), **b** *Mitrocystella* (Ordovizium), **c** *Cothurnocystis* (Ordovizium), **d** *Trochocystites* (Kambrium), **e** *Helicoplacus* (Helicoplaeoidea; Kambrium), **f** *Cryptocrinites* (Cystoidea, Eocrinoidea; Ordovizium), **g** *Cooperidiscus* (Edrioasteroidea; Devon), **h** *Cheirocrinus* (Cystoidea; Silur)

kambrische *Campostroma*. Vom Kambrium bis zum Perm lebten die kleinen, kissen- oder pilzförmigen *Edrioasteroidea* (Abb. 2-12g). Noch im Kambrium bildeten sich zwei große Echinodermengruppen heraus, die gestielten, sessilen *Pelmatozoa* und die ungestielten, frei beweglichen *Eleutherozoa*.

Die *Pelmatozoa* (Blastozoa und Crinoidea) erfuhren im Laufe der Erdgeschichte wechselvolle Phasen der Entfaltung und des Niedergangs. Heute existieren nur noch relativ wenige Formen, Seelilien – meist in der konkurrenzarmen Tiefsee – und Haarsterne, die nach einem festsitzenden Jugendstadium frei beweglich am Boden oder in Korallenriffen leben und sogar schwimmen können.

Die rein fossilen *Blastozoa* (Abb. 2-12f, h) werfen noch viele offene Fragen auf. Ihnen gehören u.a. Blastoidea, Paracrinidea, Rhombifera und Eocrinidea an. Zu den Blastoidea zählt die bekannte und vor allem in Nordamerika und Timor (Indonesien) relativ häufige Gattung *Pentremites* aus dem Karbon. Die *Crinoidea* (Seelilien) waren zeitweilig so häufig, dass die Glieder ihrer zerfallenen Stiele (Trochiten), Kelche und Arme große Kalkbänke (Crinoidenkalke) aufbauen konnten. Ganz überwiegend waren diese vielgestaltigen Tiere festsitzend und bildeten z.T. dichte Rasen. Die silurisch-devonische Gattung *Scyphocrinites*, die aus Europa, Afrika, Asien und Nordamerika bekannt ist, besaß am Ende ihres Stieles eine kugelige Auftriebung, die als Schwebeworgan interpretiert wird. *Seirocrinus*, eine jurassische Seelilie aus der Gruppe, der auch die rezenten Seelilien angehören, ist besonders schön in den Posidonienschiefen Holzmadens erhalten (Abb. 2-62a). Die Krone mit den langen Armen war ca. 80 cm hoch, die Stiele erreichten eine Länge von bis zu 18 m. Sie waren wahrscheinlich an im Meer treibenden Baumstämmen angeheftet. Die Haarsterne (Comatuliden) existieren erst seit dem Mesozoikum. Die häufige jurassische Gattung *Saccocoma* (Abb. 2-63a) aus den Plattenkalken Solnhofens lebte vermutlich pelagisch.

Zu den *Eleutherozoa* gehören Asterozoa (See- und Schlangensterne) sowie Echinozoa (Seeigel und Seegurken). Die seit dem Ordovizium überlieferten Seesterne bewahren viele ursprüngliche

Merkmale, wie z.B. die offene Ambulakralrinne, und haben sich im Laufe ihrer Evolution wenig verändert. Gut erhaltene Fundstücke stammen aus dem Devon der Hunsrückschiefer (*Urasterella*), in dem auch schon vielarmige Formen (*Helianthaster*, Abb. 2-29d) gefunden wurden. Auch die Schlangensterne sind seit dem Ordovizium bekannt, von ihnen liegen gut erhaltene Fundstücke (*Furcaster*, Abb. 2-1) aus dem devonischen Hunsrückschiefer vor. Die Schlangensterne sind die beweglichsten unter den heutigen Echinodermen. Auch die Seeigel und Seegurken sind seit dem Ordovizium bekannt. *Aulechinus* aus dem Ordovizium ist der älteste bekannte Seeigel, dessen interradiäre Plattenreihen noch recht unregelmäßig verlaufen. Die Lanzenseeigel (Cidaroidea) erscheinen im Devon und sind die Grundgruppe aller modernen Seeigel; einige Formen, z.B. *Cidaris*, haben bis heute überlebt. Die typischen modernen Seeigel sind seit der Trias bekannt. Die ältesten Seegurken besaßen noch einen Hautpanzer (z.B. *Procrustia* und *Palaeocucumaria*).

2.2.1.6 Conodonta

Die Conodonta oder Conodonten-Tiere (Conodontophorida) sind frühe marine Wirbeltiere, die vom Kambrium bis zur Trias weit verbreitet vorkamen und der Wissenschaft in Form von kleinen, spitzen, meist 0,2–2 mm langen Hartgebilden aus Calciumphosphat (Conodonten) schon seit Mitte des 19. Jh. bekannt sind, ohne dass man sie irgendwo sicher einordnen konnte. Der Begriff „Conodonta“ ist doppeldeutig: Er wird gleichermaßen für die Hartgebilde wie für die ganzen Tiere benutzt. Die Formenvielfalt der Hartgebilde ist auffallend (Abb. 2-13a), und für erdgeschichtliche Forschungen haben Conodonten eine erhebliche Bedeutung als Leitfossilien. Die feinstratigraphische Gliederung des Paläozoikums basiert heute weitgehend auf dem Auftreten verschiedener Conodonten.

Conodonten gehören zu den häufigsten Fossilien: Man kann davon ausgehen, dass ein vor 520–205 Mio. Jahren entstandener Kalkstein Conodonten freigibt, wenn man nur ein faust-

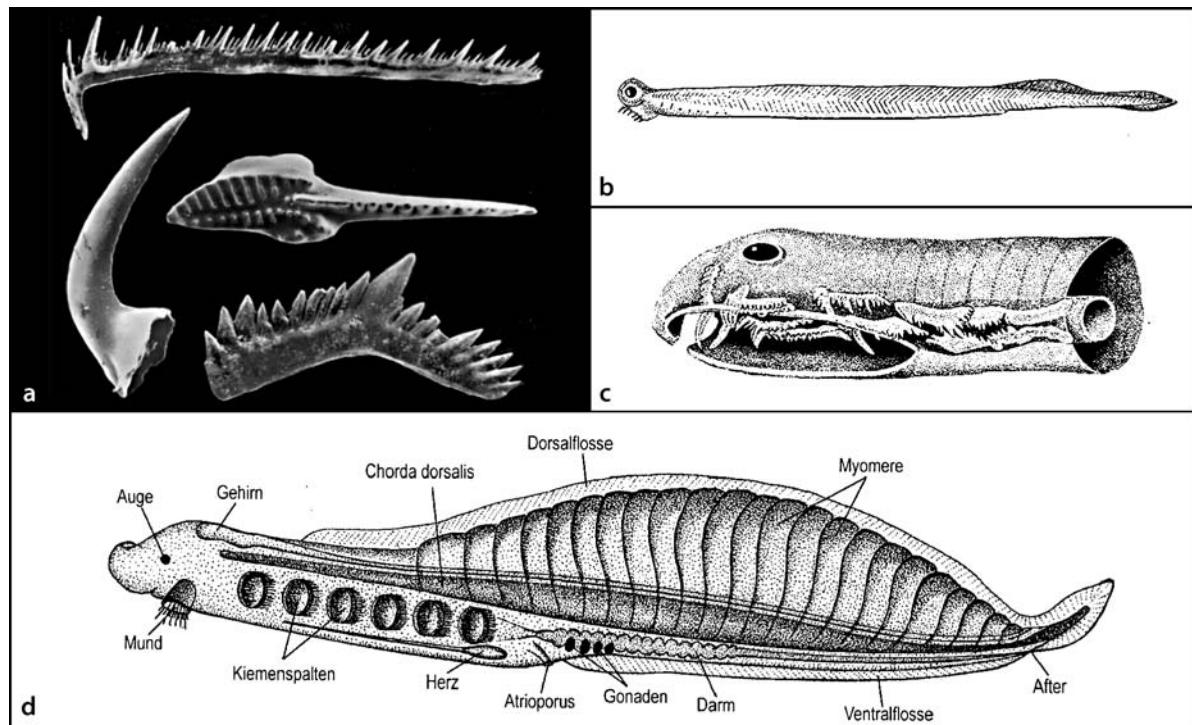


Abb. 2-13 a-d. Conodonta und *Haikouella*. **a** Conodonten sind fast nur durch winzige, vielgestaltige Hartgebilde bekannt, die hier im rasterelektronenmikroskopischen Bild dargestellt sind. Die Länge der abgebildeten Teile liegt im

Bereich eines Millimeters, **b** ganzes Conodonten-Tier, **c** Rekonstruktion des Vorderendes, **d** *Haikouella*. Nach Aldridge, Purnell (1996), Davis, Fuger (1998)

großes Stück sorgfältig analysiert. Paläontologen unterscheiden bis über 3000 Formen.

Erst nach 1980 wurden vollständige Tiere in Südafrika (Ordovizium), in Wisconsin (Silur) und in Schottland (Karbon) entdeckt, die uns eine recht gute Vorstellung ihrer Anatomie vermittelten, so dass auch Rückschlüsse auf ihre Lebensweise möglich sind. Es waren bis 40 cm lange, schlanken, seitlich zusammengedrückte, fischähnliche Meerestiere, deren Kopf große Augen und einen komplizierten Zahnaufbau besaß (Abb. 2-13 b, c). Ein Schädel mit typischen Kiefern und ein Hauptskelett waren jedoch noch nicht ausgebildet. Die Zähne waren mit einzigartigen Stützstrukturen aus Hartgewebe verbunden. Es wurden im Bereich dieses Gebissapparates insgesamt vier verschiedene Hartgewebe beschrieben: Knochen, verkalkter Knorpel, Dentin und Schmelz. Die Rumpfmuskulatur

war wie bei Fischen und *Branchiostoma* segmentiert. Offensichtlich führten sie ein räuberisches, pelagisches Leben.

Die phylogenetische Stellung der Conodonten ist noch schwer zu beurteilen; vermutlich gehören sie innerhalb der Wirbeltiere zur Stammgruppe der Gnathostomata, bevor diese ihre typischen Kiefer erworben hatten.

2.2.1.7

Ursprung der Wirbeltiere

Das Bild vom Ursprung der Wirbeltiere hat sich in den letzten Jahren stark gewandelt. Hierzu haben u.a. die oben erwähnten Fossilfunde der Conodonten und Funde aus dem Kambrium Südchinas Ende der 1990er Jahre beigetragen. Letztere repräsentieren aller Wahrscheinlichkeit nach frühe Wirbeltiere. Sie stammen aus mari-

nen Ablagerungen, waren weichhäutig, besaßen eine Chorda dorsalis und einen in Myomere gegliederten Körper. Die bisherigen Funde lassen sich zwei Gruppen zuordnen:

- *Haikouichthys* und *Myllokunmingia*, die möglicherweise einzelne anatomische Anklänge an Neunaugen zeigen. Sie besaßen Kiemenbögen und wohl auch eine Schädelkapsel. Vielleicht hatten sie neben einer dorsalen Flosse auch schon ein Paar ventrolateraler Flossen. Da das Vorderende dieser Formen bisher nur unvollkommen bekannt ist, können noch keine sicheren Aussagen über Gehirn und Augen gemacht werden. *Haikouichthys* gilt derzeit als ältestes bekanntes Wirbeltier.

- *Yunnanozoon* und *Haikouella* (Abb. 2-13d) sind vermutlich ursprüngliche Wirbeltiere. In einiger Hinsicht ähneln sie auch *Branchiostoma*. Wie bei den Larven von *Branchiostoma* verlaufen die Myosepten relativ gerade. Dies erlaubt undulierende Schwimmbewegungen. Die Chorda dorsalis erreicht, wie bei Wirbeltieren, das Vorderende des Körpers nicht. Der geräumige Pharynx ist von Kiemenbögen begrenzt. Vermutlich nahmen die Tiere Nahrungspartikel mittels Saugbewegungen des Mundes und des Pharynx auf.

2.2.2 Ordovizium

Die Fossilien sind vorwiegend marinen Ursprungs. Es dominieren die freischwebenden Graptolithen und die großen Orthoceren. Trilobiten sind verbreitet, Conodonten sind wichtige Leitfossilien. Anthozoen (Rugosa und Tabulata) sowie Stromatoporen ersetzen die kambrischen Archaeocyathen als Riffbildner. Das pflanzliche Plankton entfaltet sich (Acritarchen). Massenaussterben gegen Ende des Ordoviziums.

ÜBERSICHT

Das **Ordovizium** (488–444 Mio. Jahre vor heute) ist ein etwa 44 Mio. Jahre währender Zeitabschnitt und wurde nach dem walisischen Keltenstamm der Ordovizier benannt. An der walisischen Küste sind ordovizische neben kambriischen und silurischen Sedimenten zu finden. Alle drei Systeme lieferten Baumaterial für das Kaledonische Gebirge. Das Ordovizium ist vor allem durch das Vorkommen von Graptolithen (Abb. 2-14a, 2-20), aber auch durch die adaptive Radiation anderer Tiergruppen, insbesondere der Weichtiere, gekennzeichnet. Abb. 2-14 vermittelt einen Eindruck von der Organismenwelt ordovizischer Meere. Die paläogeographischen Verhältnisse sind ähnlich wie im Kambrium, und die Verteilung von Land und Meer ist ähn-

lich wie dort beschrieben (Abb. 2-4). Gondwana lag auf der Südhalbkugel; Baltica, Laurentia und Sibiria bewegten sich aufeinander zu.

Im Ordovizium sind alle Tierstämme der nachfolgenden geologischen Zeitabschnitte in den Meeren vorhanden. Trilobiten, Brachiopoden, Graptolithen und Conodonten sind verbreitete Gruppen. Die Trilobiten sind oft größer als früher, weisen gegenüber denen des Kambriums eine verstärkte Bestachelung auf, und viele können sich einrollen. Neben Bryozoen- und Stromatoporen-Riffen kommen Korallenriffe vor, die von Rugosa und Tabulata aufgebaut werden. Diese Riffe markieren eine weitere Epoche der Riffbildung: Archaeocyathen als Riffbildner waren im Kambrium ausgestorben.

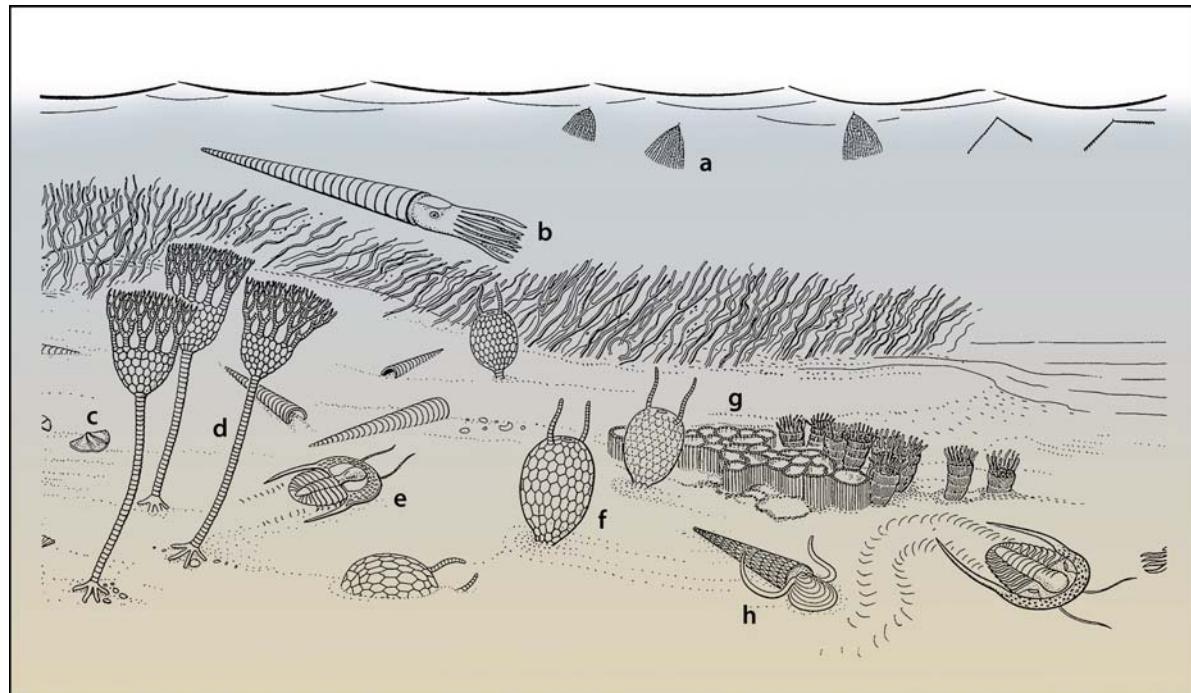


Abb. 2-14a–h. Das Meer im Ordovizium. Im freien Wasser trieben **a** Graptolithenkolonien (z.B. *Dictyonema*) und **b** große Cephalopoden (*Orthoceras*). Am Meeresboden lebten **c** Brachiopoden, **d** Crinoiden (*Caleidocrinus*), **e** Trilobiten (*Cryptolithus*), **f** Cystoidea (*Aristocystites*) und diverse Ko-

rallen, z.B. **g** *Halysites* (Tabulata). Unbekannt ist die systematische Stellung der **h** Hyolithen (*Elegantulites*). Berühmte Fundstätte: Öland, Schweden. Nach Schäfer, Senckenberg-Museum (2000)

2.2.2.1 Riffbildner im Paläozoikum

Rugosa sind auf das Paläozoikum beschränkte, in der Mehrzahl solitäre Anthozoa, die an der Riffbildung von Ordovizium bis Perm beteiligt waren. Ihr Kalkskelett ist zunächst durch sechs so genannte Protosepten gekennzeichnet, weitere Septen werden dann nur in vier Fächern gebildet, weswegen die Gruppe auch Tetracorallia genannt wird. Der Name Rugosa geht darauf zurück, dass die Außenwand des Korallenstocks Runzeln (=Rugae) aufweist. Rugosa und Tabulata sind die ersten nennenswerten Riffbildner unter den Anthozoa. Infolge kurzfristiger, aber starker Meeresspiegelanstiege im Oberdevon kommt es zum Massenabsterben von Riffen; Rugosa und Tabulata waren dem Aussterben nahe: über 90% der im Flachwasser lebenden Rugosa verschwanden,

Tiefwasserformen wurden etwa zur Hälfte ausgelöscht. Von dieser Katastrophe erholten sie sich nicht wieder; an der Wende zum Mesozoikum verschwanden sie endgültig. *Zaphrentis* war im Flachmeer des Rheinlandes verbreitet; *Calceola* (Abb. 2-16a–c; die Pantoffelkoralle) ist eine mitteldevonische Leitform und z.B. in Eifel und Hunsrück zu finden. Mit dreieckiger Grundfläche lag sie auf dem Substrat und konnte sich mit einem halbkreisförmigen Deckel schließen.

Tabulata sind auf das Paläozoikum beschränkte, stets koloniebildende Anthozoa. Die ersten Tabulata kennt man aus dem Ordovizium; später, insbesondere in Silur und Devon, waren sie an der Riffbildung beteiligt. Im Karbon waren sie stark rückläufig, im Perm starben sie aus. Die Kalkskelette der einzelnen Polypen (=Corallite) sind durch Querböden (=Tabulae) gekennzeichnet (Abb. 1-25d); Sklerosepten, die

EXKURS

Plattentektonik – Gebirgsbildung (Orogenese)

Nach der Theorie der Plattentektonik entstehen Gebirge im Sinne langgestreckter tektonisch deformierter Krustenbereiche durch konvergente Plattenbewegungen. Die Konvergenz von ozeanischer und kontinentaler Lithosphäre und auch die Konvergenz zweier kontinentaler Lithosphärenplatten führt zur Ausbildung aktiver Kontinentränder. Treffen eine ozeanische und eine kontinentale Platte aufeinander, so taucht die erstere wegen ihrer höheren Dichte unter der letzteren in die Asthenosphäre ab (Subduktion). Als Folge dieser Plattenkonvergenz können mit der abtauchenden subduzierten Platte kleinere Krustenstücke (Mikrokontinente, Terrane) im Kollisionsbereich an die kontinentale Kruste angegliedert werden.

Ähnlich wie im Falle der Mikrokontinente kommt es bei einer Kontinent-Kontinent-Kollision wegen der geringen Dichte der kontinentalen Lithosphäre nicht zur Subduktion. Die Kruste dieser Platten schiebt sich zu einem Gebirge in- und übereinander. Die Alpen (Abb. 2-15) und der Himalaya entstanden auf diese Weise.

Im Verlauf der phanerozoischen Erdgeschichte kam es naturgemäß mehrfach zu solchen Kollisionen, die für die Evolution und Verteilung der Organismen von Bedeutung waren.

Die **kaledonische Gebirgsbildung** erreichte ihren Höhepunkt gegen Ende des Silur vor mehr als 410 Mio. Jahren. Durch den Zusammenstoß der nordamerikanischen (Laurentia) mit der nordost-europäischen Platte (Baltica) wurden Ablagerungen des Iapetus-Ozeans (Abb. 2-22) zum Kaledonischen Gebirge (den Kaledoniden) aufgefaltet. Caledonia ist der keltisch-römische Name für Schottland, und Teile dieses Gebirges sind von Schottland, Wales, Irland, der Bretagne, Ostgrönland, Norwegen, Spitzbergen sowie Neufundland und den nördlichen Appalachen in den USA bekannt.

Die **variscische Gebirgsbildung** hat praktisch die gesamte Erde umspannt und eine große zusammenhängende Landmasse, Pangaea, aus vielen Einzelteilen zusammengefügt. Sie erreichte ihren Höhepunkt im Karbon, endete im Perm und verdrängte das Meer aus Mitteleuropa. Der Begriff „varischisch“ erinnert an den römischen Namen Curia Variscorum für die bayerische Stadt Hof und an das Vogtland (im anschließenden Bundesland Sachsen), das ehemalige Gebiet der germanischen Varisker. Dort waren zum ersten Mal Belege für diese Gebirgsbildung gefunden worden. In Europa erstrecken sich die Varisciden von Spanien über das französische Zentralmassiv bis in die Sudeten und zum polnischen Mittelgebirge. In Deutschland gehören beispielsweise Rheinisches Schiefergebirge, Spessart, Bayerischer Wald, Schwarzwald, Harz und Erzgebirge dazu. Am Ostrand von Baltica entstand durch die Kollision mit mehreren Festlandmassen der Ural.

Die bedeutendste Gebirgsbildung des Känozoikums war die im ausgehenden Mesozoikum (Oberkreide) einsetzende und bis in das Känozökum hinein fortdauernde **alpidische Gebirgsbildung**. Der entstandene Gebirgsgürtel erstreckt sich von den Pyrenäen über die Alpen, die Karpaten und die Türkei hinweg bis zum Himalaya. Diese Vorgänge waren die Folge einer Kollision von Nord- und Südkontinent. Dabei schob sich im Falle der Alpen die afrikanische Platte unter die eurasische. Das dazwischen liegende Meer, die Tethys, wurde geschlossen. Während der Schub der Alpen anhielt, begannen sich weiter nördlich die Vogesen und der Schwarzwald anzuheben. In einer der jüngeren Phasen der Alpenbildung (im Miozän) wurden schließlich die Jurahöhen aufgeworfen. Damit war in Südwestdeutschland intensiver Vulkanismus verbunden, z.B. im Bereich der Schwäbischen Alb (Kirchheim-

EXKURS (Fortsetzung)

Uracher Vulkangebiet mit über 350 Schloten) und im Oberrheingraben.

Ein erheblicher Teil der in den Kalkalpen (und in anderen Gebirgen) zu Tage tretenden Gesteine geht auf die Aktivitäten von Organismen zurück

(Abb. 2-15). Wer hält sich schon vor Augen, dass im Karwendel- und im Wettersteingebirge, in den Salzburger Alpen, in den Dolomiten und anderswo wesentliche Teile durch Algen (Dasycladales, Wirtelalgen) aufgebaut wurden? Ihre heute noch

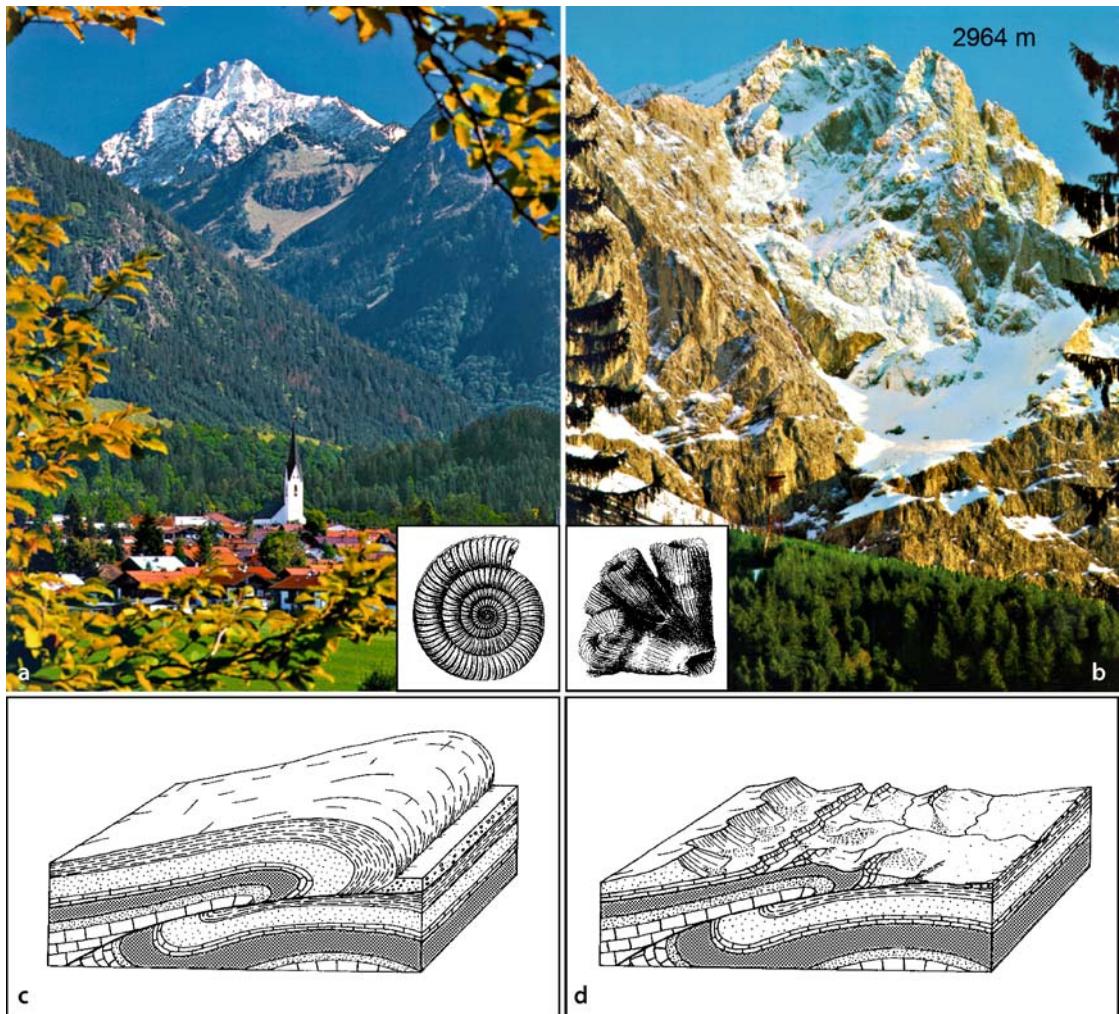


Abb. 2-15 a-d. Erhebliche Teile der Alpen sind ehemaliger Meeresgrund. **a** Oberstdorf (im Allgäu): wenige Kilometer nördlich des Ortes findet man z. B. Nummuliten; **b** Zugspitze: in unmittelbarer Nähe der Gipfelstation

on findet man z. B. fossile Meeresschnecken. Insets: *Arietites* (Ammonit) und *Thecosmilia* (Koralle), **c, d** Faltung von Sedimenten (Deckenüberschiebung) (**c**) und Profil nach anschließender Erosion (**d**)

EXKURS (Fortsetzung)

lebenden nahen Verwandten kommen vor allem in den lichtdurchfluteten Küstengewässern der Meere der Tropen und Subtropen vor. Man unterscheidet etwa 40 rezente Arten und 170 fossile. Unter den rezenten Formen ist wohl die Schirmalge *Acetabularia* die bekannteste. Eine Besonderheit der Dasycladales sind ihre Kalkausscheidungen, die einen massiven Panzer aufbauen können. Sie erlebten ihre erste Blütezeit im späten

Paläozoikum, nur etwa die Hälfte der Gattungen überlebte die Perm-Trias-Grenze. Eine zweite und dritte Entfaltung erfolgte in der Trias (an deren Ende wiederum viele ausstarben) und in der Kreide. Die Kreide-Tertiär-Grenze überstanden sie weitgehend unbeschadet; im frühen Alttertiär kam es sogar zu einer besonderen Entfaltung, im Oligozän folgte dann ein Niedergang, von dem sie sich bis heute nicht erholt haben.

für heutige Korallen so typisch sind, hatten sie praktisch nicht. Stattdessen ragten Dornen in den Hohlraum der 0,5–5 mm breiten Coralliten (Abb. 1-25 c). Querböden wurden immer dann eingezogen, wenn der Polyp ein wenig höher gewachsen war und sich dann aus dem unteren, älteren Stockwerk in das obere, neue begab. Der Formenreichtum der Tabulata war groß; man unterscheidet über 300 Gattungen, wobei nicht ganz sicher ist, in welchem Umfang einige diagnostisch verwendete Merkmale erst nach dem Tod (=diagenetisch) eintraten. Tabulata besiedelten ausschließlich Schelfbereiche und Kontinentabhänge; z.B. gab es rheinisch-ardennische Riffe (Abb. 2-30). Wie heutige Riffkorallen lebten sie bevorzugt in Äquatornähe. Sie sind zweifellos eine der erfolgreichsten Tiergruppen des älteren Paläozoikums. Eine verbreitete und dominierende Gattung war *Favosites*. Bekannt ist auch die „Kettenkoralle“ *Halysites* (Abb. 2-16 d) mit ihren zylindrischen bis ovalen Coralliten. Im Ordovizium und Silur war sie sehr weit verbreitet.

Stromatopora (**Stromatoporoidea**) sind marine, sessile und koloniale Organismen, die seit dem Kambrium bekannt sind. Bis zum mittleren Devon – als sie ihren Höhepunkt erreichten – waren sie in flachen, strömungsreichen Meeresgebieten verbreitet und eng mit Algen und Korallen assoziiert. Oberflächlich ähnelten sie Tabulaten. Ihre systematische Zuordnung ist unsicher: Sie werden heute von vielen Autoren zu den Porifera, von anderen zu den Cnidaria gestellt. Typischerweise haben die Stromatoporoi-

dea ein Kalkskelett mit vertikalen und horizontalen Strukturelementen (Abb. 2-17 a) und bilden unregelmäßig geformte, im Prinzip halbkugelige Blöcke, die 2 m Durchmesser und 1 m Höhe erreichen konnten. Manche Strukturelemente (Latilaminae, Laminae) werden als Hinweise auf Wachstumsperioden gewertet. Bei einigen Formen finden sich an der Oberfläche sternförmig verzweigte Kanäle (Astrorhizae), die als Ausführgänge interpretiert werden. Die schwedische Ostsee-Insel Gotland ist durch eine besondere Fülle von silurischen Stromatoporen gekennzeichnet, und in den devonischen Riffen des Rheinlandes (Kap. 2.2.4.2) spielten sie ebenfalls eine wichtige Rolle. Eine bekannte und gleichzeitig besonders alte Gattung ist *Pseudostylo-dictyon* (aus den Staaten New York und Vermont in Nordamerika). Stromatoporen geben uns noch manches Rätsel auf. Nach verbreiteter Ansicht starben sie im Devon fast aus, erlebten jedoch im Jura eine weitere Entfaltung und verschwanden Ende des Paläogens. Einige Autoren halten sie für noch existent und verweisen auf die Ähnlichkeit mancher rezenten Schwämme (*Astrosclera*, *Calcifimbrospongia*) mit Stromatoporen.

2.2.2.2

Weitere Meeresorganismen im Ordovizium

Schnecken, Muscheln und Cephalopoden sind weitere wichtige Gruppen, die im Ordovizium arten- und individuenreicher wurden.

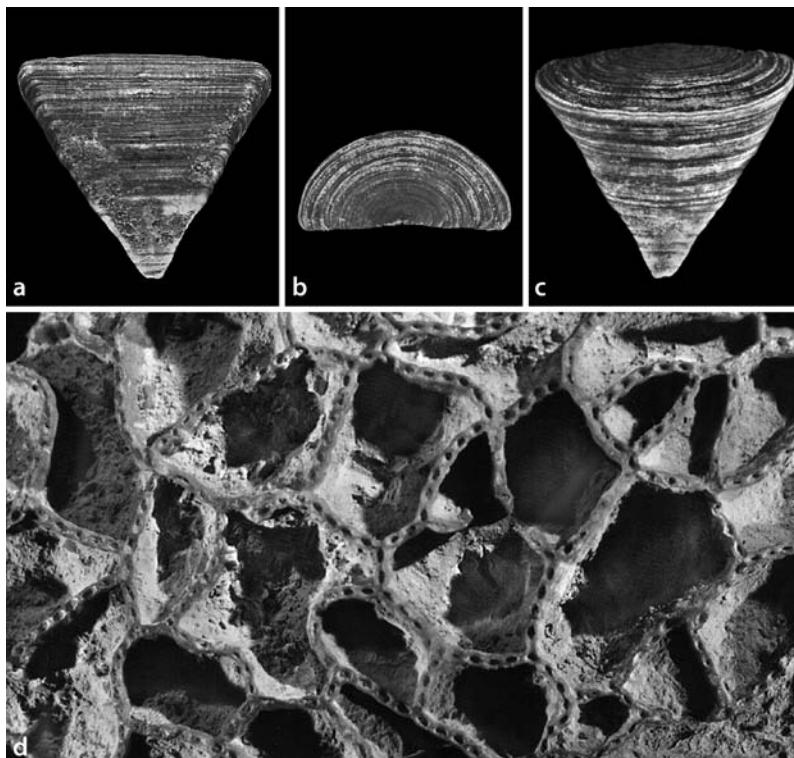


Abb. 2-16 a-d. Paläozoische Korallen. **a-c** *Calceola* (Rugosa), **a** Ansicht von der Unterseite, **b** Ansicht des Deckels, **c** Ansicht von der Oberseite. Die Länge des Fossils beträgt 3 cm. **d** *Halysites* (Tabulata)

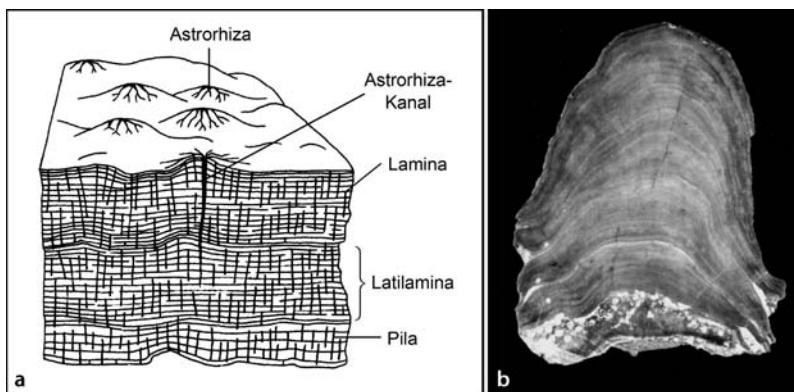


Abb. 2-17 a, b. Stromatoporen. **a** Schematische Darstellung eines Ausschnittes. Mehrere horizontale Schichten (Laminae) bilden eine Latilamina. Senkrecht dazu verlaufen dünne Pilae und dicke Astrorhiza-Kanäle. **b** Angeschliffener Stromatopore aus dem Silur der schwedischen Insel Gotland, auf einer tabulaten Koralle festgewachsen

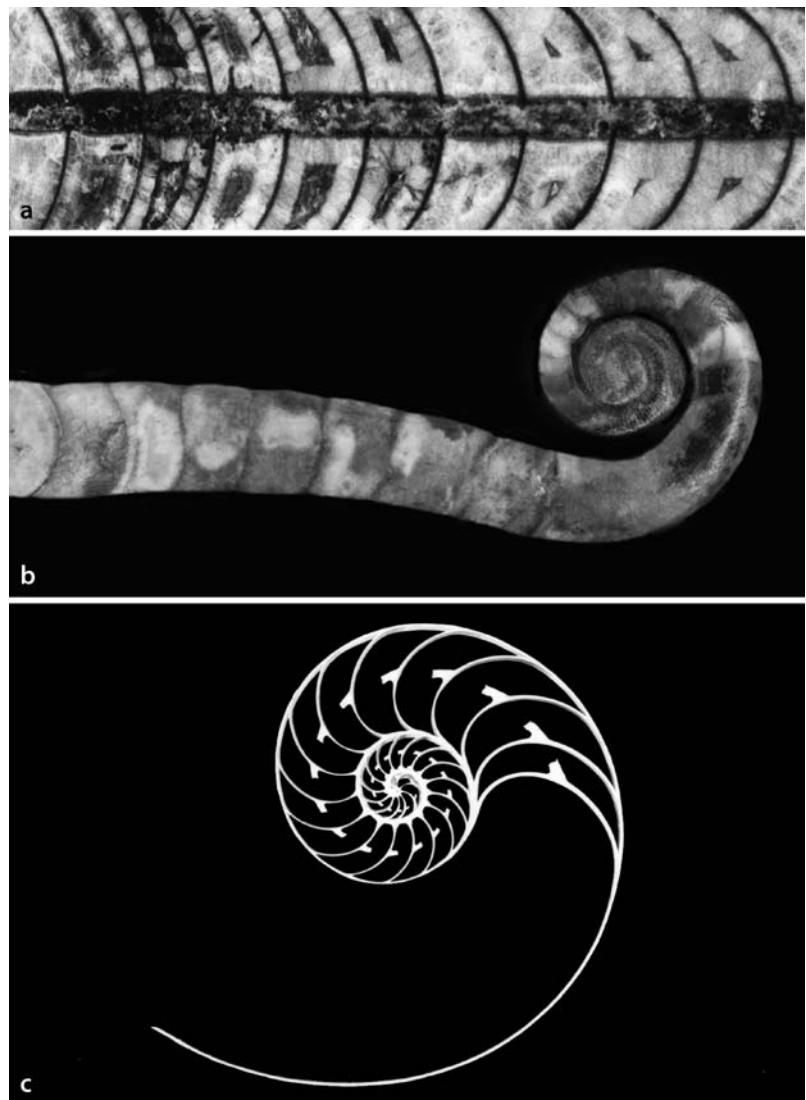
Unter den **Cephalopoda** sind die z. T. meterlangen Vertreter der Gattungen *Orthoceras*, *Actinoceras* und *Endoceras* zu nennen. In bis zu 9 m langen Kalkröhren lebten die Tiere in deren vorderem Bereich, während der hintere in gasgefüllte Kammern unterteilt war. Ob sich diese Riesenformen im freien Wasser schwimmend bewegten oder am Meeresboden krochen, wissen

wir nicht mit Sicherheit. Alle erwähnten Gattungen gehören zu den **Palcephalopoda**.

Palcephalopoda (= **Tetrabranchiata**) umfassen die **Nautiloidea** im weiteren Sinne, von denen sich bis heute noch eine Gattung als „lebendes Fossil“ gehalten hat (Abb. 2-77f). **Palcephalopoda** besitzen gekammerte Gehäuse (Abb. 2-18 a-c).

Abb. 2-18 a–c. Palcehalopoda.

a Michelinoceras vom *Orthoceras*-Typ mit Siphunkel, b *Lituites*, c *Nautilus*



Die zuletzt gebaute, nach außen offen Kammer ist die Wohnkammer, alle davor entstandenen Kammern (Phragmokon) sind zwar durch einfach gebaute, leicht gewölbte Scheidewände getrennt, stehen jedoch über einen Gewebestrang (Siphunkel) miteinander in Verbindung, der bis in die zuerst gebildete Kammer (den Protoconch) zieht. Bei *Orthoceras* liegt er zentral, bei *Endoceras* in randlicher (ventraler) Position. Über den Siphunkel kommt es zum Stoffaustausch: Die jeweils neueste Kammer wird zu-

nächst mit Flüssigkeit gefüllt, dann mit Gas. Die hintereinander liegenden Gaskammern dienen dem Tier dann als hydrostatisches Organ. In der Paläontologie wird der Siphunkel „Siphon“ genannt.

Palcehalopoden besitzen ein relativ großes Embryonalgehäuse (meist über 1 cm Durchmesser), was mit der Produktion von wenigen dotterreichen Eiern in Zusammenhang gebracht wird. Palcehalopoda gibt es seit dem Kambrium, im Ordovizium fand jedoch eine starke Ent-

faltung statt. Anfangs waren ihre Gehäuse gerade (z.B. *Orthoceras*, *Michelinoceras*, Abb. 2-18 a); geologisch jüngere Formen sind in wechselndem Maße (z.B. *Lituites*, Abb. 2-18 b) oder völlig eingekrümmt (z.B. *Germanonautilus*, Abb. 2-49; *Nutilus*, Abb. 2-18 c). Von manchen Formen kennt man Massenvorkommen (Orthoceren-Schlachtfelder; *Michelinoceras* in Marokko, *Lituites*-Kalk auf der schwedischen Ostsee-Insel Öland).

Unsicher ist die Zuordnung der **Tentaculita** (Abb. 2-19) zu den Mollusken. Sie lebten vom Ordovizium bis zum Devon. Ihre kleinen, spitzkegelförmigen Gehäuse bestehen aus Kalk; ihr Anfangsteil ist meist durch Querwände gekammert, ihre Oberfläche skulpturiert. Über die Lebensweise der Tentaculita wissen wir wenig; ihre Gehäuse sind bisweilen in großer Dichte zu finden (Tentaculiten-Schiefer).

Auch **Echinodermata** waren nicht selten (Abb. 2-14). Den Seeigeln fehlte noch der typische starre Panzer. Auch See- und Schlangensterne sind erstmalig im Ordovizium zu finden. Auffällig ist, dass die meisten Tiergruppen des Ordoviziums noch auf dem Boden (epibenthisch) oder im freien Wasser (pelagisch) lebten, jedoch kaum im Boden (endobenthisch). Man nimmt an, dass die Sedimente sauerstoffarm waren und nur wenige Tiere anoxybiotisch leben konnten.

Eine Ausnahme stellen die sich im Ordovizium stark entwickelnden Muscheln dar, die allerdings über Siphonen mit der Oberfläche in Verbindung standen. Sie traten nun in großer Formenfülle auf und waren großräumig im Meer verbreitet. Ihre Stellung im Ökosystem war durchaus schon der heutigen vergleichbar. Besonders wichtige Leitfossilien des Ordoviziums sind die articulate Brachiopoden, die Graptolithen und die Conodonten.

Während sich im älteren Ordovizium noch häufig schlosslose **Brachiopoda** finden (z.B. *Acrothele* und *Lingulella*), werden später die articulate, kalkschaligen, schlosstragenden Brachiopoden dominierend (*Orthis*, *Dalmanella*, *Strophomena*). Diese mit einer dorsalen (=Armklappe) und einer ventralen Schale (=Stielklappe) versehenen Suspensionsfresser existieren noch heute.

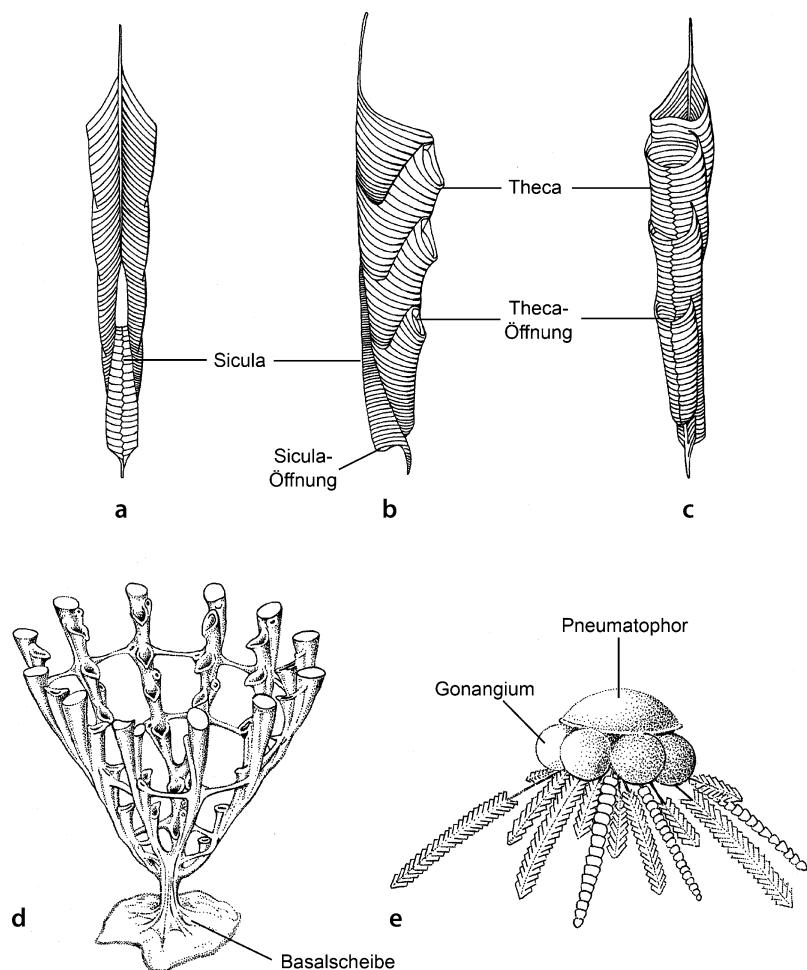
Die **Graptolitha** (Abb. 2-20) sind seit dem Ordovizium bekannt, für das sie – wie auch für das Silur – wichtige Leitfossilien darstellen; sie waren allem Anschein nach den Pterobranchiern nahestehende koloniale Strudler. Man nennt sie in ihrer fossilisierten Form auch Schriftsteine, weil sie auf Schiefergestein wie Schriftzeichen aussehen (Abb. 1-26 f). Sie gehören zu den häufigsten Fossilien des Ordoviziums. Ihr Aussehen



Abb. 2-19. Tentaculiten und Brachiopoden (Spiriferiden) aus dem Devon der Ukraine

Abb. 2-20 a–e. Graptolithen.

a–c Ausschnitte einer Kolonie, von verschiedenen Seiten betrachtet. Jede Kolonie wurde von einem Tier in einer Anfangskammer (Sicula) begründet. Durch asexuelle Fortpflanzung kamen weitere Tiere hinzu, die in je einer Theca lebten. d Rekonstruktion einer sessilen Kolonie, die mit einer Basalscheibe am Substrat festgeheftet war; e Rekonstruktion einer schwimmenden Kolonie (*Glossograptus*) mit „Schwimmblase“ (Pneumatophor) und Gonangien-Ring



erinnert auch ein wenig an Laubsägeblätter. In jedem „Zahn“ (=Theca) lebte ein Einzeltier mit einem Tentakelkranz. In Deutschland findet man sie vor allem in Sachsen, Thüringen, im nördlichen Bayern, im Harz sowie im Rheinischen Schiefergebirge. Graptolithen-Kolonien konnten stabförmig, spiralförmig oder verzweigt sein und über 1 m Länge erreichen. Von einigen kennt man – ähnlich wie von Staatsquallen – zu Gasblasen (Pneumatophoren) und zu Geschlechtstieren (Gonangien) umgewandelte Individuen (Abb. 2-20e). Die Entwicklung der Graptolithen begann mit festsitzenden Formen (Abb. 2-20d), später erfolgte eine Radiation der schwimmenden Kolonien (Abb. 2-20e). Da sie sich relativ rasch

in gut unterscheidbare Formen differenzierten, kann man mit ihrer Hilfe eine vergleichsweise feine Unterteilung von Sedimentlagen vornehmen. Schon Altersunterschiede von einigen hunderttausend Jahren werden erkennbar, was für geologische Zeiträume im Paläozoikum etwas Besonderes ist. Die schwimmenden Kolonien trieben anscheinend oberflächennah durch die Meere und wurden so weit verbreitet. Nach ihrem Tod sanken sie ab und wurden stellenweise in großen Mengen fossilisiert. Graptolithen sind meist „kohlig“ erhalten, und ihre Abdrücke glänzen auf der Oberfläche dunkler, toniger Gesteine. Im Devon starben die pelagischen Graptolithen aus, im Karbon die sessilen.

Das Klima entlang einem äquatorialen Gürtel führte zur Entfaltung zahlreicher neuer Wirbellosen-Gruppen, v. a. unter den Kalkschalern. Insgesamt ist die Fauna des Ordoviziums reicher als die des Kambriums. Paläontologen unterscheiden über 400 verschiedene Taxa von Familienrang, gegenüber etwa 150 im Kambrium.

Die Entwicklung der Pflanzen ist durch die Entfaltung der Kalkalgen gekennzeichnet; das Festland war noch weitgehend unbesiedelt. Kalkbildende Grünalgen drangen bis ins Brackwasser ein, im Plankton dominierten noch die Acritarchen. Ordovizische Sedimentgesteine sind in Mitteleuropa in größerem Umfang anzutreffen als kambrische und kommen von Nordrügen bis zum Erzgebirge vor.

Das Ordovizium ging mit einem der größten Massenaussterben der Tiere des gesamten Phanerozoikums zu Ende. Es war der erste von mindestens fünf dramatischen Einbrüchen im Phanerozoikum. In manchen Regionen starb über die Hälfte der Brachiopoden- und Bryozoen-Gattungen aus, etwa 100 Familien mariner Organismen überlebten die Ordovizium-Silur-Grenze nicht. Besonders betroffen waren die tropischen Riffgemeinschaften mit Stromatoporen, Tabulaten und Bryozoen. Auch Trilobiten, Nauiloiden, Brachiopoden, Graptolithen, Crinoiden und Conodonten wurden stark dezimiert. Als wesentliche Ursachen werden eine Abkühlung der Meere (spät-ordovizische Eiszeit; s. den folgenden EXKURS) und eine spätere Erwärmung angesehen.

EXKURS

Massenaussterben

Man schätzt, dass im Laufe der Evolution über 90% – vielleicht über 99% – aller einmal entstandenen Arten wieder verschwunden sind. Ob es sich bei diesem Aussterben um einen mehr oder weniger kontinuierlichen Prozess handelt oder ob Zeiten gleichmäßigen, langsamen Aussterbens von Katastrophen abgelöst wurden, ist nicht in allen Fällen klar erwiesen. Die Existenz einiger Episoden extremen Massenaussterbens gilt jedoch aufgrund geologischer, paläontologischer und biologischer Befunde als gesichert.

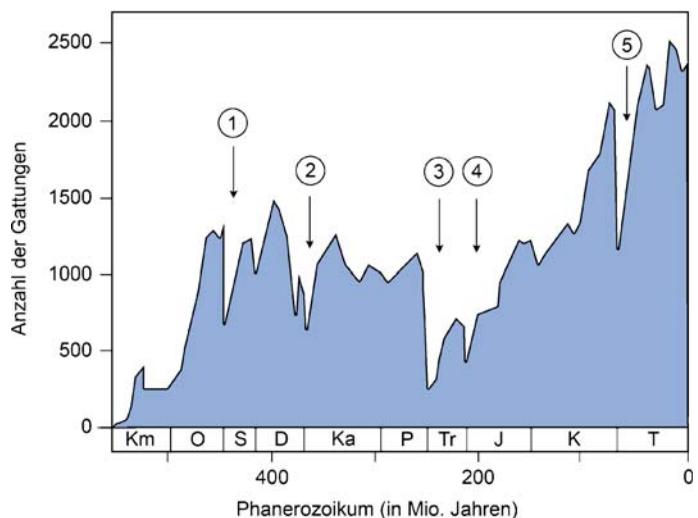
Abgesehen von der heutigen, in großem Maßstab erfolgenden Ausrottung von Tier- und Pflanzenarten durch den modernen Menschen (S. 497) haben im Phanerozoikum mindestens fünf Massenaussterben von globalem Umfang stattgefunden (Abb. 2-21): im späten Ordovizium (vor 440 Mio. Jahren), im Oberdevon (vor 360–370 Mio. Jahren), am Ende des Perm (vor gut 250 Mio. Jahren), am Ende der Trias (vor etwa 200 Mio. Jahren) und an der Kreide-Tertiär-Grenze (vor 65 Mio. Jahren).

Massenaussterben erfolgten im Allgemeinen nicht „auf einen Schlag“, sondern haben sich über eine gewisse Zeit erstreckt. Sie haben gemeinsam, dass nach diesen Ereignissen freier Lebensraum entstanden war, der von anderen Organismen genutzt werden konnte. Besonders deutlich tritt uns das nach der Katastrophe an der Kreide-Tertiär-Grenze vor Augen: die Säuger übernahmen die Rolle der großen Reptilien. Die fünf Massenaussterben bedeuteten also nur Einschnitte im Lebensstrom; auf die Dezimierung erfolgte jeweils eine starke Diversifizierung.

Alle fünf Massenaussterben sind durch große Verluste der im freien Wasser und am Boden lebenden Meerestiere gekennzeichnet. Der größte Einschnitt erfolgte Ende des Perm, als etwa 50% der marinen Wirbellosen-Familien verschwanden und wohl über 80% (nach manchen Autoren über 90%) aller Arten. Neuere Untersuchungen zeigten, dass es im Paläozoikum und im Mesozoikum außer den fünf Massenaussterben weitere Phasen des Aussterbens in großem Ausmaße gegeben hat.

EXKURS (Fortsetzung)

Abb. 2-21. Aussterberaten mariner Organismen, die aufgrund ihres Skeletts leicht fossilisieren. Die Pfeile 1–5 zeigen die Massenaussterben im Phanerozoikum. Die Buchstaben bezeichnen Perioden in der Erdgeschichte. Nach Sepkoski (2002)



Über die vermuteten Ursachen wurde viel nachgedacht und geschrieben; die Beweislage ist allerdings keineswegs eindeutig, und allem Anschein nach gibt es nicht eine Ursache für alle Massenaussterben. Grundsätzlich kommen viele verschiedene Faktoren in Frage, in erster Linie wohl Vulkanismus und Meteoriteneinschläge. Große Bedeutung können auch Klimaschwankungen haben. Vergletscherung und Bildung von Inlandeis in den Polarregionen haben zur Folge, dass der Meeresspiegel sinkt und dass Schelfgebiete trockenfallen (Regression des Meeres). Das bedeutet Zurückziehen oder Aussterben von marinen Flachwasserorganismen und Vorrücken von Landflora und -fauna. Auf dem Höhepunkt der letzten Eiszeit, vor ca. 20 000 Jahren, lag der Meeresspiegel über 100 m unter dem heutigen. Wo heute vor Nordost-Australien das Große Barriereriff mit seiner reichen Organismenwelt als das größte Bauwerk des Känozoikums steht, konnten sich damals australische Ureinwohner trockenen Fußes fortbewegen und Beuteltiere jagen. Auch in der Mitte des Oligozän (vor etwa 30 Mio. Jahren) hat es einen Meeresspiegel-Tiefstand

gegeben, jedoch kein Massenaussterben. Gleichermaßen gilt im Prinzip für die längste und vermutlich auch kälteste Eiszeit, die **Gondwana-Vergletscherung** (Karbon-Perm), die kaum von Aussterbe-Ereignissen begleitet war.

Kommt es zum Abschmelzen des Eises, steigt der Meeresspiegel und weite Landgebiete werden überflutet (Transgression des Meeres). Das war im extremen Maße der Fall Ende des Erdaltertums und Ende des Erdmittelalters. Beide Ären schlossen mit Massenaussterben ab.

Das Massenaussterben Ende Ordovizium, welches bis zu drei Viertel aller Meeresorganismen erfasste, wird mit einer dramatischen Abkühlung in Verbindung gebracht, die sehr rasch eingesetzt hatte. Die große Landmasse Gondwana, zu der auch Afrika gehörte, lag zu dieser Zeit auf der Südhemisphäre, weswegen dieses Eiszeitalter auch Sahara-Vereisung genannt wird. Umfangreiche kontinentale Vereisung sorgte für weiteren Temperaturrückgang. Im Zuge der Vereisung kam es äquatorwärts zu einer Konzentration vieler Organismen und schließlich zum umfangreichen Aussterben. Einige Jahrhundertausende später



EXKURS (Fortsetzung)

folgte eine rasche Erwärmung, die eine zweite Episode des Aussterbens bedingte.

Zum späten Devon gab es mehrphasige Klimaschwankungen, verbunden mit eustatischen Schwankungen des Meeresspiegels und auch Meteoriteneinschlägen. Dann erfolgte eine weitere Vereisung in Gondwana, dieses Mal mit dem Schwerpunkt im heutigen Südamerika, welches nahe dem Südpol lag. Wiederum waren es die Meeresorganismen, vor allem die tropischen, die beeinträchtigt wurden. 70% wurden vernichtet. Riffgemeinschaften wurden dezimiert, und bis Ende des Paläozoikum erreichten sie nicht wieder die Bedeutung, die sie im Devon gehabt hatten. Besonders eindrucksvolle Riffe aus dem Devon finden wir im Nordwesten von Westaustralien, wo sich ein Barriereriff entlang dem Canning Basin über eine Länge von mehr als 300 km erstreckt. Aber auch das Rheinisch-Ardennische Gebiet beherbergt Reste devonischer Riffe und demonstriert den Umfang der Korallen-Stromatoporen-Riffe dieser Zeit sowie den Umfang des Massen aussterbens (**Abb. 2-30**).

Ende des Perm folgte das verheerendste Massenaussterben im gesamten Phanerozoikum. 80–90% aller marinen Tierarten starben im Laufe von etwa 1 Mio. Jahren aus. Tropische Formen waren besonders betroffen. Fusulinen und Trilobiten verschwanden vollständig, Crinoiden und Korallen entgingen dem Aussterben nur ganz knapp, am Land verschwanden etwa zwei Drittel der Amphibien und Reptilien. Auch diese Katastrophe wird mit einer Abkühlung in Verbindung gebracht. Im Oberperm war fast die gesamte kontinentale Erdkruste zu einem Kontinent vereinigt, der sich von Pol zu Pol erstreckte (**Abb. 2-47**). Beide Polarregionen waren vereist. Der Meeresspiegel war besonders niedrig, Flachmeergebiete wenig umfangreich. Ein erheblicher Teil der Kontinentschelfe war trockengefallen, und möglicherweise ist es durch umfangreiche Oxida-

tionen in diesen Gebieten zum Abfall der Sauerstoff-Konzentration in der Atmosphäre gekommen. Als weitere wesentliche Ereignisse werden Vulkanismus sowie umfangreiche Oxidation von Methanhydrat in den Meeren diskutiert. Seit dem Jahre 2004 wird zudem ein Meteoriten-Einschlag vor der Nordwestküste Australiens als Grund für dieses Massensterben in Erwägung gezogen.

Die Ursachen für das Aussterben Ende der Trias sind unklar. Erst wurde das Festland, dann das Meer heimgesucht. Die Labyrinthodontia verschwanden, die Therapsiden wurden abermals reduziert, im Meer verschwanden Conodonten und mehrere Gruppen von Meeresreptilien (z.B. Placodontia und Nothosauria).

Besonderes Aufsehen haben Veröffentlichungen erregt, die für die hohe Aussterberate an der Kreide-Tertiär-Grenze einen Meteoriten-Einschlag (oder mehrere) verantwortlich machen (Impakt-Hypothese nach „*impact*“=Aufprall). Als Beleg werden hohe Iridiumwerte in einem begrenzten Sedimentabschnitt dieser Zeit angegeben (Iridium-Anomalie; Iridium ist in gewisser außerirdischer Materie in höherer Konzentration vorhanden als in irdischen Gesteinen) und Veränderungen von Quarzen an verschiedenen Orten der Erdoberfläche, die auf hohe Drucke zurückgeführt werden. Diese Vorstellung wurde zum ersten Mal 1980 von Walter Alvarez publiziert und in der Folgezeit in vielen Veröffentlichungen diskutiert. Ein Jahrzehnt später entdeckte man nahe der Nordwestspitze der Halbinsel Yucatan (Mexiko) den Riesenkrater Chicxulub (Durchmesser 180 km) unter einer 400 m dicken Kalkschicht. Er wurde auf ein Alter von 65 Mio. Jahren datiert. Über einen längeren Zeitraum spielte auch Vulkanismus eine wichtige Rolle, z.B. in Indien, welches Asien noch nicht erreicht hatte (s. paläographische Karte im hinteren Umschlag). Man geht derzeit davon aus, dass Impakt(e) und Vulkanismus zu einer Verdunkelung und einer

EXKURS (Fortsetzung)

Abkühlung führten. Einschränkend muss allerdings gesagt werden, dass an der Kreide-Tertiär-Grenze nach heutigen Kenntnissen nicht alle Organismengruppen „auf einen Schlag“ ausgestorben sind. In der Tat hatte ein umfangreicher Aus-

sterbeprozess der Dinosaurier bereits mehrere Mio. Jahre vor Ende der Kreidezeit eingesetzt. Er beschleunigte sich in Nordamerika, als sich Säugetiere rasch entwickelten und von Asien nach Nordamerika einwanderten.

2.2.3 Silur

Die Mannigfaltigkeit der Organismen erreicht wieder das Niveau vor dem Aussterbe-Ereignis Ende Ordovizium. Korallen (Tabulata, Rugosa) und Stromatoporen bilden umfangreiche Riffe. Graptolithen nehmen in ihrer Bedeutung ab. Wirbeltiere entfalten sich; es gibt viele Agnatha und auch mit Kiefern versehene Fischgruppen (Gnathostomata), z. B. Acanthodii, die das Erdaltertum nicht überleben. In Brackwasserzonen leben besonders große Arthropoden, die bis 2 m langen Eurypterida. Die ersten Pflanzen besiedeln das Land. Kaledonische Gebirgsbildung.

ÜBERSICHT

Das **Silur**, welches nach dem keltischen Volksstamm der Silurer benannt wurde und einen Zeitraum von 28 Mio. Jahren umfasste, ist die kürzeste Periode des Paläozoikums. Es währtete von 444 bis 416 Mio. Jahre vor heute. Aus dieser Zeit kennen wir besonders viele Organismen aus Gesteinen im südlichen Schweden. Von hier wurden während der letzten Eiszeit Gesteine in den norddeutschen Raum transportiert, wo sie heute, z.B. in Kiesgruben, zu finden sind, einschließlich der in ihnen erhaltenen Fossilien (S. 114). Südskandinavien, aber auch Südgrönland und das Gebiet der Hudson Bay waren damals besonders warme Gebiete (zur paläogeographischen Situation s. Abb. 2-22). Zu jener Zeit entstanden in Nordamerika und Sibirien durch Verdunstung von Meerwasser umfangreiche Salzlager. Die häufigsten Gesteine sind Graptolithenschiefer, Brachiopoden-Mergel und Korallen- sowie Stromatoporen-Kalke. Mehrere marine Gruppen, die sich im Ordovizium entfaltet hatten und an dessen Ende fast ausgestorben, entfalteten sich im Silur abermals. Auffallend waren Riffkomplexe mit einem reichen tierischen Le-

ben: sie waren reicher entwickelt und größer als im Ordovizium (Abb. 2-23). Hauptriffbildner waren Anthozoa, insbesondere Rugosa und Tabulata, sowie Stromatoporen. Stromatoporen-Tabulaten-Riffe erhoben sich stellenweise etwa 10 m über den umgebenden Meeresgrund und konnten mehrere Kilometer Länge erreichen. Brachiopoden hatten Ende Silur/Anfang Devon ihre Blütezeit, z. B. mit Strophomenida, Rhynchonellida und Spiriferida. Dazu kamen auch Muscheln (die Brachiopoden zum Teil ersetzen) und Schnecken sowie Moostierchen und Seelilien. Das nördliche Europa lag im Bereich des Äquators; daran erinnert zum Beispiel die Insel Gotland, die aus Riffkomplexen besteht. Die auffälligste Radiation betrifft die Graptolithen. Da die einzelnen Arten meist nur eine kurze Lebensdauer besaßen und weit verbreitet waren, eignen sie sich, wie schon im Ordovizium, sehr gut als Leitfossilien. Die Trilobiten jedoch gehen weiter zurück.

Nach der ordovizischen Eiszeit, die eine globale Regression der Meere bewirkt hatte, war der Beginn des Silur durch eine Transgression markiert. In Silur und Devon war der Meeresspiegel welt-

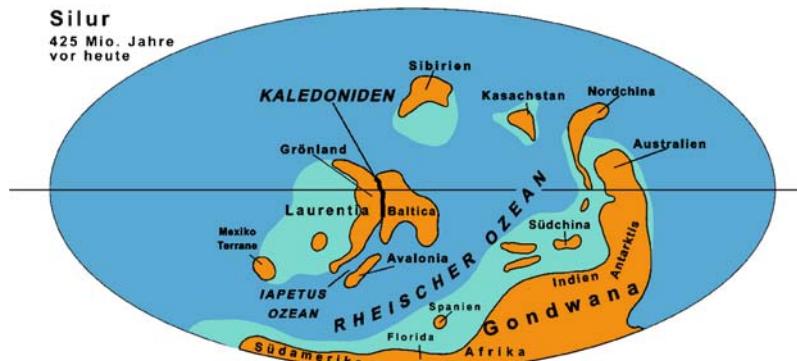


Abb. 2-22. Die paläogeographische Situation im Silur: Baltica ist weiter nach Norden gedriftet und liegt jetzt in äquatorialen Breiten. Im heutigen Skandinavien wachsen tropische Riffe. Es kommt zu einer Kollision von Laurentia und Baltica. Dabei entsteht das kaledonische Gebirge (die Kaledoniden), dessen Deckenbau in Skandinavien und den Ap-

palachen erhalten geblieben ist. Der Mikrokontinent Avalonia, von Gondwana abgetrennt, liegt südlich von Laurentia. Der Rheische Ozean trennt Gondwana, Laurentia-Baltica, Sibirien und Kasachstan voneinander. Nach Scotese, Wertel (2006)

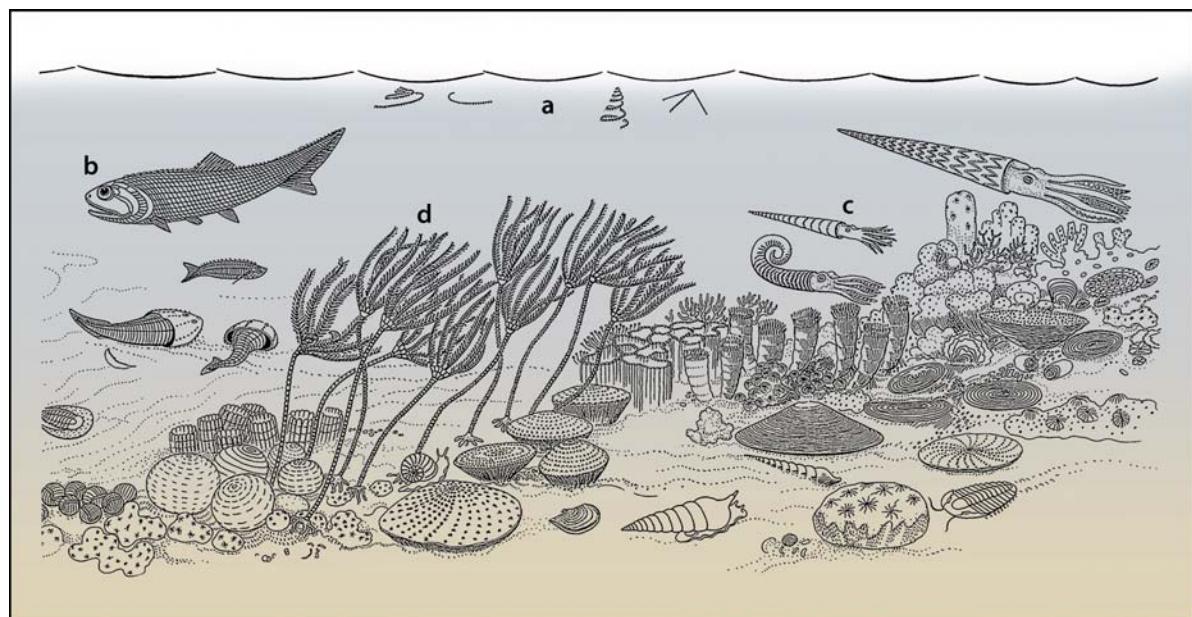


Abb. 2-23a-d. Das Meer im Silur. Im freien Wasser lebten **a** Graptolithen (z. B. *Monograptus* und *Linograptus*), **b** diverse Panzerfische und **c** Cephalopoden. Am Boden wuchsen Seelilien (z. B. **d** *Laubocrinus*), verschiedene koloniale

Korallen (z. B. *Halysites* und *Favosites*) und Einzelkorallen (z. B. *Entelophyllum*). Berühmte Fundstelle: Gotland, Schweden. Nach Schäfer, Senckenberg-Museum (2000)

weit ziemlich hoch. Es kam zu großräumiger Sedimentation unter häufig sehr geringer Wasserbedeckung, doch finden sich beispielsweise im Devon des Rheinischen Schiefergebirges auch ausgesprochene Tiefwassersedimente. Eine einschneidende Neuerung im Silur sowie im anschließenden Devon war die Eroberung des freien Wasserkörpers, des Pelagials, durch mehrere Tiergruppen. Bisher war im Wesentlichen die Bodenzone, das Benthal, besiedelt worden.

Die gegen Ende des Silur erfolgende Hauptfaltung der **kalidonischen Gebirgsbildung** führte zum Entstehen ausgedehnter Festlandbereiche, die zum Siedlungsraum für Skorpione, Spinnen, Tausendfüßer und vor allem für Gefäßpflanzen wurden. Zu den ersten Tieren, die im Silur das Land eroberten, gehören die **Euthycarcinoidea**. Sie haben eine gewisse oberflächliche Ähnlichkeit mit Schaben, ließen jedoch auf 11 Beinpaaaren. Sie sind beispielsweise aus Australien bekannt, jüngere Formen auch aus Frankreich, und gelten als Vorläufer von Insekten. Unter den Arthropoden spielen nach wie vor Trilobiten eine wichtige Rolle, außerdem **Ostracoda**. Letztere bildeten lokal in Flachmeeren Steinkomplexe, z.B. Leperditien- und Beyrichien-Kalk von Gotland. Die glattschalige *Lepidita* und die skulpturierte *Beyrichia* umfassen mehrere Zentimeter lange Formen. Sie sind Leitfossilien für die Zonierung der Schichten und für deren interkontinentale Parallelisierung.

Wichtige Faunenelemente sind außerdem die bis etwa 2 m langen **Eurypterida** (Abb. 2-24); viele besaßen große Scheren, mit denen sie ihre Beute greifen konnten. Sie erschienen im Ordovizium, existierten bis ins Devon und trugen vermutlich zur Ausrottung nicht gepanzerter Lebewesen bei. In Silur und Devon erreichten sie ihre größte ökologische Bedeutung. Aus ihrer weiteren Verwandtschaft haben sich bis heute die Xiphosura erhalten (S. 206, Abb. 2-77 e). Die Eurypterida waren ursprünglich marine Organismen; gegen Ende des Silur lebten sie jedoch bevorzugt im Süßwasser.

Nautiloidea differenzierten sich und umfassten außer mehrere Meter langen gestreckten Formen („Orthoceren“) Gattungen mit gekrümmter Schale (*Cyrtoceras*) und völlig eingerollte wie den rezenten *Nautilus*.

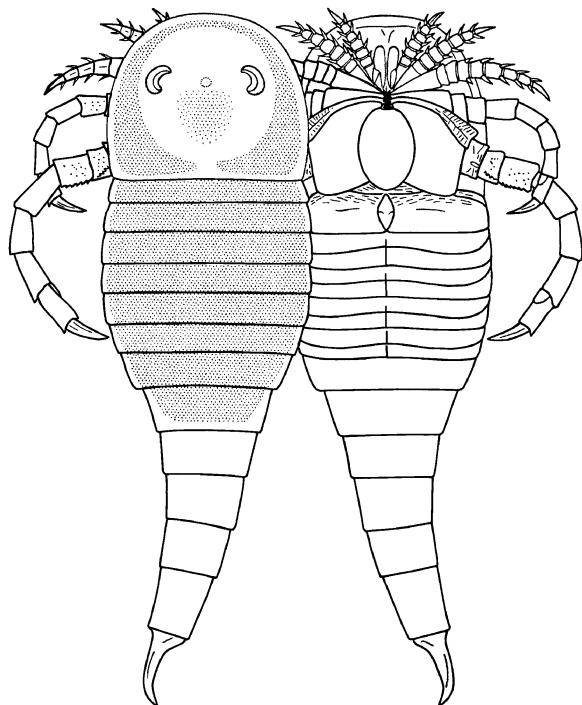


Abb. 2-24. Eurypterida („Seeskorpione“): Dorsal- (*links*) und Ventralansicht (*rechts*) von *Moselopterus* (Devon, bei Alken an der Mosel gefunden). Nach Störmer (1974)

Die rein fossile Echinodermengruppe der **Cystoidea** ging zurück und wurde z.T. von den **Cri- noidea** abgelöst. Diese erreichten eine bis ins Perm andauernde Artenmannigfaltigkeit. Ihre Stielglieder waren regionenweise gesteinbildend. An der Wende von Silur zu Perm lebten in einer geologisch kurzen Zeitspanne die **Scyphocrinoidea**. Diese langstieligen Seelilien hatten ihr Wurzelverankerungssystem zur Wurzelkugel umgestaltet, die als Schwimmboje diente. Damit hängt wohl ihre weite Verbreitung zusammen.

Neben **Agnatha** traten die ersten **Gnathostomata** auf, die 10–20 cm langen Acanthodii, aber auch viel größere Formen. Die Acanthodii trugen zahlreiche paarige Flossen mit spitzen Dornen. Kiefer, paarige Flossen und Schuppen erinnern schon an moderne Fische. Am Ende des Silur tauchten auch erste Placodermen (Panzerfische) auf. Sie sind ebenso wie die Acanthodier gnathostome Wirbeltiere.

2.2.3.1 Agnatha

Die Agnatha (Abb. 2-25) waren im Allgemeinen kleine Tiere. Außer den Kiefern fehlte ihnen wohl auch Knochengewebe im Innenskelett weitgehend. Sie trugen einen Knochenpanzer (worauf der alte Begriff Ostracoderma = Ostracodermata hinweist). Viele Agnatha lebten am Meeresboden oder gruben sich in das Substrat ein, z. B. die Gattungen *Hemicyklaspis*, *Thestes* und *Didymaspis*. Andere lebten freischwimmend, z. B. *Pteraspis* und *Rhyncholepis*. Die Agnathen des Silur sind zum Teil vorzüglich erhalten, so dass wir anhand von Serienschliffen sehr detaillierte Kenntnisse über ihren inneren Bau einschließlich Gehirn und Gleichgewichtsorgan haben. Die frühen Agnatha waren vorwiegend im Vorderteil gepanzert. Ihre Augen waren z. T. nach dorsal gerückt. Wie die Eurypteriden waren sie zunächst marin, dann limnisch. Die Agnatha sind

anscheinend eine Basisgruppe nicht näher miteinander verwandter Formen.

Zu den fossilen Agnathen zählen:

- **Heterostraci:** In die Nähe der Schleimaale gestellt, weil sie, wie die moderne *Myxine*, nur eine Kiemenöffnung haben. Da aber moderne Schleimaale der Gattung *Eptatretus* viele Kiemenöffnungen besitzen, ist die Situation von *Myxine* abgeleitet und kann nicht als Argument für die Verwandtschaft zwischen Schleimaalen und Heterostraci herangezogen werden, zumal sich jetzt gezeigt hat, dass die mit den Heterostraci verwandten Arandaspidida mehrere Kiemenöffnungen besaßen. Heterostraci besaßen feste knöcherne Kopfschilder (makromeres Hautskelett) und Einzelschuppen am Körper (mikromeres Hautskelett) sowie i. A. eine symmetrische Schwanzflosse. Sie lebten vom unteren Silur bis zum oberen Devon Nordamerikas, Europas und Nordasiens. *Errivaspis* (Abb. 2-25 a), *Torpedaspis* (Abb. 2-25 b). Im

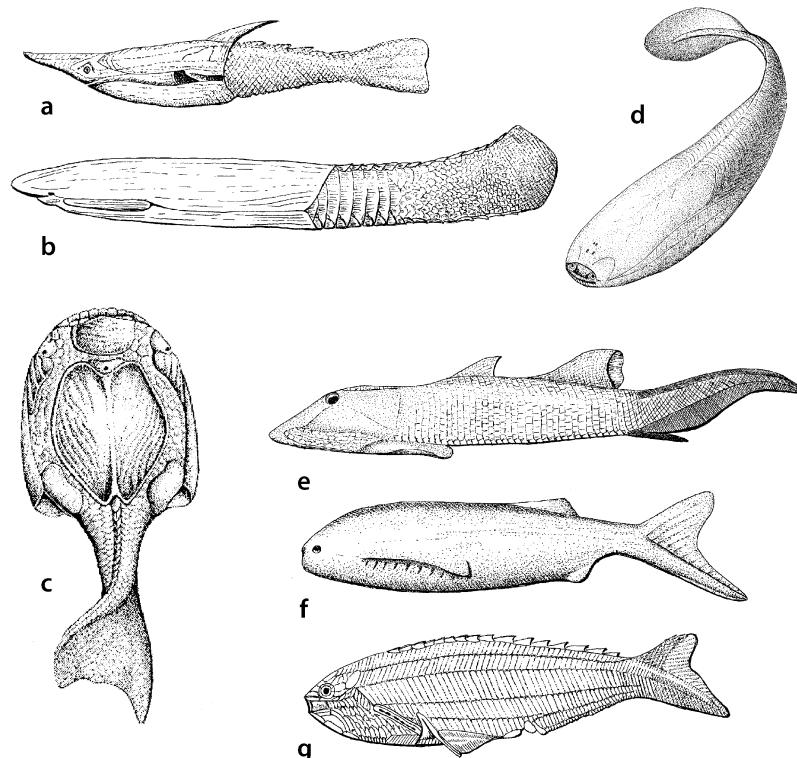


Abb. 2-25 a-g. Fossile Agnatha.

- a** *Errivaspis* (Heterostraci), Devon, Europa; **b** *Torpedaspis* (Heterostraci), Devon, Kanada; **c** *Drepanaspis gemuendensis* (Heterostraci), Devon, Hunsrück; **d** *Sacabambaspis* (Arandaspidida), Ordovizium, Bolivien; **e** *Ateleaspis* (Cephalaspidida = Osteostraci), Silur, Schottland; **f** *Loganellia* (Thelodonti), Silur, Schottland; **g** *Rhyncholepis* (Anaspida), Silur, Norwegen

Hunsrücksschiefer kommt *Drepanaspis gemuendenensis* vor (vgl. S. 119, Abb. 2-25 c).

- **Arandaspida:** Hierher gehören *Arandaspis* aus dem unteren Ordovizium Australiens und die sehr ähnliche *Sacabambaspis* (Abb. 2-25 d) aus dem oberen Ordovizium Boliviens. Auch sie besitzen einen festen knöchernen Kopfschild und einen von länglichen Einzelplatten bedeckten Körper. Schwanzflosse symmetrisch. Das gut erhaltene Material von *Sacabambaspis* zeigt, dass dieses Tier als einziges Wirbeltier paarige Pineal- und Parpinealorgane besaß, die vermutlich Lichtsinnesorgane darstellten.
- **Astraspida:** Kleine, den Heterostraci ähnliche Formen aus dem Ordovizium. Heterostraci, Arandaspida und Astraspida bilden eine Verwandtschaftsgruppe, die Heterostraci im weiteren Sinne.
- **Cephalaspida (= Osteostraci):** Diese Formen weisen einige Übereinstimmungen mit Neunaugen, aber auch mit Placodermen auf. Der Schwanz war heterozerk, eine Besonderheit sind zwei Brustflossen. In den großen Kopfschild waren Felder mit sensorischen Strukturen eingebaut, die mit dem Innenohr in Verbindung standen. *Ateleaspis* (Abb. 2-25 e).
- **Galeaspida:** Ähneln den Cephalaspida, besaßen aber keine Brustflossen. Z.T. bizarre Gestalt der Kopfschilde (*Sanchaspis*), viele Details der Nasenanatomie ähneln denen der Schleimaale. Unteres Silur bis oberes Devon, Funde aus China und Vietnam.
- **Thelodonti:** Meist flache, mit kleinen Schuppen bedeckte Formen, oder auch seitlich komprimierte Arten mit z.T. symmetrischen Schwanzflossen wie die frühen Heterostraci. Z.T. schräg aufsteigende Reihe von Kiemenöffnungen, wie bei Neunaugen und Anaspida. Bei den Funden aus dem Silur Kanadas war offensichtlich ein Magen vorhanden, der den rezenten Agnathen fehlt. *Loganellia* (Abb. 2-25 f). Silur, Devon.
- **Pituriaspida:** Mit Kopfschild, ähneln äußerlich den Galeaspida und Cephalaspida, mittleres Devon Australiens.
- **Anaspida:** Kleine, noch wenig bekannte, spindelförmige Fische. Unteres Silur bis oberes Devon Nordamerikas, Europas und Chinas.

Kein Kopfschild, einige anatomische Ähnlichkeiten mit Neunaugen und Cephalaspida. Einige Formen (*Pharyngolepis*) mit langer paariger Bauchflosse. *Rhyncholepis* (Abb. 2-25 g).

2.2.3.2

Pflanzen ragen in die Luft

Das Leben außerhalb des Wassers war im Silur noch spärlich entwickelt. Es erschienen die ersten Gefäßpflanzen auf dem Land, die Psilophytale mit den Rhyniales. Sie waren zunächst auf Sumpfgebiete beschränkt und überzogen das Festland mit einer immer größer werdenden Vielfalt. Psilophytale bedeutet „Nacktpflanzen“: Ihre Sprosse besaßen noch keine Blätter, echte Wurzeln fehlten ihnen auch noch. Ihre Sporangien befanden sich in endständiger Position. Die ältesten Sporen von Landpflanzen fand man bei Ölbohrungen in Libyen (*Ambitisporites*). Sie werden den Psilophyten zugeordnet.

Die erste mit Leitbündeln und Spaltöffnungen ausgestattete Landpflanze war *Cooksonia* (Abb. 2-26), die zu den Psilophytale gestellt wird; sie

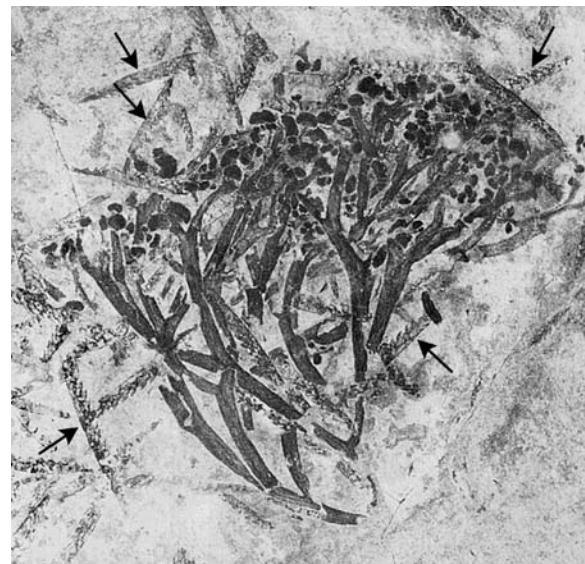


Abb. 2-26. *Cooksonia bohemica* (Silur, Böhmen) mit Graptolithen (Pfeile). Das abgebildete Stück ist der bisher vollständigste Fund dieser Gattung frühester Gefäßpflanzen. Nach Schweitzer (1990)

ist aus dem Silur der Britischen Inseln und Böhmens bekannt und hat ein Alter von etwa 420 Mio. Jahren. Das Landleben der Pflanzen brachte erhebliche evolutionäre Neuerungen mit sich: Epidermis mit Spaltöffnungen (Stomata) zum Gasaustausch und mit Cuticula (als Verdunstungsschutz), Wurzeln zur Verankerung, Stoffaufnahme und zum Transport, Leitgewebe mit Xylem aus Tracheiden zum Wasser- und Ionentransport sowie Phloem zum Transport organischer Stoffe, verschiedene Mechanismen, um die Biegungsstabilität des Pflanzenkörpers zu erhöhen (Lignin, Sklerenchym), Umhüllung der Gametangien (Archegonien und Antheridien)

und der Meiosporangien mit einem Mantel steriler Zellen. Entwicklung der Zygote zu einem Embryo im Schutze der Mutterpflanze, Meiosporen mit Sporopollenin-Innenwand, Reduktion der haploiden Gametophyten, heteromorpher Generationswechsel, diploide Sporophytengeneration mit Kormusbauplan (Achse, Wurzel, Blatt).

Am Ende des Silur erschienen bärappähnliche Gefäßsporenpflanzen, und mit der terrestrischen Vegetation entstanden Lebensraum und Nahrungsquelle für viele Tiere, z.B. Skorpione, Spinnen und Tausendfüßer, alles Formen mit Chitincuticula.

EXKURS

Eiszeitliche Geschiebe – Fenster in die Vergangenheit der nordischen Länder

Pleistozäne Eismassen haben im Verlauf von mehreren Vorstößen bis vor etwa 10 000 Jahren riesige Mengen von Gesteinen von ihrer ursprünglichen Lagerstätte im Norden, zum Beispiel in Skandinavien, dem Baltikum oder dem Ostseegrund, nach Süden transportiert und hier nach dem Abschmelzen wieder abgelagert. Solche Geschiebe bieten auf kleinstem Raum Gesteine (und Fossilien) unterschiedlichen Alters. Die Oberfläche Norddeutschlands und der Nachbarstaaten Niederlande, Dänemark und Polen wird zu großen Teilen von quartären Ablagerungen gebildet. Zwar hat das pleistozäne Eis mit seiner Schuttdecke den vorquartären Untergrund der genannten Gebiete unserem unmittelbaren Zugriff entzogen, aber andererseits Fossilien aus verschiedenen Erdzeitaltern herantransportiert. Man findet sie an oder vor Steilufern der Ostsee, in Kiesgruben, an Baustellen, auf Äckern und bei der Gartenarbeit. Wenn das Herkunftsgebiet der in Mitteleuropa gefundenen Geschiebe nördlich der Ostsee liegt, spricht man von Ferngeschieben; bei weniger weit im Norden gelegener Herkunft von

Nahgeschieben. Lokalgeschiebe stammen von eng begrenzten Aufragungen des Untergrundes in unmittelbarer Umgebung des Fundortes.

Geschiebe fanden schon in prähistorischer Zeit Verwendung, zum Beispiel beim Bau von Hünengräbern, die aus Findlingen (Großgeschieben) errichtet wurden. Im Mittelalter schrieb man Geschieben vielerorts magische Kräfte zu. Feuersteine mit einem Loch wurden als „Hühnergötter“ benutzt, um die Legeleistung von Hennen zu fördern.

Die wissenschaftliche Periode der Geschiebeforschung begann im 17. Jahrhundert mit der Frage nach Herkunft und Transport des Orthocerenkalkes (s.u.), der häufig an der Ostseeküste zu finden ist. Seine Nutzung als Baumaterial mittels schwedischer Importe führte über die Theorie der Rollsteinflut (Überflutungen sollten nordisches Gestein nach Norddeutschland transportiert haben) und die Drifttheorie (Eisberge sollten nordisches Gestein nach Norddeutschland transportiert haben) letztlich zur Glazialtheorie, welcher der schwedische Geowissenschaftler Otto Torell 1875 zum endgültigen Durchbruch verhalf.

EXKURS (Fortsetzung)

Torell hatte in Rüdersdorf bei Berlin Gletscherschrammen im anstehenden Muschelkalk gefunden, die auf harte Findlinge zurückgingen.

Mittlerweile ist die Geschiebeforschung Bestandteil vieler geowissenschaftlicher Disziplinen. Größte Bedeutung hat sie für die nordische Geologie. Durch die starke Erosionskraft des Eises können wesentliche Teile der Erdgeschichte des Ostseeraumes nur noch aus Geschieben ermittelt werden. Zeugnisse der ehemaligen Bedeckung blieben lediglich dort erhalten, wo sie geschützt waren, entweder durch vulkanische Decken (z.B. Kinnekulle), durch Einsenkung infolge eines Meteoriteneinschlags (z.B. Siljan-Ring) oder durch tektonische Einsenkung (Oslograben). Das im Oslograben anstehende, jedoch geringmächtige Karbon wurde z.B. erst nach entsprechenden fossilführenden Geschiebefunden entdeckt.

Zur Bestimmung von Alter und Herkunft sedimentärer Geschiebe werden häufig Mikrofossilien herangezogen. Dadurch können auch kleine Geschiebemengen genau datiert werden.

Für die Flachlandsgeologie spielen Lokalgeschiebe eine bedeutende Rolle, da der Untergrund von pleistozänen Ablagerungen völlig bedeckt ist. Ein bekanntes Lokalgeschiebe ist der Sternberger Kuchen (**Abb. 2-27 a**) aus dem Oligozän Mecklenburgs, aus dem mehr als 500 verschiedene Arten beschrieben wurden. Das Holsteiner Gestein (**Abb. 2-27 d**) enthält über 200 Mollusken-Arten und wurde früher im Raum um Plön als Grabschmuck verwandt.

Aus dem Paläozoikum finden sich insbesondere kambrische, ordovizische und silurische Fossilien. Die Kalkgeschiebe aus Ordovizium und Silur sind im Allgemeinen fossilreich. Zu den ältesten

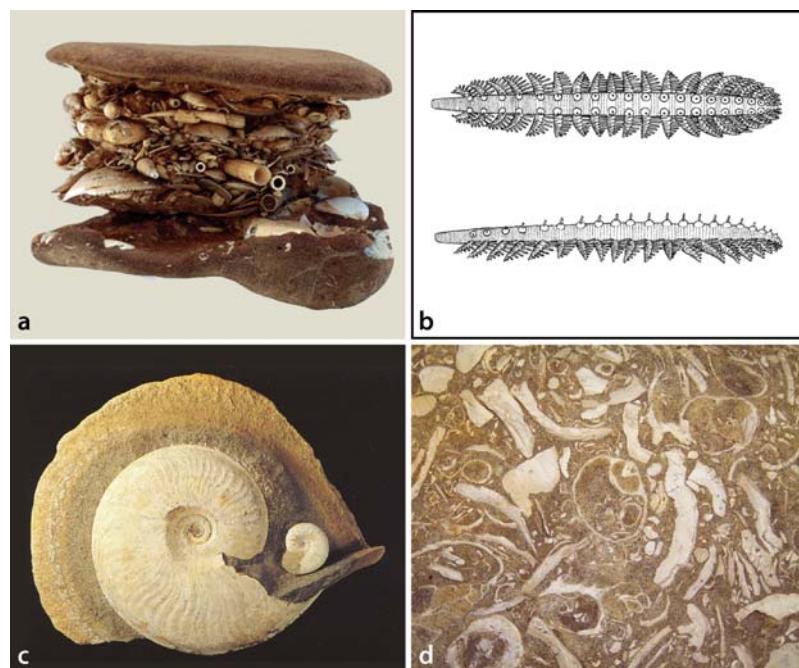


Abb. 2-27 a-d. Norddeutsche Geschiebe. **a** Sternberger Gestein, als „Mecklenburger“ angeordnet; **b** *Xenusia auerswaldae*, Dorsal- und Lateralansicht; **c** Liaskugel mit Ammoniten (*Eleganticeras*); **d** Holsteiner Gestein. Photos: **a-c:** I. Hinz-Schallreuter

EXKURS (Fortsetzung)

Vertretern gehören die unterkambrischen Wohnbauten sedentärer Polychaeten (*Monocraterion*).

Am spektakulärsten ist das kambrische Fossil *Xenusion auerswaldae*, beim Umgraben eines Gartens in der Prignitz (zwischen Schwerin und Berlin) gefunden und von einigen Autoren als frühes Onychophor interpretiert (Abb. 2-27b). Am häufigsten findet man Trilobiten (z.B. *Paradoxides*) und auch die meistens zu ihnen gestellten Agnostida (Abb. 2-8a). Seltener ist der Volborthellen-Sandstein mit den gekammerten Gehäusen von *Volborthella*, einem frühen Cephalopoden. In grauen Sandsteinen findet man bisweilen Hyolithen (Abb. 2-11b), deren systematische Einordnung nicht sicher ist. Die häufigen Chitinozoa kann man bisher gar nicht einordnen. Es handelt sich um merkmalsarme, radiärsymmetrische Mikrofossilien (bis 1,5 mm) von flaschen- oder keulenförmiger Gestalt, die in Ordovizium und Silur des Ostseegebietes entdeckt wurden und in dieser Zeit in Europa besonders häufig waren.

Wegen ihres Umfanges hat man Kalkgeschiebe mancherorts (z.B. in Lausitz und Uckermark) zur Gewinnung von Mörtelkalk gebrannt, und Fossiliensammler haben sich nahe den Brennöfen auf die Suche nach frühen Lebensspuren gemacht.

Hauptvertreter der ordovizischen Geschiebe ist der Orthocerenkalk, der vielerorts zu Grabsteinen und Fußbodenbelägen verarbeitet wurde. Man findet ihn in dieser verbreiteten Form in Hafenstädten der Ostsee, aber auch in den Niederlanden als roten Gehwegbelag. *Ceratopyge*-Kalk enthält die auch im Ordovizium häufigen Trilobiten *Ceratopyge* und *Pliomera*; er ist oft besonders

bunt gefärbt. Verbreitet sind in Geschieben aus dem Ordovizium auch Graptolithen und Conodonten.

Silurische Gesteine erreichen in Schonen (Südschweden) 1000 m Mächtigkeit und auf Gotland über 600 m. Verbunden mit der außerdentlichen Zunahme der riffbildenden Rugosa und Tabulata findet man diese Korallen in Geschieben, dazu auch Graptolithengestein und Fische (Agnatha und Acanthodii). Ein besonders häufiges Silurgeschiebe ist der Beyrichienkalk (*Beyrichia*: 2–3 mm langer Ostracode) mit Trilobiten, Brachiopoden, Tentaculiten und vielen anderen, wobei die Beyrichien auch gesteinsbildend auftreten können. Leperditiengesteine enthalten bis bohnengroße Ostracoden (*Leperditia*).

Aus dem Zeitraum Devon bis Trias sind vergleichsweise wenig Geschiebe bekannt. Ein Grund liegt in der Fossilarmut der betreffenden Gesteine, die daher vielfach zeitlich nicht eingeordnet werden können. Aus dem unteren Jura sind die so genannten Liaskugeln mit dem in aragonitischer Perlmutterschicht erhaltenen Ammoniten (*Eleganticeras elegantulum*, Abb. 2-27c) berühmt. Aus Liaskugeln stammen auch zahlreiche Insektenfunde sowie Saurierknochen (z.B. des Ornithischiers *Emausaurus*, benannt nach der Ernst-Moritz-Arndt-Universität (EMAU) in Greifswald). Hervorzuheben sind auch die fossilreichen Mitteljura- oder Doggergeschiebe (Kellowaygeschiebe), die zahlreiche Mollusken, z.T. mit Schalenerhaltung und originaler Farbstreifung, enthalten. Auch in Kreidegeschieben findet man zahlreiche Fossilien (vgl. Rügen, Kap. 2.3.4.1).

2.2.4

Devon

ÜBERSICHT

Reich in Mitteleuropa repräsentiert: Dachschiefer im Hunsrück, Riffe im Rheinland. Rasche Entfaltung der Gnathostomata. Fische dominieren in Meer und Süßwasser und bringen Riesenformen hervor. Neben den meist langgestreckten Cephalopoden (Nautiloidea) gibt es jetzt auch zunehmend Formen mit aufgerolltem Gehäuse (Nautiloidea und Ammonoidea). Der Meeresboden wird weiterhin von Rugosa und Tabulata besiedelt. Auf dem Land entstehen komplexe Lebensgemeinschaften aus Pflanzen und Tieren. Insekten treten in Erscheinung. Die ersten Wirbeltiere besiedeln das Land: es entstehen die Tetrapoden. Ende Devon: Faunenschnitt.

Das **Devon** (416–359 Mio. Jahre vor heute) erhielt seinen Namen nach der südenglischen Grafschaft Devonshire, wo Gesteinsserien aus dieser Zeit ausgebildet sind. Allerdings gibt es andernorts devonische Gesteine mit sehr viel besser erhaltenen Fossilien, z.B. auch in den deutschen Mittelgebirgen. Sie wurden abgelagert, bevor hier im Karbon das variscische Gebirge (s. Exkurs, S. 99) entstand.

Das Devon war das Zeitalter des großen Nordkontinents (Old-Red-Kontinent, Abb. 2-28), an dessen Südrand bis 5000 m mächtige Sedimentschichten entstanden. Aus dieser Zeit stammt der Hunsrückschiefen, der in einer Meeresbucht mit sauerstoffarmem Tiefenwasser entstand. Umfangreiche Riffe, z.B. im Rheinischen Schiefergebirge (Exkurs, S. 120), sind ein Hinweis auf relativ hohe Temperaturen. Viele Formen wärmeliebender mariner Flachwasserorganismen hatten eine besonders weite Verbreitung.



Abb. 2-28. Die paläogeographische Situation im Devon: Avalonia – von Gondwana stammend – hat sich an Laurentia-Baltica angeschlossen (Akkretion). Es ist der Old-Red-Kontinent entstanden. Außer ihm liegen Sibirien, Kasachstan und Nordchina auf der Nordhalbkugel. Der Rheische Ozean trennt die Nordkontinente von Gondwana. Nach Scotese, Wertel (2006)

EXKURS

Hunsrück-schiefermeer: Einblicke in die marine Lebenswelt vor fast 400 Mio. Jahren

Im Devon war die Erde in der Verteilung der Kontinente und Ozeane völlig verschieden von dem uns vertrauten Bild des heutigen Globus (Abb. 2-28). Da eine zusammenhängende Pflanzen-decke auf den Kontinenten bis ins späte Devon noch nicht existierte, bewirkten Wind und Niederschlag eine intensive Abtragung, so auch von dem im Norden des heutigen Rheinischen Schiefergebirges liegenden Old-Red-Kontinent. Vorge-lagert war ein Schelfmeer, das nach Süden in ei-nen tieferen Meeresraum überging und in das Flüsse im Verlauf von 25 Mio. Jahren Abtragungs-schutt, Sand und Schlick transportierten.

Daraus wurde unter anderem der Hunsrück-schiefer, der schon zur Römerzeit abgebaut wur-

de und der heute aus dem Hunsrück und seiner Umgebung als Dachschiefer und Fassadenverklei-dung nicht wegzudenken ist. Auch zur Herstel-lung von Schieferfertafeln fand das Material Verwen-dung. In besonders typischer Ausbildung und mit vielen Fossilien findet man den Hunsrück-schiefer in einem Gebiet um die Orte Gemünden und Bundenbach (Abb. 2-29), nach denen zahlreiche Formen benannt wurden (z.B. *Gemuendina* und *Bundenbachia*).

Im Rahmen der Gewinnung und Verarbeitung dieses Schiefers wurden schon im 19. Jh. Fossilien gefun-den. Inzwischen hat sich das Gebiet als eine erdgeschichtliche Schatzkammer erwiesen, aus der man etwa 400 fossile Organismenarten kennt.

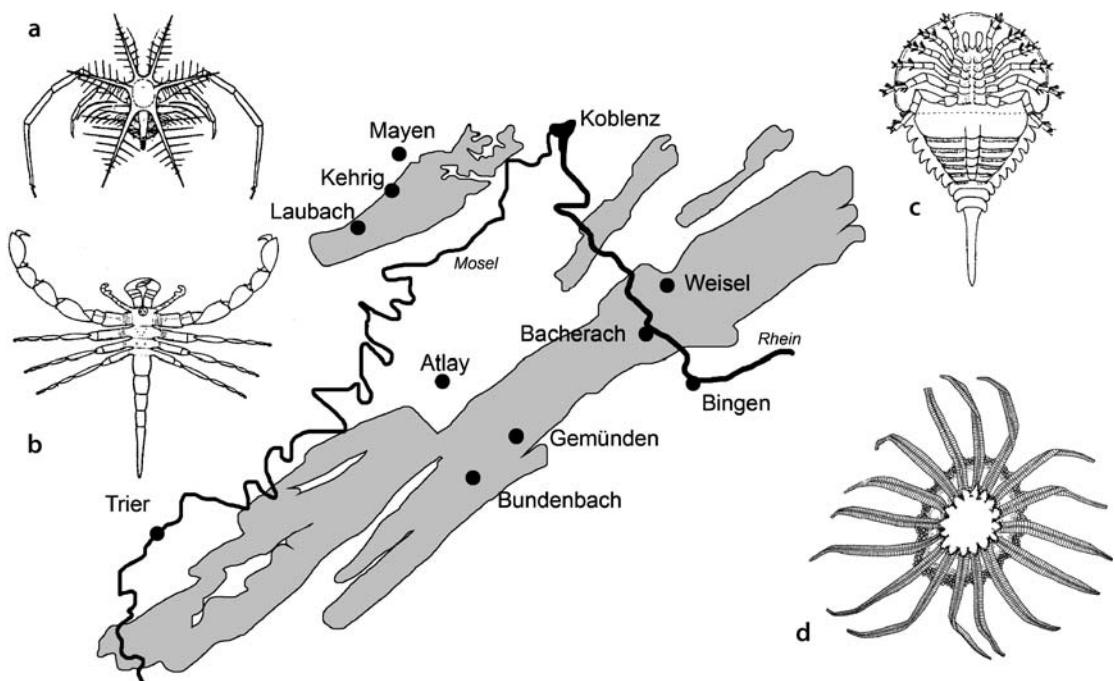


Abb. 2-29 a–c. Die Karte zeigt die heutige Verbreitung des Dachschiefers im Rheinischen Schiefergebirge. a *Mime-taster*, b *Palaeoisopus*, c *Weinbergina*, d *Helianthaster*

EXKURS (Fortsetzung)

Der Schlüssel zu dieser Schatzkammer liegt im Pyrit (FeS_2) und im Röntgengerät. Der Pyrit verdankt seine Bildung dem Schwefel in tierischen Geweben und Eisenionen aus dem anoxischen Sediment, das von anaeroben Bakterien besiedelt wurde, und da der Pyrit ein hohes Absorptionsvermögen für Röntgenstrahlen hat, lassen sich die Fossilien im Röntgengerät oft bis in feine Details darstellen. In Parapodien von Polychaeten sieht man Muskelzüge, an Seesternen erkennt man Ambulakralfüßchen, Trilobiten zeigen Mitteldarmdrüsen und den Verlauf der Nervenbahnen, die Komplexaugen und Gehirn verbinden.

Zu den Trilobiten gehört auch das häufigste Fossil des Hunsrückschiefers, *Phacops* (= *Chonetes*) *ferdinandi*. Als besonders auffällige Vertreter der Arthropoden sind außerdem der bizarre „Scheinstern“ *Mimetaster* (Abb. 2-29a) und der Krebs *Nahecaris* zu nennen. Aus dem Bereich der frühen Chelicerata lebte im Hunsrückschiefermeer der Pfeilschwanz *Weinbergina* (Abb. 2-29c). Als früher Pantopode wird *Palaeoisopus* (Abb. 2-29b) angesehen. Besonders bemerkenswert sind die vielen Echinodermen, z.B. die ausgezeichnet erhaltenen verschiedenartigen Seelilien (*Hapalocrinus*, *Taxocrinus*), See- und Schlangensterne (*Helianthaster* (Abb. 2-29d), *Furcaster* (Abb. 2-1) so-

wie Holothurien (*Palaeocucumaria*). Verbreitet waren Brachiopoden und Muscheln, aber auch Conularien, Goniatiten und Tentaculiten. Zwei Koralen-Gattungen, die solitäre *Zaphrentis* (Rugosa) und das koloniale *Pleurodictyum* (Tabulata) waren häufige Bewohner des devonischen Flachmeeres im Rheinland. Letztere bildeten polsterförmige Kolonien, die häufig einen S-förmigen „Wurm“ (*Hicetes*) umschlossen, der vielleicht ein Parasit war. Die Fischfauna umfasste Agnatha (kieferlose Wirbeltiere, s. S. 112), zum Beispiel *Drepanaspis gemuendensis* (Abb. 2-25c), der zu den Heterostriaci zählt. Die Art wurde nach der Ortschaft Gemünden genannt, ebenso wie die Gattung *Gemuendina* (Abb. 2-34g), ein rochenartig abgeflachter Placoderme, also ein Fisch, der zu den Gnathostomata (s. S. 124) zählt. Auch Lungenfische (*Dipnorhynchus*) hat man gefunden. Sie sind ursprünglich Bewohner des Süßwassers – wo sie auch heute noch vorkommen –, aber im Devon drangen sie auch in Meere ein.

Die Zeugnisse der Pflanzenwelt sind dagegen bescheiden. Aus dem Meer kennt man Grünalgen (*Receptaculites*) und Rotalgen (*Prototaxites*). Dazu kommen eingespülte Teile von Psilophyten (*Psilophyton*, *Taenioocrada*) und Bärlappgewächsen.

Die Wirbellosenfauna des Devon ähnelt der im Silur. Die großen Nautiloidea aus Ordovizium und Silur waren zwar ausgestorben; dafür gab es jetzt kleinere Formen, deren Schale meist zu einer Spirale aufgerollt war, der rezenten Gattung *Nautilus* (Abb. 2-77f) vergleichbar. Aus den kleinen Bactriten entstanden im Devon die späteren Belemniten und Ammoniten, die die Flachmeere bis zum Ende des Mesozoikums mit einer unglaublichen Formenfülle besiedelten. In diesem langen Zeitraum von 300 Mio. Jahren lieferten sie der Wissenschaft besonders wichtige Leitfossilien.

Die Wirbellosenfauna des Devon ähnelt der im Silur. Die großen Nautiloidea aus Ordovizium und Silur waren zwar ausgestorben; dafür gab es jetzt kleinere Formen, deren Schale meist zu einer Spirale aufgerollt war, der rezenten Gattung *Nautilus* (Abb. 2-77f) vergleichbar. Aus den kleinen Bactriten entstanden im Devon die späteren Belemniten und Ammoniten, die die Flachmeere bis zum Ende des Mesozoikums mit einer unglaublichen Formenfülle besiedelten. In diesem langen Zeitraum von 300 Mio. Jahren lieferten sie der Wissenschaft besonders wichtige Leitfossilien. Viele sind zudem ästhetisch so ansprechend, dass man sie als Ausstellungsstücke schätzt und vielfach zu Schmuck verarbeitet hat. Unter den Nautiloidea überwogen teilweise oder völlig eingerollte Arten. Die Trilobiten kamen in vielen Arten vor und waren oftmals bestachelt und mit Skleroproteinwülsten versehen, manche konnten sich einrollen. Ostracoden waren verbreitet und werden als Leitfossilien im Oberdevon verwendet. An Land erschienen apterygote Insekten (Collembola).

EXKURS

Devonische Riffe in der Eifel

Riffe sind im Devon des Rheinischen Schiefergebirges verbreitet (Abb. 2-30). Ihre maximale Entwicklung hatten sie im Mitteldevon, und sie reichten bis ins Oberdevon. Besonders gut bekannte und sehr umfangreiche Riffkomplexe kennen wir linksrheinisch aus der Eifel (bei Prüm, Gerolstein, Hillesheim, Dollendorf, Blankenheim und Sötenich). Rechtsrheinisch verläuft ein Riffgürtel entlang der Ruhr (Wülfrath, Dornap, Hagen, Warstein, Brilon). Riffe findet man auch etwas weiter südlich von Bergisch-Gladbach sowie von Attendorn und schließlich im Lahngebiet. Die Riffe entlang der Lahn sind auf erloschenen Vulkanen herangewachsen. Den Dom der Stadt Limburg an der Lahn hat man auf einem devonischen Riffkalk errichtet. Aus diesem Gestein, dem ansprechen-

den Lahnmarbor, ist auch der Brückenheilige auf der alten Brücke geschlagen.

Unter den Riffbauern der Eifel, die besonders schön im **Naturkunde-Museum, 54568 Gerolstein**, Eifel dargestellt sind, spielten die Stromatoporen eine besondere Rolle. Die Dolomitfelsen von Gerolstein sind Reste eines großen Stromatoporenriiffs aus dem Mitteldevon. Stromatoporen erlebten ihren Höhepunkt im Devon. Sie konnten im Riffkern große Blöcke bilden, existierten jedoch auch als inkrustierende Kolonien, die als Sedimentfestiger dienten. Bekannte Gattungen waren *Stromatopora* und *Actinostroma*.

Die Korallengruppen der Rugosa und Tabulata waren weitere Bestandteile der mitteldevonischen Riffe der Eifel. Die Rugosa haben große Einzel-

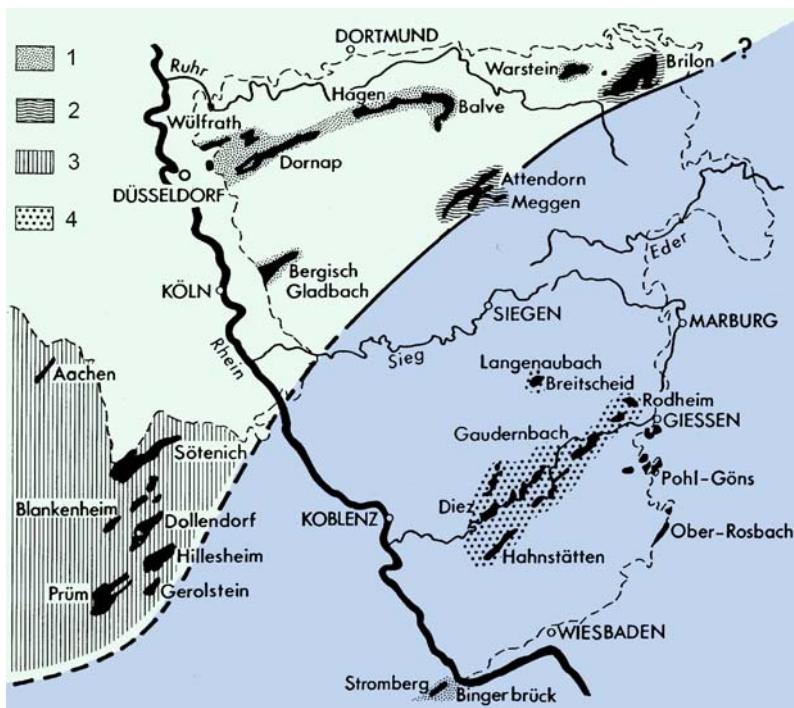


Abb. 2-30. Verbreitung devonischer Riffe im Rheinischen Schiefergebirge. Die Raster bezeichnen Rifftypen: 1: isolierte Riffe (häufig Atolle) auf einer ausgedehnten Carbonatplattform, 2: Riffe am äußeren Schelfrand (= Diagonale), 3: weiträumige Carbonatplattform im Schelfbereich, 4: Riffe auf unterseeischen Vulkanen. Nach Krebs (1974)

EXKURS (Fortsetzung)

korallen hervorgebracht, z.B. *Dohmophyllum* mit einem Durchmesser um 10 cm, aber auch koloniale Formen, z.B. *Disphyllum* (Abb. 2-1). Auch die Pantoffelkoralle (*Calceola sandalina*, Abb. 2-16a-c) ist von Gerolstein bekannt und wurde sogar auf Äckern gesammelt. Die Tabulata sind am Riffaufbau mit einer Reihe kolonialer Formen verbreitet, z.B. *Favosites*, *Heliolites* und *Pleurodictyon*.

Weitere dominierende Gruppen auf dem Riff oder in dessen unmittelbarer Umgebung sind Mollusken mit Schnecken (unter anderem den auch heute noch existierenden Gattungen *Turbo* und *Pleurotomaria* sowie *Bellerophon*), Muscheln

und Kopffüßern. Unter den letzteren sind die großen Exemplare von *Cyrtoceras* hervorzuheben.

Trilobiten waren verbreitete vagile Tiere, u.a. *Harpes* (Abb. 2-1) und *Otarion*. Unter den sessilen Formen sind die reichen Brachiopoden- und Cri- noiden-Bestände zu nennen.

Auch Fische sind aus devonischen Riffen überliefert. Eine besonders reiche marine Wirbeltierfauna ist aus dem Gebiet bei Bergisch-Gladbach (nahe Köln) bekannt. Sie enthält z.B. Acanthodii (*Progonacanthus*), Crossopterygii (*Ctenurella*, *Nesides*) und Actinopterygii. *Nesides* steht der rezenten Gattung *Latimeria* recht nahe.

2.2.4.1

Ammonoida

Die Ammonoida sind eine etwa 11 000 Arten umfassende Gruppe fossiler Cephalopoden, meist mit einer spiralen Schale (oft Gehäuse genannt; Abb. 2-31). Über 350 Mio. Jahre waren sie dominierende Formen der Meere. Sie sind seit dem frühen Devon überliefert und starben Ende der Kreide aus. In dieser langen Zeit haben sie eine sehr wechselhafte Geschichte durchgemacht (Abb. 2-32). Nicht immer sind sie ganz leicht gegen die Nautiloidea abzugrenzen. Abgesehen von der äußeren Form (die meisten Ammonoida haben spirale Schalen, nur wenige unregelmäßige oder nicht eingerollte; viele Nautiloidea haben gestreckte Schalen) sind folgende Unterschiede wichtig:

- Der Siphunkel (Siphon) ist bei den Ammonoida meist dünn und liegt, außer bei Clymenien, immer am Rande der Schale (Abb. 2-31a); bei den Nautiloidea ist er umfangreich, oft mit Kalkeinlagerungen versehen, seine Lage in der Schale variiert, ist jedoch meist zentrisch.
- Die Kammerscheidewände (Septen) der Ammonoida (Abb. 2-31b) sind, abgesehen von

den ältesten, zur Wohnkammer hin gewölbt (opisthocöl), bei den Nautiloidea sind sie dagegen zur Anfangskammer gewölbt (procöl).

- Die Lobenlinien, das sind die Verwachslinien der Kammerscheidewände mit der Innenseite der Schalenwand, sind bei den Ammonoida, vor allem in ihrer späten Entwicklungsphase, kompliziert (Abb. 2-31), bei den Nautiloidea im Allgemeinen geschwungen oder gerade (Abb. 2-18). Die Lobenlinien sind nur dann sichtbar, wenn die Gehäusewand (Schale) fehlt und nur noch der Steinkern des Ammoniten erhalten ist. Tatsächlich ist das häufig der Fall (Abb. 2-31c).
- Die Wohnkammer ist bei den Ammonoida meist relativ eng und von unterschiedlicher Länge, bei Nautiloidea breit und kurz.

Unter den Ammonoida sind die **Ammoniten** aus Jura- und Kreidezeit die bekanntesten Formen und haben Menschen schon sehr früh beeindruckt. Sie gehören zweifellos zu den auffälligsten und schönsten Fossilien und fanden schon früh Eingang in die Sagenwelt. Benannt wurden sie nach dem altägyptischen Gott Ammon (Amun), dem der Widder heilig war, an dessen Hörner die Ammoniten („Ammonshörner“) erinnern.

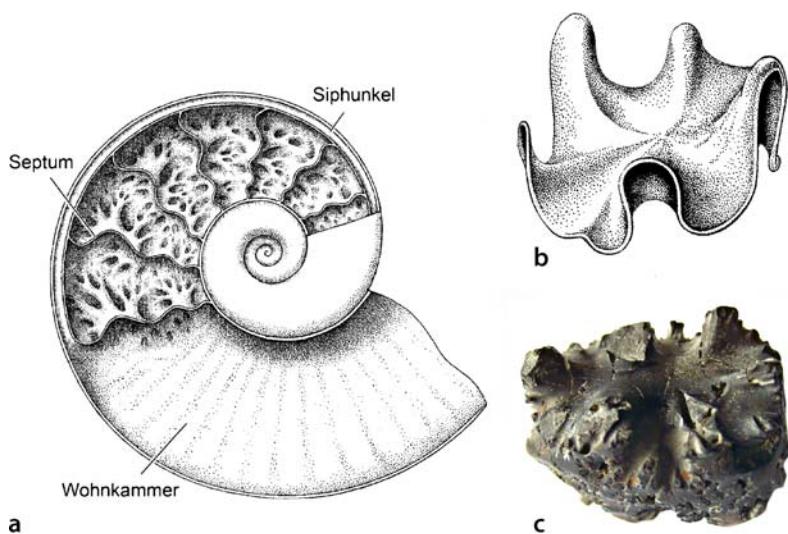


Abb. 2-31 a-c. Ammonoids. **a** Median aufgeschnittener Ammonit. **b** Kammerseidewand (Septum), **c** Stein-Kern: solche Kammerausfüllungen sind z. B. von Helgoland als „Katzennpfötchen“ bekannt. Sie stammen von dem Kreide-Ammoniten *Ancyloceras*. Nach Ward (1989)

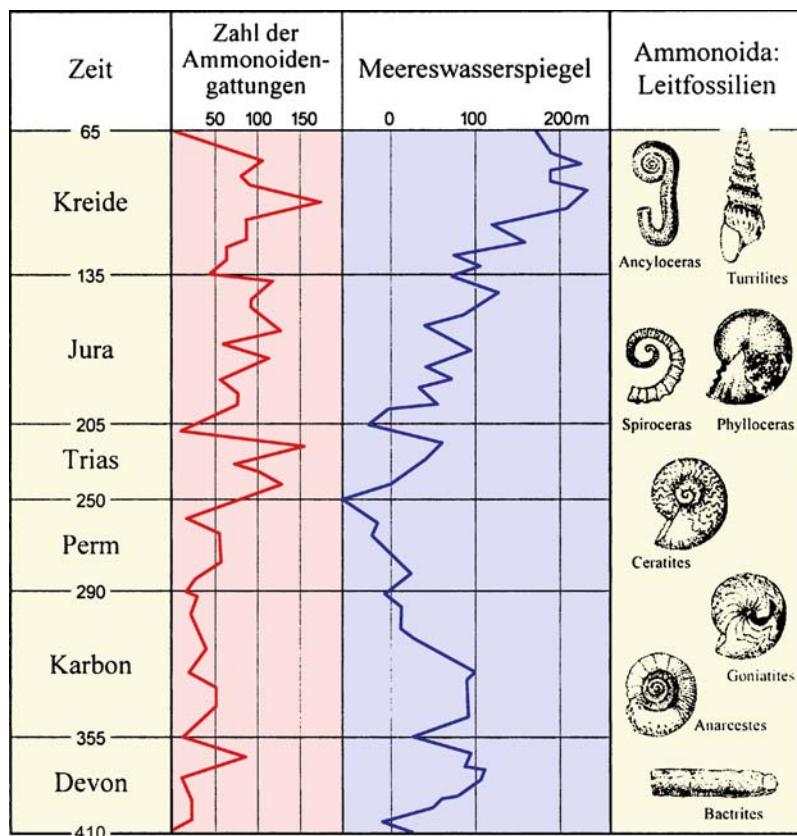


Abb. 2-32. Verteilung der Ammonoids in der Zeit. Die Anzahl der Gattungen ist mit dem Meereswasserspiegel korrelierbar: War dieser hoch, gab es auch viele Gattungen. In Zeiten extremer Transgression gab es Heteromorphe. Beachte die großen Aussterbeereignisse Ende des Devon, Ende des Karbon, im Perm, Ende der Trias und Ende des Jura, die jeweils mit sinkendem Meereswasserspiegel zusammenfallen. Nach Wiedmann und Kullmann (1996)

Im Vordergrund des wissenschaftlichen Interesses stehen sie wegen ihres hohen Wertes als Leitfossilien. Sie liefern das Grundgerüst für die zeitliche Untergliederung von Jura und Kreide und sind die „Ziffern auf der Uhr“ dieses Zeitabschnittes der Erdgeschichte. In der Kreide, also kurz vor ihrem Aussterben, brachten sie Riesenformen, z.B. *Parapuzosia* (Durchmesser des größten Fundstückes 1,8 m; ursprünglicher Durchmesser 2,5 m) und so genannte heteromorphe Formen (Abb. 2-32, 2-33) hervor, deren Windungen nicht mehr planspiralig angelegt sind.

Die Ausgangsgruppe der Ammonoida sind wohl die kleinen, paläozoischen Bactritida (Abb. 2-32), die äußerlich den Orthoceraten (Abb. 2-18 a) ähneln, aber einen dünnen, marginalen Siphunkel besaßen. Ihre Schale war gerade (*Bactrites*) oder schwach gebogen (*Cyrtobactrites*). Von ihnen sind wohl auch die Coleoidea abzuleiten. Bactritida existierten von Devon bis Perm.

Die Systematik der Ammonoida ist kompliziert, auch noch nicht generell akzeptiert, lässt sich aber folgendermaßen vereinfachen:

- Die **Palaeo-Ammonoida** (=„Goniatiten“ im weiteren Sinne) sind auf das Paläozoikum (Devon-Perm) beschränkt. Im Perm folgte ein sehr starker Rückgang, in dessen Verlauf diese Gruppe ausstarb. Palaeo-Ammonoida werden in drei Ordnungen gegliedert: Die devoni-

schen Anarcestida (Abb. 2-32) gelten als Ausgangsformen aller späteren Ammonoida. Sie haben nur eine geringe Anzahl von Loben; die Lobenlinien sind einfach. Die Clymenida hatten ihre Blütezeit im oberen Devon. Sie nehmen eine Sonderstellung ein, weil ihr Siphunkel dorsal positioniert ist. Von ihnen gibt es in Europa und Nordafrika besonders viele Arten. Die Goniatitida (Abb. 2-32) sind vorwiegend jungpaläozoisch verbreitet. Ihre Lobenlinien sind einfach und gewinkelt (gonion = Winkel).

- Die **Meso-Ammonoida** (=„Ceratiten“) sind seit dem späten Perm bekannt und existieren zum Teil bis zum Ende der Trias. Sie erlebten in der Trias eine starke Entfaltung, nachdem das Überleben der Ammonoida Ende Perm am seidenen Faden gehangen hatte (Abb. 2-32). Zu den Meso-Ammonoida zählt man zwei Ordnungen: Prolecanitida und Ceratitida. Zu letzteren zählen die meisten Trias-Ammonoïden (Abb. 2-49).
- Die **Neo-Ammonoida** (=„Ammoniten“) schließlich sind auf das Mesozoikum beschränkt. Auf sie entfallen vier Ordnungen: Lytoceratida, Ammonitida, Ancyloceratida und Phylloceratida, Abb. 2-32). Zu den Ancyloceratida gehören die „Kreide-Heteromorphen“ mit ihren stark abgewandelten Schalen (Abb. 2-32, 33). *Baculites* ist stabförmig, *Turritites* (Abb. 2-32) ist wie eine Schnecke (z.B.

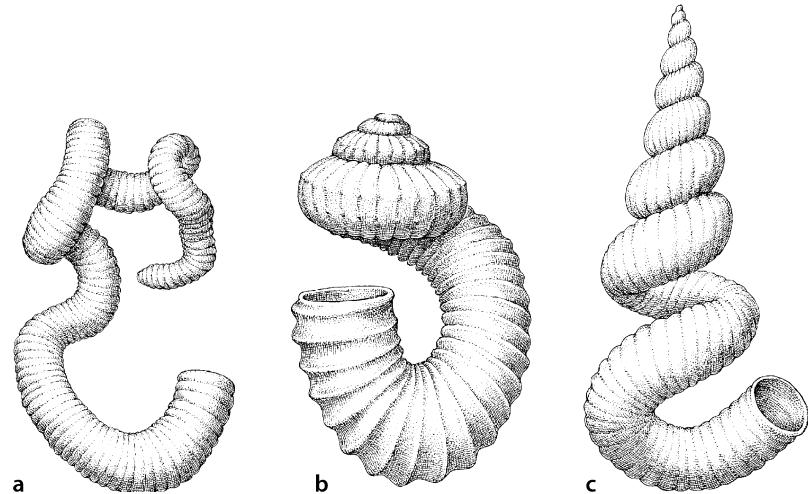


Abb. 2-33 a-c. Heteromorphe Ammoniten. **a** *Nipponites*, **b** *Nostoceras*, **c** *Didymoceras*. Nach Ward (1989)

Turritella) schraubig gewunden, *Crioceratites* stellt eine lose Spirale dar (ähnlich sieht die jurassische Gattung *Spiroceras* (Abb. 2-32) aus).

Ammonoida sind die mit am intensivsten untersuchten Fossilien, und an ihnen lässt sich die Schwierigkeit paläontologischer Forschung einschließlich der Irrwege aufzeigen.

Erst spät erkannte man ihren Geschlechtsdimorphismus (Weibchen sind oft viel größer als Männchen), ebenfalls sehr spät wurde die erste Radula entdeckt (mit 7 Zähnen pro Reihe), die belegt, dass Ammonoida und Coleoidea relativ eng miteinander verwandt sind. Lange währende der Streit um Aptychen und Anaptychen. Erstere sind zweiklapptige Calcit-Strukturen, die eine gewisse Ähnlichkeit mit Muscheln haben, letztere waren ursprünglich wohl chitinig und sehen aus wie auseinander geklappte Muscheln. Heute ist man der Ansicht, dass es sich um Kieferteile von Ammonoida handelt.

Die meisten Ammonoida lebten in Bodennähe, bevorzugt im Schelfbereich. Die Fortbewegung erfolgte wohl langsam, manche können kriechende Bodenbewohner gewesen sein. Ihre wenig scharfen Kieferapparate lassen vermuten, dass sie ihre Nahrung eher einsammelten als erjagten. Ammonoida wurden wohl mehrere Jahre alt (wie auch *Nautilus*, aber im Gegensatz zu den rezenten Coleoidea, die oft in einem Jahr heranreifen).

Sie selbst wurden Opfer von Mosasauriern, Plesio- und Ichthyosauriern, von Schildkröten, Fischen und von größeren Individuen ihresgleichen.

2.2.4.2

Gnathostomata und Landgang der Wirbeltiere

Im Devon entfalteten sich die kiefertragenden Wirbeltiere, die Gnathostomata, geradezu explosiv. Sie besitzen einen Kieferapparat, der sich aus dem vorderen Kiemenbogensystem der Kieferlosen, der Agnatha, entwickelt hat. Dieser Neuerwerb erwies sich rasch als erfolgsbringendes Instrumentarium, das den Gnathostomen eine dominierende Stellung in den devonischen Meeren verlieh und das ein bemerkenswertes

evolutives Potential zur Weiter- und Höherentwicklung in sich barg. Die Agnathen verschwanden weitgehend und sind heute nur noch mit wenigen Formen, den Myxinoidea (Schleimaaalen) und Petromyzonta (Neunaugen) vertreten.

Zu den devonischen Gnathostomata gehören die **Placodermi** (Panzerfische; Abb. 2-34b), zu denen die bis zu 10 m lange Riesenform *Dunkleosteus* (= *Dinichthys*) zählt. Die Placodermi sind die klassischen Leitfossilien für den Old-Red-Kontinent. Sie standen am Gipfel der marinischen NahrungsPyramide. Diese gepanzerten, kiefertragenden Fische waren lange die vorherrschenden Wirbeltiere und erlebten im Devon ihre Blütezeit. Sie lebten zunächst im Süßwasser, später drangen sie auch in die Meere ein, so die schon erwähnte Gattung *Dunkleosteus*. Ihre vordere Körperhälfte wurde von einem Knochenpanzer geschützt. Den Placodermen fehlten echte Zähne, stattdessen waren an den Kieferrändern Knochenzacken ausgebildet. Generell waren zwei Paar Extremitäten ausgebildet, das vordere wurde bei einigen von Hautknochen umhüllt (Antiaarchi), das hintere war bisweilen reduziert. Zu den Placodermi zählt auch die rochenartig abgeplattete Gattung *Gemuendina* (Abb. 2-34g), nach der Ortschaft Gemünden im Hunsrück benannt. Die Placodermen starben noch im Devon aus.

Auch die **Acanthodii** (Abb. 2-34c), die schon im Silur erschienen, waren freischwimmende gnathostome Fische. Sie waren im Devon verbreitet und starben im Perm aus. Kopf und Körper dieser meist kleinen Fische waren oft mit Knochenplatten und Schuppen bedeckt, bisweilen war das Hautskelett stark rückgebildet. Zähne sind vorhanden. Die Flossen werden von starken Stacheln an ihrem Vorderrand gestützt. Neben den paarigen Flossen kommen seitlich am Körper bis zu sechs Paar Dornen (oder Flossen?) vor, daher auch der deutsche Name „*Stachelhaie*“. Eine verbreitete Gattung war *Acanthodes*, z. B. mit *A. bronni* in der Pfalz und im Saargebiet. Eine nur 8 cm lange Kleinform war *Climatius*.

Haie (Chondrichthyes) gehörten ebenfalls zu den verbreiteten Fischen der devonischen Meere, z. B. *Cladoselache* und *Ctenacanthus* (Abb. 2-34d).

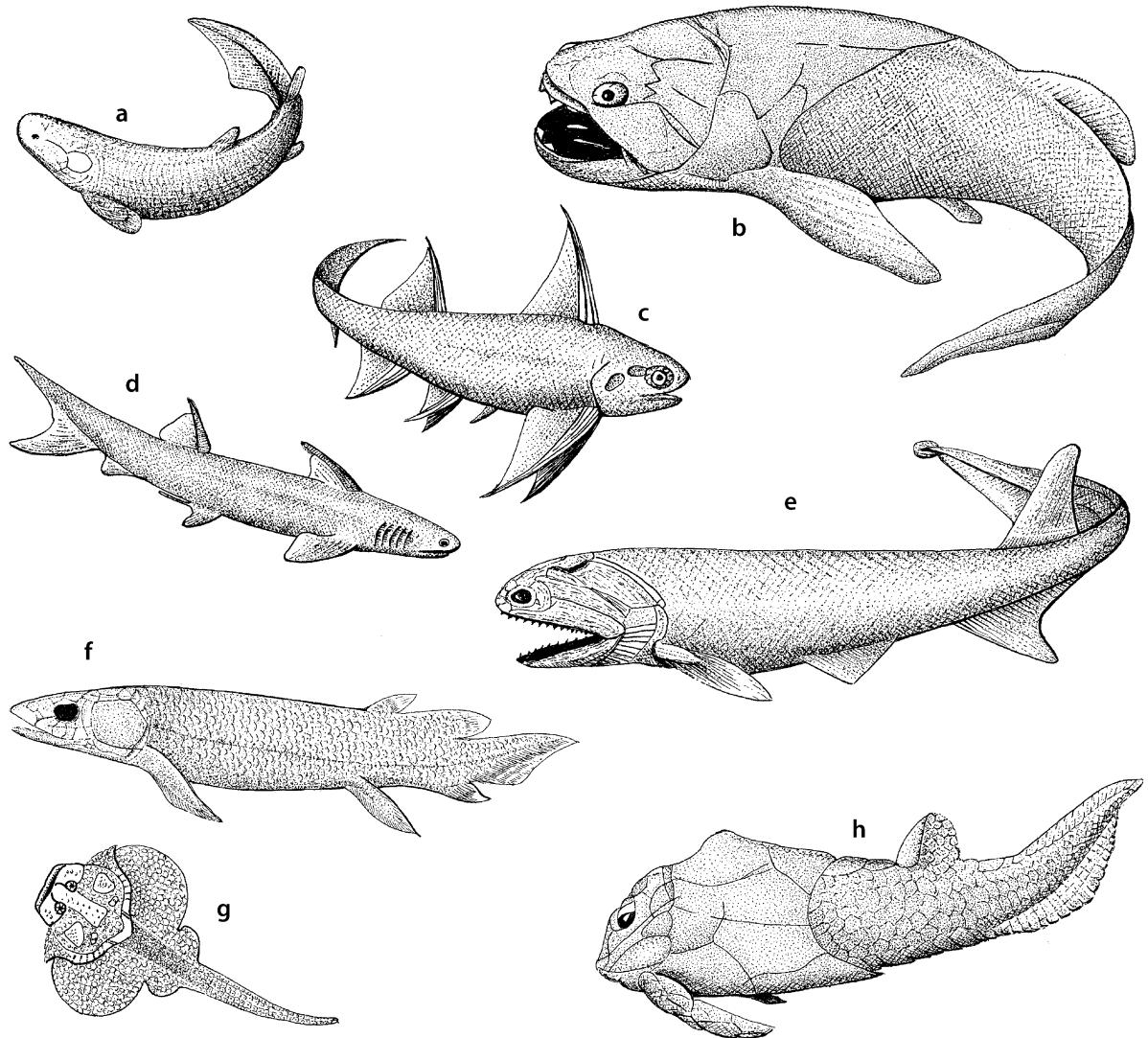


Abb. 2-34a–h. Gnathostome Fische aus dem Devon. **a** *Osteolepis* (Crossopterygii), **b** *Coccosteus* (Placodermi), **c** *Diploceraspis* (Acanthodii), **d** *Ctenacanthus* (Chondrichthyes), **e** *Cheirolepis* (Actinopterygii), **f** *Dipterus* (Dipnii), **g** *Geomuendina* (Placodermi), **h** *Pterichthys* (Placodermi)

Im Devon traten die ersten **Knochenfische** (Osteichthyes) auf, denen die Actinopterygii (Strahlenflosser, Abb. 2-34e), die Crossopterygii (Quastenflosser, Abb. 2-34a) und die Dipnii (Lungenfische, Abb. 2-34f) angehören. Das Devon war die Zeit der größten Verbreitung der Lungenfische, von denen heute nur noch drei Gattungen leben (*Neoceratodus* (Abb. 2-78a), *Le-*

pidosiren, *Protopterus*), und der Quastenflosser, von denen nur noch eine Gattung (*Latimeria*; Abb. 2-78b) existiert. Die Strahlenflosser waren noch relativ spärlich vertreten; sie entfalteten sich erst im Meso- und im Känozoikum zur dominierenden Fischgruppe. Zu ihnen gehören heute über 90% der Fische, die alle Weltmeere und Süßgewässer besiedeln.

Die **Crossopterygii** waren Doppelatmer: Kieben und Lungen-Schwimmblasen-Organ dienen dem Gasaustausch. Letzteres entstand vielleicht schon am Beginn der Gnathostomata und wird bei den Tetrapoden das zentrale Atmungsorgan. Innerhalb der Crossopterygii unterscheidet man zwei Gruppen: Rhipidistia und Actinistia (Coelacanthini).

Die Rhipidistia waren vom Devon bis zum Perm im Süßwasser verbreitet. Sie werden im Allgemeinen als Ahnen der Tetrapoden angesehen. In ihren Vorderflossen lassen sich, wie oben erwähnt, schon die typischen Knochen der Tetrapoden-Extremität identifizieren, und ihre Zähne sind so aufgebaut wie die der ältesten Amphibien. Außerdem sind jederseits drei Nasenöffnungen ausgebildet: der vordere Eingang in die Nasenhöhle, der Tränennasengang und die Choanen, also die Verbindung von Nasen- zur Mundhöhle. *Eusthenopteron* ist eine besonders bekannte Form der Rhipidistia. Im Jahre 2006 erregte die Entdeckung eines weiteren Fossils Aufsehen. Von der kanadischen Ellesmere-Insel beschrieb man eine Form, die zeitlich und morphologisch zwischen *Eusthenopteron*, *Ichthyostega* und *Acanthostega* (s.u.) vermittelt: *Tiktaalik*. Ellesmere Island lag im Devon äquatornah und war ein Teil von Laurentia (Abb. 2-28), und *Tiktaalik* gehörte zu den ersten Wirbeltieren, die – vom Süßwasser ausgehend – einen Fuß auf das Land setzten. Schuppen, Kieben und Flossen erinnern an Fische, Vorderextremitäten (mit Ober- und Unterarm sowie Handgelenk). Lungen, einige Schädelmerkmale und ein Hals weisen auf Amphibien hin.

Die Actinistia erschienen im Devon und existieren bis heute in zwei Arten: *Latimeria chalumnae* (Abb. 2-78 b) wurde 1938 vor der südafrikanischen Ostküste entdeckt und *L. menadoensis* 1997 vor der Nordküste von Sulawesi (Cebelles).

Die Actinistia waren im Devon zunächst Süßwasserbewohner und wanderten dann ins Meer ein. Ihre Lunge wurde zur Schwimmblase, die bei *Latimeria* eine große Fettmasse darstellt. Das Gehirn wurde sehr klein und nimmt bei *Latimeria* nur 1/100 des Volumens der Schädelhöhle ein, die ansonsten von einem lockeren Fettgewebe ausgefüllt wird.

Im Devon wird der **Landgang der Wirbeltiere** vollzogen. Im Oberdevon entstanden die labyrinthodonten Amphibien: die Ichthyostegida (Dachsädler, Abb. 1-29 b), die 1931 in Lagerstätten Grönlands entdeckt wurden. Grönland lag damals äquatornah, und *Ichthyostega* ist aus heutiger Sicht ein Organismus, der wasserlebende Fische und landlebende Tetrapoden verbindet, also ein „*connecting link*“: mit Fischschwanz und Laufextremitäten, deren Skelett im Wesentlichen dem „standardisierten“ System entspricht, welches selbst unsere Arme und Hände sowie Beine und Füße noch heute kennzeichnet. Allerdings waren die Extremitäten noch nicht pentadactyl. *Acanthostega* (Abb. 1-29 b) hatte z.B. 8 Finger an jeder Hand.

2.2.4.3

Pflanzen erobern das Land

Auch die großflächige Eroberung des Landes durch Pflanzen mit Stützgewebe, Wurzeln, Leitungssystemen, Verdunstungsschutz sowie Spaltöffnungen (Kap. 4.2) fällt in das Devon (Abb. 2-35). Zwar gab es schon im Silur primitive Landpflanzen, aber erst jetzt breiteten diese sich richtig aus. Ursprüngliche Landpflanzen sind die **Psilophytatae**, Nacktpflanzen, Nackt- oder Urfarne genannt, da sie in ihrer primitivsten Form noch keine Blätter hatten. Sie besiedelten feuchte Standorte. Die bekannteste Form war *Rhynia* (Abb. 2-36 a). Man benannte sie nach dem Ort Rhynie bei Aberdeen in Schottland. Es handelt sich um eine bis 30 cm hohe, blattlose Pflanze, deren gegabelte aufrechte Stängel aus einem kriechenden Spross entspringen und am Ende Sporangien tragen. Verkieselte Pflanzen blieben so gut erhalten, dass wir außer ihrer Gestalt auch den Aufbau ihrer Gewebe kennen.

Die Psilophytatae waren im Unterdevon teilweise noch submers (lebten also im Wasser); nur ihre Sporangien ragten über die Wasseroberfläche hinaus. Spaltöffnungen und Cuticula waren nur im oberen Bereich der Pflanzen entwickelt.

Bekannte Gattungen dieser ursprünglichen Gruppe waren *Stockmansella* (*Taenioocrada*, Abb. 2-35 d) und *Zosterophyllum* (Abb. 2-35 a). Erstere

Abb. 2-35 a-d. Lebensbild der Wahnbachflora im Unterdevon; Küstenzone an der Südküste des Old-Red-Kontinents. **a** *Zosterophyllum*, **b** *Drepanophycus* (Charakterpflanze des Rheinischen Unterdevons), **c** *Sawdonia (Psilophyton)*, **d** *Stockmansella (Taenioocrada)*: diese Form bildete im Gegensatz zu anderen *Taenioocrada*-Arten schilfartige Bestände. Nach Schweitzer (1994)

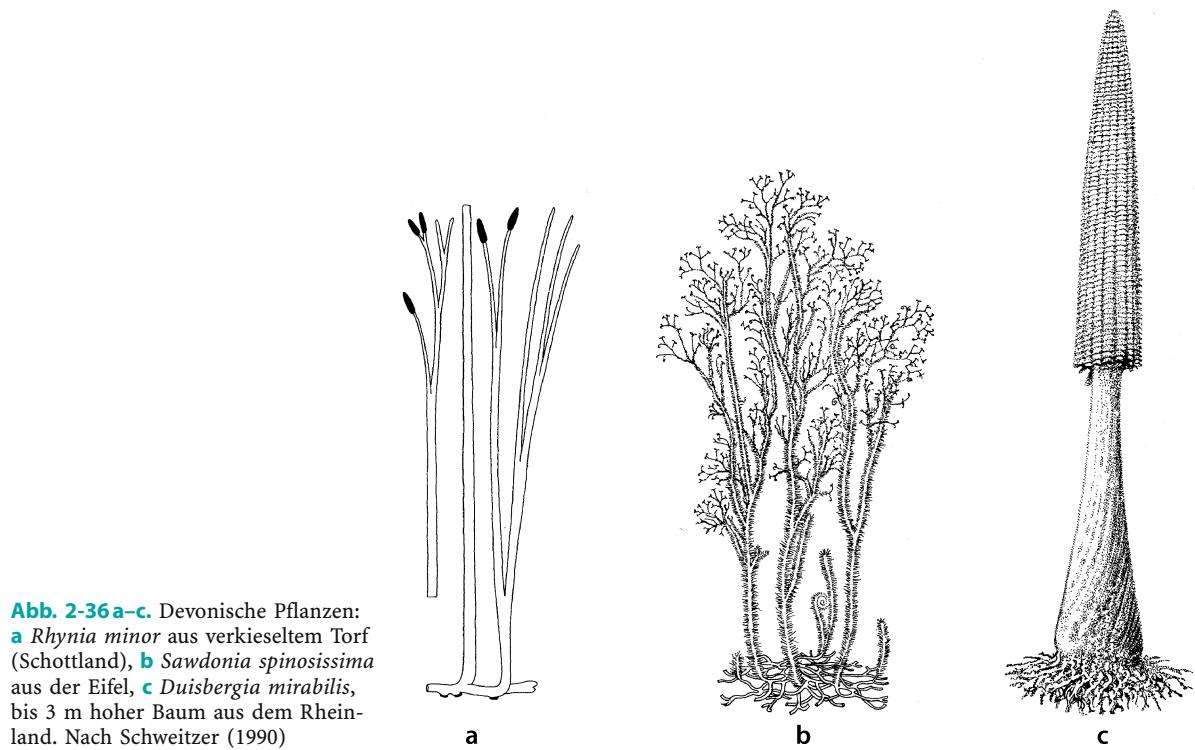


Abb. 2-36 a-c. Devonische Pflanzen: **a** *Rhynia minor* aus verkieseltem Torf (Schottland), **b** *Sawdonia spinosissima* aus der Eifel, **c** *Duisbergia mirabilis*, bis 3 m hoher Baum aus dem Rheinland. Nach Schweitzer (1990)

umfasste Wasser- und Landpflanzen, letztere bildete in Verlandungszonen ausgedehnte Bestände. *Taenioocrada* ist eine der häufigsten Pflanzen im Unterdevon des Rheinlandes und kann hier verhältnismäßig leicht als Fossil gefunden werden. Sie bildete sogar kleine Kohleflöze. Die Gattung *Sawdonia* (Abb. 2-36b) spielt eine besondere Rolle für die Ableitung der Bärlappe; sie ist aus der Eifel bekannt. Schon im Oberdevon starben die Psilophytatae aus. Ihnen folgten Lycopodiatae, Filicatae, Equisetatae und den Nacktsamern nahestehende Formen („Progymnospermae“).

Eine etwas jüngere Flora als die von Rhynie ist vom Kirberg bei Wuppertal bekannt. Hier fand man neben Psilophyten auch Farne, z.B. *Aneurophyton*, einen mehrere Meter hohen Baum mit fein gegliederten Seitensprossen, die Farnwedeln ähneln, jedoch in alle Richtungen verzweigt sind („Raumblätter“) und *Asteroxylon*, eine Übergangsform von Psilophytatae und Lycopodiatae (Bärlappgewächsen). *Asteroxylon* war die häufigste Pflanze dieser Gemeinschaft und ist eine der ältesten Landpflanzen Deutschlands. Sie wurzelte im flachen Wasser, z.B. bei Wuppertal-Elberfeld (A. *elberfeldense*). Ihre Sprosse wurden bis 1 m hoch. Sie tragen in den bodennahen Abschnitten kleine schuppenförmige Auswüchse (Blattschuppen) ohne Blattadern; an den kahlen Enden befanden sich die Sporangien. Der Name *Asteroxylon* (= Sternholz) weist auf die im Querschnitt sternförmige Anordnung der Leitbündel hin. Für *Asteroxylon* wurde eine Pilz-Symbiose nachgewiesen: In der Rindenschicht des Rhizoms lebte *Palaeomyces asteroxyli*.

Weitere Lycopodiatae waren *Drepanophycus* (bisweilen als Mitteleuropas älteste echte Landpflanze angesehen), *Protolepidodendron* (beide z.B. aus dem Wahnbachtal bei Bonn bekannt), und *Duisbergia* (Abb. 2-36c). Letztere ist in ihrer Stellung umstritten.

Ausgangsformen der Equisetatae (Schachtelhalme) sind *Protohyenia* und *Hyenia*. Sie besaßen lange Rhizome, ihre Beblätterung war stockwerkartig in Quirlen, und sie wurden mehrere Dezimeter hoch.

Während die bisher erwähnten „Landpflanzen“ sich zwar in die Luft erhoben, aber noch im Grund des flachen Wassers wurzelten, besiedelten andere schon das trockene Land, so die

bis 20 m hohe Progymnosperme *Archaeopteris* mit dem wohl ersten Holzstamm in der Evolution und mehrere Meter langen, farnartigen Wedeln (Megaphyllen). Die Holzanatomie weist schon auf Nacktsamer hin. Der Stammdurchmesser erreichte 1,5 m. Man kennt die Gattung seit dem Oberdevon und sieht in ihr ein „missing link“. Die bedeutendsten Funde stammen aus Marokko.

Heute ausgestorbene, baumförmige Schachtelhalme, Bärlappe, Farne, sowie frühe Nacktsamer (Progymnospermae und Pteridospermae) haben im Devon schon mächtige Wälder gebildet, so z.B. auf der Bäreninsel (nördlich von Norwegen, zwischen Nordkap und Spitzbergen). Aus diesen ersten Wäldern in der Erdgeschichte entstand sogar Kohle. In weniger als 100 Mio. Jahren seit der Erstbesiedlung der Kontinente durch Pflanzen waren ausgedehnte Wälder mit allen Anpassungen der Landpflanzen entstanden – außer den Blüten.

Im Oberdevon gab es dann schon verschiedene Bäume, auch in Mitteleuropa, z.B. das bis 8 m hohe Bärlappgewächs *Cylostigma* im Harz. Das bis dahin karge Land wurde grün. Farne, Schachtelhalme und Bärlappgewächse machten einen wesentlichen Teil der Vegetation aus. Aus dem Oberdevon kennt man auch die erste Pflanze mit Samen (*Moresnetia*). Die Pflanzen waren auch Wegbereiter für andere Organismen, die jetzt – aus dem Wasser kommend – einen neuen Lebensraum samt Nahrungsgrundlage vorfanden. Das gilt insbesondere für die Arthropoden, heute mit über 1 Mio. beschriebener Arten die artenreichste Tiergruppe. Wir müssen annehmen, dass diese ersten terrestrischen Arthropoden auch von pflanzlicher Biomasse lebten, aber wir wissen darüber nur wenig (Kap. 4.3). Die bisher bekannten Fossilien sind Räuber, leben also von anderen Tieren, z.B. Skorpione, Spinnen, Milben, Collembolen und manche Tausendfüßer. Hier klaffen noch erhebliche Wissenslücken.

Kurz vor Ende des Devon raffte ein Massen aussterben viele der aquatischen Organismengruppen hinweg. Es war eines der verheerendsten Ereignisse des Phanerozoikums. Im marinen Bereich wurden vor allem die Brachiopoden getroffen: Über 80% aller Gattungen verschwan-

den. Fast ebenso hart traf es die Ammonoiden. Die im Wesentlichen aus Tabulata und Stromatoporen aufgebauten Riffgemeinschaften scheinen in dieser Zeit fast völlig ausgelöscht worden zu sein, etwa 100 Mio. Jahre nach ihrer Entstehung. Im Pelagial wurden die Acritarchen, die einzige Gruppe des Phytoplanktons, die noch über weite Strecken des Devon umfangreich fossil erhalten

blieb, und die Placodermen, die dominierenden Räuber devonischer Meere, dezimiert. Die fischartigen Tiere traf es besonders: Unter den Agnathen starben Anaspida, Heterostaci sowie Thelodonti aus. Generell waren tropische Formen stärker betroffen als polare, weswegen man eine Abkühlung als Ursache des Massenaussterbens annimmt.

2.2.5 Karbon

Wälder nehmen große Gebiete des Festlandes der Nordhemisphäre ein und beeinflussen das Klima erheblich. Sie werden später zu umfangreichen Steinkohlelagern, z. B. in Ruhr- und Saargebiet. In ihnen dominieren Riesenformen von Bärlappgewächsen, Farnen und Schachtelhalmen. Die Sumpfwälder enthalten eine Vielzahl neu entstandener Tiergruppen, zum Beispiel geflügelte Insekten, Lungsenschnecken und Amphibien. Im Meeresplankton verschwinden die Acritarchen, die vom Kambrium bis zum Devon so umfangreich vertreten waren; Trilobiten und Graptolithen gehen zurück; Ammonoidea, speziell Goniatiten, breiten sich aus; unter den Cephalopoden kommen die Belemniten hinzu. Foraminiferen sind Leitfossilien; sie bringen sehr große Formen hervor. Variscische Gebirgsbildung; Vereisung auf dem Südkontinent.

ÜBERSICHT

Das **Karbon**, welches etwa 60 Mio. Jahre dauerte (359–299 Mio. Jahre vor heute), erhielt seinen Namen nach dem lateinischen Wort *carbo* für Kohle, die im Oberkarbon (international Pennsylvanian genannt) in großen Mengen entstand; das Unterkarbon (international: Mississippian) besteht dagegen in manchen Gebieten vorwiegend aus Kalksteinen, die in flachen Meeresteilen gebildet wurden. Irland sei als Beispiel genannt; ein Großteil seiner Oberfläche besteht aus Kohlenkalk. Das Karbon ist die Zeit der tropischen Steinkohlenwälder (Abb. 2-37, 2-38). Seine untere Grenze ist durch eine rasche Veränderung der Pflanzenwelt gekennzeichnet. Das Klima war auf der Nordhemisphäre tropisch-feucht, und Mitteleuropa und Nordamerika lagen in der Nähe des Äquators. Zur paläogeographischen Situation siehe Abb. 2-37a. Das Pflanzenwachstum erreichte besondere Ausmaße, und anschließend kam es zu riesigen Ablagerungen von organischem Material, aus dem die mächtigsten Steinkohlelager der Erde entstanden. Auf der Süd-

halbkugel war es dagegen überwiegend kühl-gemäßigt. Antarktis, Australien, Afrika, Arabien, Südamerika und Indien bildeten den großen Südkontinent Gondwana, auf dem auch der von einem dicken Eispanzer bedeckte Südpol lag. In der Tat fällt in das Karbon die längste und wohl auch kälteste Eiszeit im Phanerozoikum. Die Flora Gondwanas wird zu dieser Zeit nach einer häufigen Pflanze *Glossopteris*-Flora genannt. *Glossopteris* war ein Farnsamer (Pteridospermae). Er hatte einfache, zungenförmige Blätter, deren Mittelrippe an der Basis in einen kurzen Stiel übergeht (Abb. 2-39). Die Blätter von *Glossopteris*-Arten sahen durchweg sehr ähnlich aus. Die große Diversität der Gruppe offenbart sich insbesondere in ihren vielgestaltigen Fruktifikationen. Sie dominiert im Perm und existiert noch in der Trias.

Tektonogenetisch ist das Karbon durch die in mehreren Impulssmaxima verlaufende **Variscische Gebirgsbildung** gekennzeichnet (s. Exkurs, S. 99). Das variscische Gebirge (die Varisciden,

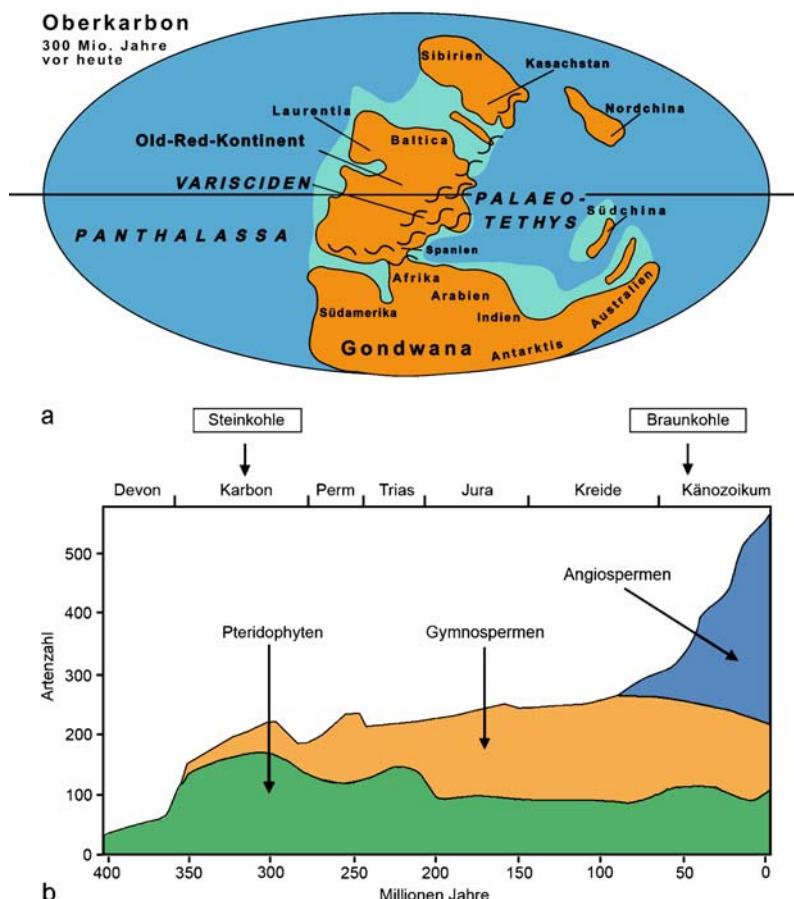


Abb. 2-37 a) erstreckte sich von Amerika über Nordafrika, Spanien und das französische Zentralmassiv bis zu den Sudeten und dem polnischen Mittelgebirge. Zu ihm gehören unter anderem das Rheinische Schiefergebirge, Harz, Spessart, Schwarzwald sowie Erzgebirge. Die variscische Gebirgsbildung endete im Perm und war in der Schlussphase von starkem Vulkanismus begleitet. Einhergehend mit der Orogenese entstanden vor und auf dem Gebirge Senkungsräume mit riesigen sumpfigen Küstenebenen, den größten, die es im Erdaltertum in Europa gab. Insgesamt waren die Veränderungen, die sich auf dem Festland ereigneten, weitaus tiefgreifender als im Meer. Weite Gebiete lagen etwa in der Höhe des Meeresspiegels, der jedoch schwankte, so dass riesige Waldgebiete wieder-

holt überschwemmt wurden und abstarben, aber später wieder ersetzt wurden. Die Meeresspiegel-schwankungen gehen auf Vereisungsphasen auf der Südhemisphäre zurück, möglicherweise zum Teil auch auf tektonische Vorgänge. Auf diese Weise entstanden letztlich die zahlreichen Steinkohleflöze.

2.2.5.1 Die Tierwelt im Karbon

Die **karbonische Meeresfauna** entsprach einer verarmten devonischen. Die Korallen (Tabulata und Rugosa) zeigten einen deutlichen Rückgang, seit dem Niedergang der Tabulaten-Stromatoporen-Riffe im Devon blieben Riffe im jüngeren Paläozoikum von untergeordneter Bedeutung

Abb. 2-37 a, b. a) Die paläogeographische Situation im Karbon: Bei der Kollision des Old-Red-Kontinents mit Gondwana entsteht das variscische Gebirge (Varisciden). Sibirien und Kasachstan bilden einen Kontinent. Gegen Ende des Karbon kommt es zur Abkühlung und zu Vereisungen. **b)** Entfaltung von Pteridophyten und Angiospermen. Nach Scotese, Wertel (2006), Kenrick, Davis (2005)



Abb. 2-38a, b. a Karbonwald mit Baumfarne, Schuppenbäumen, Siegelbäumen und Schachtelhalmen in den Augen eines Künstlers (Werner Weissbrodt). Auf dem Stamm eines Schuppenbaumes die Libelle *Meganeura*, direkt dahinter der

Tausendfüßer *Arthroleura*, am und im Wasser der Lurch *Sclerocephalus*. b Fördergerüst im Steinkohleabbau (Bochum)

und spielten keine größere ökologische Rolle mehr. Die Trilobiten waren dem Aussterben nahe, Graptolithen und Placodermen verschwanden vollständig. Foraminiferen und Ammonoiden (Goniatiten!) dagegen zeigten eine deutliche Entfaltung. Innerhalb der Cephalopoden entstand eine neue und erfolgreiche Gruppe: die Belemnoida. Ihre nach innen verlagerte Schale war relativ groß. An das dorsale Proostracum schloss sich ein Teil mit Gaskammern und Septen an (Phragmoconus); die Spitze war durch ein massiges Rostrum („Donnerkeil“) beschwert (Abb. 2-40a). Nach Einzelfunden zu urteilen, waren seitliche Flossen und 10 Arme mit Haken (Abb. 2-40b) ausgebildet.

Donnerkeile, die Rostren der Belemnida, haben eine gewisse Ähnlichkeit mit Geschossen, und in früheren Jahrhunderten hat man Massenvorkommen von Belemniten vor allem im Jura

als Überreste früherer Schlachtfelder interpretiert (*belemnion* = Wurfspeer). Dieser Begriff ist bis heute im Gebrauch; Abb. 2-40c zeigt einen Ausschnitt aus einem Belemniten-Schlachtfeld.

Die stark gepanzerten gnathostomen Fische wurden durch beweglichere Formen ersetzt. Im Benthos entwickelten sich die Crinoiden zu großer Mannigfaltigkeit. In vielen Meeren bildeten sie geradezu Rasen. Auf sie, Foraminiferen und Bryozoen gehen viele unterkarbonische Kalksteine (Kohlenkalk) zurück. Fusulinen, bis 10 cm lange, spindelförmige Foraminiferen, machten in Ober-Karbon und Perm eine adaptive Radiation durch: Aus permischen Gesteinen wurden etwa 5000 Arten beschrieben. Für Ober-Karbon und Perm stellen sie wichtige Leitfossilien dar. Bryozoen bildeten Riffe, so die netzförmige *Fnestella* und die schraubige Gattung *Archimedes*. Brachiopoden stellten einige Leitfossilien

Abb. 2-39a-d. *Glossopteris*. **a** 4 m hoher Baum aus dem Perm Australiens, **b-d** verschiedene Fruktifikationen. Die Fortpflanzungsorgane stehen auf modifizierten Blättern: **b** aus Australien, **c** aus Indien, **d** aus Afrika. Nach White (1998)

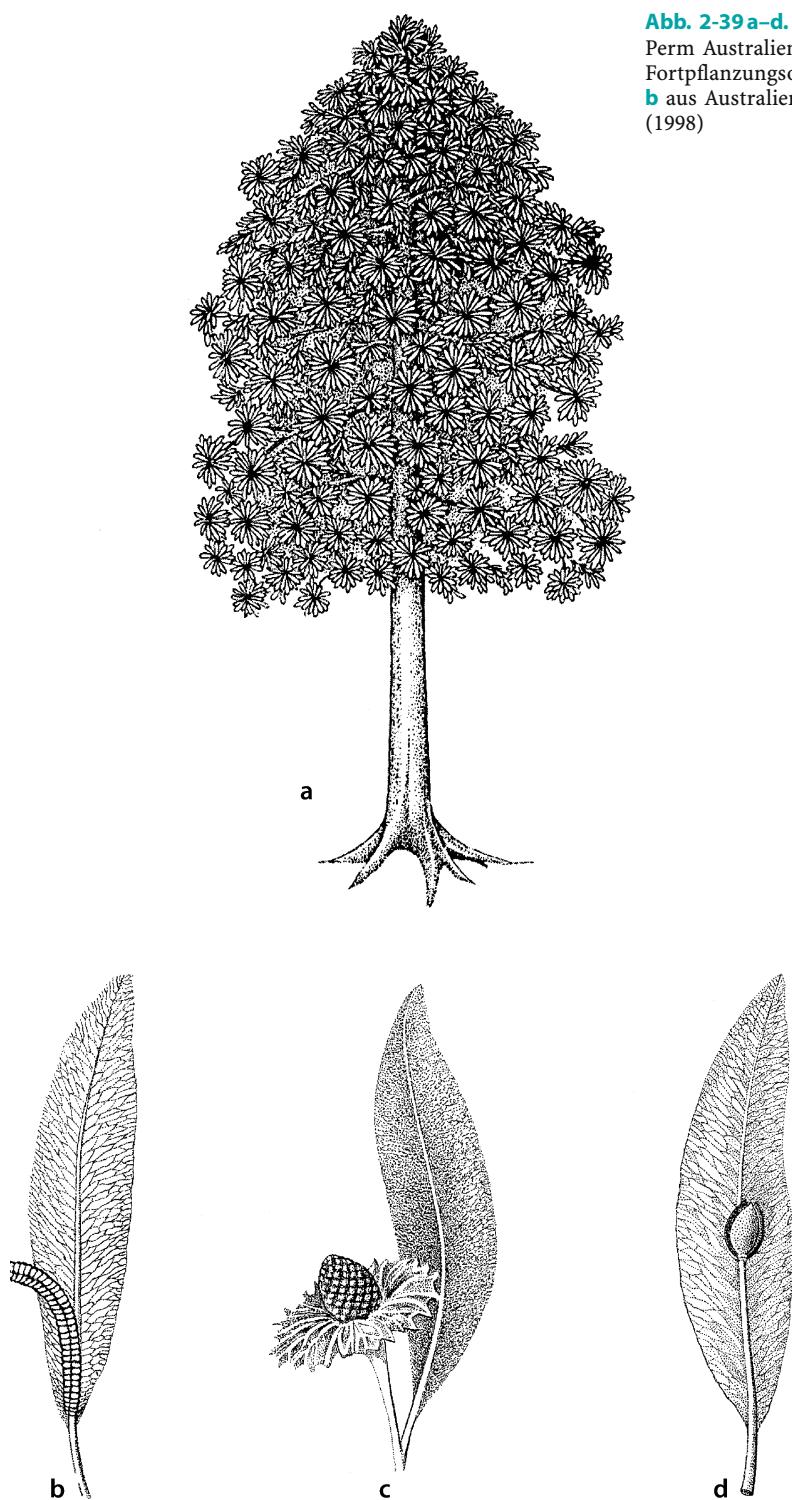
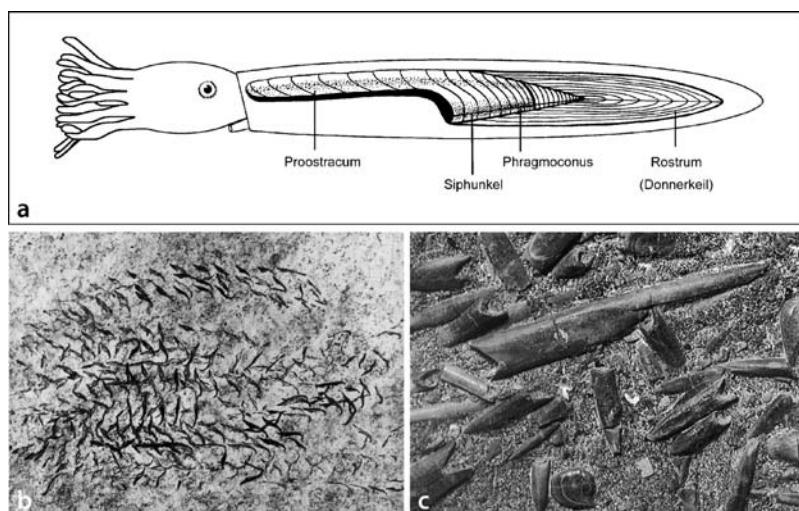


Abb. 2-40 a-c. Belemnoida. **a** Lage des Innenskeletts im Tier, dessen Gestalt und Armzahl nicht mit Sicherheit angegeben werden können.

b Haken der Arme von *Acanthoteuthis* (Jura, Solnhofen). **c** Ausschnitt aus einem jurassischen Belemniten-Schlachtfeld. Nach Müller (1994)



und gelegentlich Riesenformen (*Gigantoproductus*). Unter den Muscheln ist *Posidonia becherti* eine bekannte Leitform, die man im Rheinischen Schiefergebirge finden kann.

Auf dem Festland entwickelten sich zahlreiche Insekten und Spinnentiere in einer reichhaltigen Vegetation. Damit verbunden entstanden die ersten Landschnecken, die von Pflanzensubstanz leben. Die Insekten, die seit dem Devon bekannt sind, nahmen wichtige ökologische Rollen ein und eroberten den Luftraum, zum Beispiel die Urflügler (Palaeodictyoptera) mit ihren seitlich abstehenden, starren Flügeln. Im Karbon lebten die vermutlich größten Insekten aller Zeiten, Libellen der Gattung *Meganeura* aus Frankreich mit einer Flügelspannweite von 75 cm. Auch Ephemeroptera, Orthoptera und Blattodea sind im Karbon nachgewiesen, so dass man von einer reichen Insektenfauna ausgehen darf, allerdings war die Puppe noch nicht „erfunden“, holometabol Insekten fehlten noch. Unter den Hundertfüßern erreichte *Arthopleura* (Abb. 2-41 b) eine Länge von über 2 m. Vermutlich lebte diese Form von abgestorbener Pflanzensubstanz; sie ist z. B. aus dem Saarland, aus Nordrhein-Westfalen und Thüringen bekannt. Auch Spinnentiere entwickelten im Karbon eine erhebliche Vielfalt und ungewöhnliche Ausmaße. Beispiele sind die Arachniden-Ordnungen Trigonotarbida und Phalangiotarbida mit zahlreichen, weit verbreiteten Arten. *Megarachne* aus Argentinien maß 34 cm Körperlänge, die Spannweite ihrer Laufbeine lag bei 50 cm.

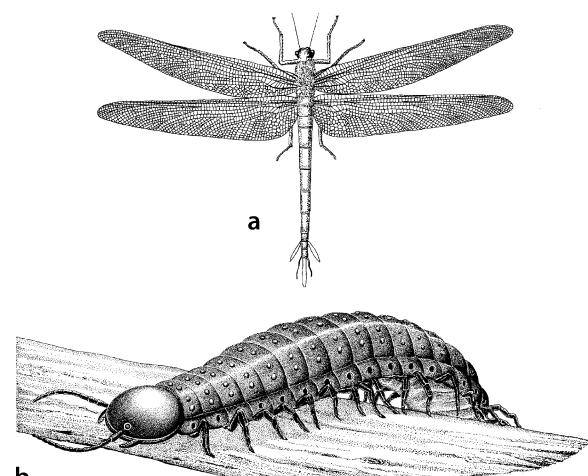


Abb. 2-41 a, b. Karbonische Arthropoden. **a** *Namurotypus* (ursprüngliche Libelle, Flügelspannweite 32 cm), **b** *Arthopleura*. Nach Brauckmann und Zessin (1989), Hünicken (1980)

Unter den Wirbeltieren dominierten in terrestrischen Habitaten zunächst die Amphibien, später die Reptilien. Die starke Entwicklung der Amphibien dürfte eng mit der reichen Vegetation zusammenhängen, die in ausgedehnten Sen-

ken und um Seen umfangreiche Wälder bildete. Karbon, Perm und Trias markieren die Blütezeit der Amphibien. In Steinkohleinseln lebten u.a. die Ichthyostegalia (Stegocephalia, Panzerlurche), die ihre wissenschaftlichen Namen nach ihrer Verwandtschaft mit Fischen bzw. dem geschlossenen Schädeldach erhielten. Sie wurden bis 5 m lang.

Die ältesten Reptilien kennen wir aus dem Karbon. Ihre Unterschiede zu den Amphibien sind noch gering und betreffen z.B. verschiedene Schädelmerkmale wie Gaumendach und Innenohr.

In dieser Zeit muss auch die besondere Embryonalentwicklung der Amnioten entstanden sein, also die Entwicklung des Embryos in der flüssigkeitsgefüllten Amnionhöhle („ancestraler Teich“), die wiederum in einer wenig durchlässigen Eischale entsteht. Zu den Amnioten zählen alle Wirbeltiere oberhalb der Amphibien, also Reptilien, Vögel und Säugetiere, in deren ontogenetischer Entwicklung ein wasserlebendes Larvenstadium, das ja für die Amphibien typisch ist, fehlt. Hinsichtlich ihrer Lebensweise werden sie vom Wasser relativ unabhängig, was ihnen neue terrestrische Entfaltungsräume erschließt.

2.2.5.2

Der Steinkohlenwald

Die so auffällige und üppige karbonische Landflora der Nordhemisphäre führte zu zwei Kategorien von Kohlevorkommen: den paralischen (an den früheren Küsten entstanden, z.B. Schlesien, Ruhrgebiet, Nordfrankreich, Belgien, England, Wales und Schottland) und den limnischen in Gebirgsbecken (z.B. Saarland). Steinkohle entsteht, wenn umfangreiche Pflanzensubstanz luftdicht durch Schlamm oder Wasser bedeckt wird, so dass sie sich nicht zersetzt. Des Weiteren sind hoher Druck und hohe Temperaturen nötig, um Wasser, Kohlendioxid und Methan aus den Holz- und Blattresten zu entfernen (Inkohlung). Über Torf und Braunkohle entsteht schließlich Steinkohle in etliche Meter dicken Kohleflözen. Diese können in eine bis über 5000 m mächtige, sandige, tonige oder konglomeratische Sedimentabfolge eingeschaltet sein. Im

ukrainischen Donez-Becken erreicht die Karbonfolge 10 000 m Mächtigkeit; darin liegen bis zu 300 Flöze. Die Sumpfwälder und Moore, auf die die karbonzeitliche Steinkohle zurückgeht, verschwanden in Europa im folgenden Perm, als das Klima trockener wurde.

Seit der industriellen Revolution wird Kohle in großem Umfang abgebaut. Um 2000 lag die Weltjahresproduktion bei 3,7 Milliarden Tonnen; sie deckte über ein Viertel der von der Menschheit genutzten Primärenergie. Kohle ist zudem Grundlage für etwa ein Drittel der Elektrizitätsproduktion weltweit und wichtig für Eisen- und Stahlindustrie.

Wenn der Steinkohlenwald auch ein Tropenwald war, so darf er doch nicht mit heutigen Tropenwäldern verglichen werden: Blüten und blütenbesuchende Insekten fehlten noch, ebenso wie Früchte und fruchtfressende Vögel. Es dominierten vielmehr Gefäßsporenpflanzen wie Riesenbärlappe, Riesenschachtelhalme und Baumfarne. Diese Gruppen erreichten im Karbon und dem folgenden Unterperm ihre größte Entfaltung. Die Vegetation bestand in den Kohlebildungsräumen aus einer verhältnismäßig kleinen Zahl von Gattungen, z.B. *Lepidodendron* (Schuppenbaum, Abb. 2-42 a) und *Sigillaria* (Siegelbaum, Abb. 2-42 b, c), beides Bärlappgewächse. Einige *Lepidodendron*-Arten erreichten eine Höhe von ca. 40 m bei einem Stammdurchmesser bis zu 5 m an der Basis und sind damit neben Sigillarien, die bis 20 m hoch wurden, die höchsten Bärlappgewächse aller Zeiten.

Lepidodendron erhielt seinen Namen wegen der schuppenartigen Muster der rhombischen bis annähernd quadratischen Blattpolster (Abb. 2-42 a). Die Blattpolster lagen in Schrauben von der Stammbasis bis zur weit ausladenden Baumkrone, die durch zahlreiche Gabelteilungen ihrer Äste gekennzeichnet war (dichotome Verzweigung). Die immergrünen Blätter waren lanzettförmig. Sie waren 1–50 cm lang; die Spaltöffnungen waren in zwei Längsrillen an der Blattunterseite angeordnet (xeromorphes Merkmal). Die Zapfen erreichten 75 cm Länge. Eine weitere Besonderheit war die umfangreiche Rinde, die einen relativ dünnen und weichen Holzkern umfasste. *Lepidodendren* stürzten anscheinend leicht ein. Sie nahmen wohl einen Teil ihres

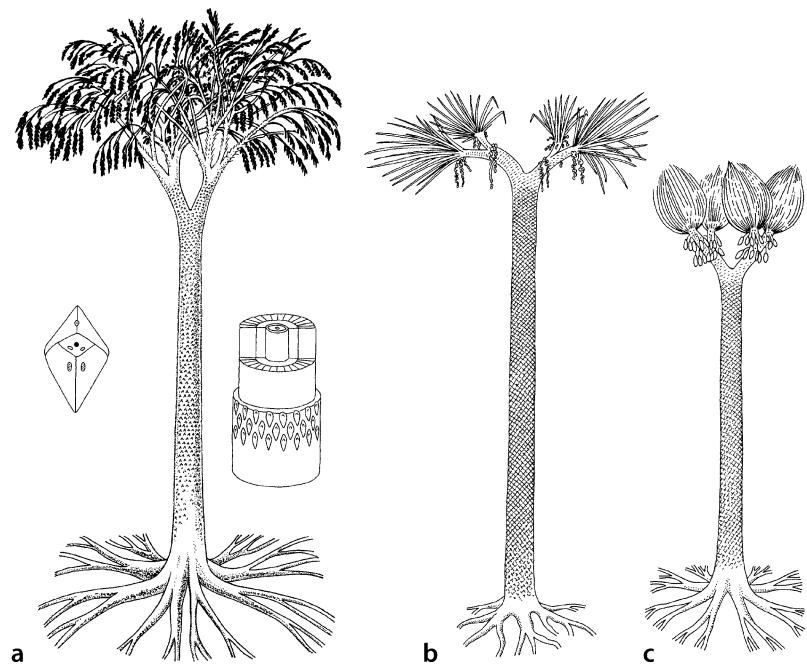


Abb. 2-42 a-c Bärlappgewächse des Steinkohlenwaldes. **a** *Lepidodendron* (Schuppenbaum) mit Blattpolster (links) und Stammausschnitt (rechts), **b, c** *Sigillaria* (Siegelbaum), **c** Exemplar mit Sporophyllzapfen. Nach Christner und Kühner (1989)

Wassers über die Blattpolster auf. Diese bildeten ein Rinnensystem, das herablaufendes Wasser der Ligula zuführte, von der ein Leitbündel ins Stamminnere zieht.

Sigillaria besaß eine ein- bis zweifach dichotom verzweigte Krone. Ihre siegelförmigen Blattnarben standen in Längszeilen. Die Blätter waren lang und bildeten am Stammgipfel bzw. am Ende der dichotomen Verzweigungen einen Schopf. Unter den Blättern hingen Sporenzapfen. Wie *Lepidodendron* hatte *Sigillaria* weit ausladende, flach ausstreichende Rhizome. Sigillarien traten im Oberkarbon auf und starben im Perm aus.

Weitere Formen waren die baumförmigen Schachtelhalme mit massiven Rhizomen, die *Calamitales* (Abb. 2-43). Besonders im Unterperm haben sie als Kohlebildner große Bedeutung. Im Gegensatz zu den heutigen Schachtelhalmen besaßen sie einen mächtigen, holzigen Stamm, der anfangs mit Mark gefüllt war. Die bis zu 10 cm langen, in Quirlen angeordneten Blätter sind auch unter dem Namen *Annularia* bekannt. Zwischen den Blattquirlen standen die sporenerzeugenden Zapfen. Die Calamiten bildeten im Stein-

kohlenwald auf sumpfigem Untergrund die mittlere Baumschicht. Manche erreichten jedoch 30 m Höhe. Calamiten heißen auch Röhrenbäume, weil ihr in Knoten (Nodien) und Internodien gegliederter Stamm im Alter einen großen Markhohlraum aufwies.

Sphenophyllum (Keilblatt), ein krautiges Schachtelhalmgewächs, bildete teilweise dichte, niedrige, oft monotypische Bestände im Uferbereich. Manche Formen waren auch Spreizklimmer oder Lianen.

Neben den genannten Gefäßsporenpflanzen (Pteridophyta), die einen wesentlichen Teil der Steinkohle ausmachen, gab es im Karbon Samenpflanzen. Die Cordaiten (Abb. 2-44b) (nach dem Prager Botaniker August Joseph Corda (1809 bis 1847) genannt) erreichten bis zu 30 m Höhe, trugen bis 1 m lange Blätter und werden daher auch als Bandblattbäume bezeichnet. In Waldmooren kamen sie als kleine Stelzwurzelbäume oder kriechendes Buschwerk vor. Die Farnsamer (Pteridospermae) erreichten nicht die Höhe der größten Cordaiten. Zu ihnen gehören beispielsweise *Medullosa* (Abb. 2-44a) und *Glossopteris* (Abb. 2-39). Beide Gruppen erreichten

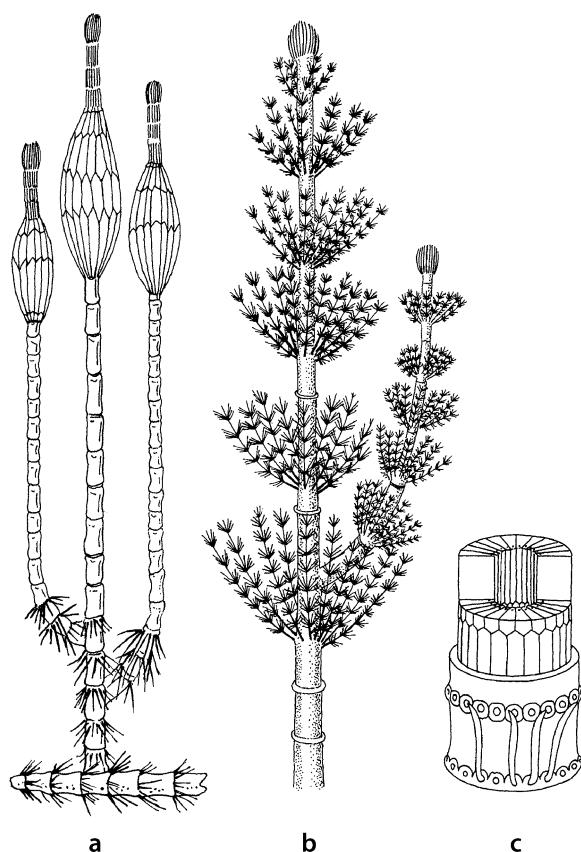


Abb. 2-43 a-c. Schachtelhalme des Steinkohlenwaldes.
a *Stylocalamites*, **b** *Calamitina*, **c** Teil des Stammes. Nach Christner und Kühner (1989)

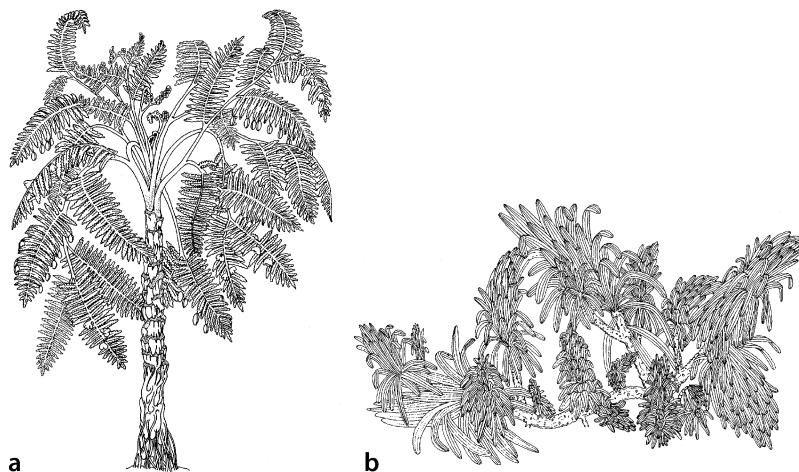


Abb. 2-44 a, b. **a** Farnsamer (Pteridospermae; *Medullosa*), **b** Cordaiten (*Cordaixolon*). Nach Christner und Kühner (1989), Rothwell und Warner (1984)

das Erdmittelalter, meisterten also die einschneidende Perm-Trias-Grenze.

Die riesigen Steinkohlenwälder haben einerseits große Mengen von Kohlenstoff festgelegt (und damit die CO₂-Konzentration der Atmosphäre herabgesetzt), andererseits zur Bodenbildung beigetragen. Sie haben die Atmosphäre damit ganz wesentlich beeinflusst; das obersilurisch-devonische Treibhausklima wandelte sich im Laufe des Karbon in ein Eishausklima um.

In den Wäldern gab es eine reiche Fauna mit Tausendfüßern, Insekten, Spinnentieren, Stegocephalen und Reptilien, die noch an Panzerlurche erinnern (Cotylosaurier).

2.2.6

Perm

Die holometabolen Insekten-Gruppen der Käfer, Hautflügler und Schmetterlinge sowie die Sauropsiden entfalten sich. Sie legen ihre dotterreichen Eier am Land ab und erreichen eine von Gewässern weitgehend unabhängige Lebensweise. Nadelhölzer werden häufiger; Samenpflanzen setzen sich gegenüber den Sporen Pflanzen durch. In Rheinland-Pfalz und Sachsen wird uns heute ein Einblick in Süßgewässer und Wälder des Perm ermöglicht. Entstehen umfangreicher Salzlager. Das Perm endet mit dem gewaltigsten Massenaussterben der Erdgeschichte; zu den Opfern zählen Goniatiten, Trilobiten, Eurypteriden, Rugosa und Tabulata.

ÜBERSICHT

Das **Perm** (299–251 Mio. Jahre vor heute) erhielt seinen Namen nach dem russischen Gouvernement Perm. Schon im 17. Jh. war in Deutschland für altersgleiche Schichten der Begriff Dyas (Zweiheit) eingeführt worden, weil die Gesteinsbeschaffenheit in zwei Kategorien zerfällt: die fast ausnahmslos festländischen Ablagerungen des **Rotliegend** (Unterperm) und die überwiegend marinen des **Zechstein** (Oberperm).

Das Rotliegend besteht vor allem aus roten Sand- und Schluffsteinen sowie Konglomeraten, den Abtragungsprodukten des im Karbon entstandenen variscischen Gebirges. Einen breiten Anteil nehmen vulkanische Ablagerungen (Laven, Tuffe) ein. Die darüber folgenden Sedimente des Zechsteins entstanden im Meer, welches über die eingeebneten Gebirge hin weite Teile im Norden und Nordosten Mitteleuropas überschwemmte. Im damals vorherrschenden Wüstenklima kam es im Nordeuropäischen Becken zur wiederholten Eindampfung in großem Ausmaß, und es entstanden mächtige Gips-, Stein- und Kalisalzlager. Das Nordeuropäische Becken reichte im Westen bis England, im Osten bis Weißrussland, im Süden bis Heidelberg und im Norden bis weit in die Nordsee hinein. In seinem Inneren (Niedersachsen, Mecklenburg) sind die zyklisch entstan-

denen Salzlager bis 7000 m mächtig. Man schätzt, dass sie im Verlauf von etwa 20000 Jahren entstanden sind, also 1 m Salz in 20 Jahren hinzukam. Diesen Ereignissen ist zu verdanken, dass Deutschland heute eines der Länder mit den größten **Salzvorkommen** ist. Die Abraumhalden der Salzgewinnung türmen sich z. B. nahe Hannover über 150 m hoch auf („Mt. Kalimandscharo“) und sind auf einer Bergtour bei Heringen zu „besteigen“ („Monte Kali“, 220 m). In abgeschnürten Meeresbecken ohne großen Wasseraustausch bildeten sich Faulschlammssedimente, die später zu dem wirtschaftlich genutzten **Kupferschiefer** wurden. Gegen Ende des Perm zog sich das Meer zurück, die Festländer wurden ausgedehnter denn je. Zum einzigen Mal in der Erdgeschichte formierten sich die Kontinente zu einem zusammenhängenden Superkontinent (Pangaea), der von einem Meer umgeben war, welches Panthalassa genannt wird (Abb. 2-47). Pangaea war durch das Zusammendriften von Laurasia (Nordamerika, Europa, Sibiria) und Gondwana (Südamerika, Afrika, Indien, Australien sowie Antarktika) entstanden und teilte sich in der Trias wieder. Zwischen Laurasia und Gondwana entstand zunächst die Palaeo-Tethys, dann das Tethys-Meer.

EXKURS

Vor 290 Mio. Jahren: Haie und Lungenfische in der Pfalz

Teile des heutigen Pfälzer Berglandes, am Südrand des Rheinischen Schiefergebirges gelegen, waren vor 290 Mio. Jahren, im Rotliegend, Teil einer großräumigen, flachen Senkungszone, die in den folgenden 30 Mio. Jahren Verwitterungsschutt in einer Mächtigkeit von über 3000 m aufnahm: Im Norden liegt die Grenze ungefähr an der Nahe, im Süden im Bereich der Autobahn Mannheim-Saarbrücken. Das Klima war in dieser Zeit tropisch-subtropisch (Mitteleuropa lag auf 10°–20° nördlicher Breite), und an einer tiefen Stelle der genannten Senkungszone, der Saar-Nahe-Senke, lag damals der größte See Mitteleuropas, der Rummelbach-Humberg-See. West- bzw. Ostufer lagen nahe dem heutigen Lebach (Saarland) und Bad Kreuznach (Rheinland-Pfalz). Mit wenigstens 3500 km² Gesamtausdehnung war dieser Süßwassersee etwa viermal so groß wie der Bodensee mit seinen 900 km². Seine Umgebung wurde von Flüssen durchzogen und beherbergte kleinere stehende Gewässer.

Arbeiten der letzten Jahrzehnte, im Wesentlichen durchgeführt vom Pfalzmuseum für Naturkunde in Bad Dürkheim und heute z.B. zu besichtigen im **GEOSKOP (Urweltmuseum Burg Lichtenberg, 66871 Thallichtenberg)** nordwestlich von Kaiserslautern, haben eine Fülle von Fossilien aus den Ablagerungen dieses permischen Sees zutage gefördert. In ihm lebten viele Fische, darunter Acanthodii, Haie (**Abb. 2-45**) und Lungenfische.

Unter den Acanthodii war *Acanthodes bronni* besonders häufig. Diese Art wurde dem Heidelberg-Zoologen und Paläontologen H.G. Bronn (1800–1862), gewidmet, der 1860 Darwins Hauptwerk ins Deutsche übersetzt hatte. Die Acanthodii sind seit dem Silur bekannt, lebten zuerst im Meer, drangen im Karbon ins Süßwasser ein und starben weltweit im Unterperm (dem Rotliegend) aus.

Die Lungenfische – heute auf relativ kleine Areale in Australien, Afrika und Südamerika beschränkt – werden durch die seltene Art *Conchopoma gadiforme* repräsentiert. Sie waren überwiegend Süßwasserformen.

Haie, deren Zähne in Karbon und Perm biostratigraphisch wichtig sind, sind in vorzüglicher Erhaltung mit vollständigem Skelett, Abbildung von Weichteilen und z.T. mit Mageninhalt mit mehreren Gattungen aus dem Rummelbach-Humberg-See bekannt: *Orthacanthus* wurde bis über 3 m lang. *Xenacanthus* erreichte 1,5 m, *Triodus* 70 cm. Alle gehören zu der Ordnung Xenacanthodi, die durch einen auffälligen Nackenstachel gekennzeichnet ist, der vom Hinterhaupt entspringt (**Abb. 2-45a**). Diese altärmliche Gruppe lebte vom Devon bis zur Trias; in Karbon und Unterem Perm wurde der Höhepunkt der Entwicklung erreicht. Die älteste Form ist aus dem Devon Antarktikas bekannt. Von den Haien der Pfalz kennt man auch Koprolithen, an denen sich sogar die Spiralfalte des Darmes abzeichnet.

Aus der Gruppe der Knochenfische wurden *Palaeoniscida* gefunden, darunter *Paramblypterus*. Ihre Schwanzflosse war heterozerk, ihre rhombischen Schuppen trugen einen dicken Ganoinbelag („Schmelzschupper“). Sie sind mit den Stören verwandt.

Auch Amphibien waren in dem größten permischen See des heutigen Mitteleuropas nicht selten: Im Raum um Kaiserslautern fand man verschiedene Stegocephalia, z.B. den bis zu 1,5 m langen, besonders weit verbreiteten Dachschädelurch *Sclerocephalus* sowie *Archegosaurus*, der wegen seines breiten Schwanzes als ein guter Schwimmer interpretiert wird. Er ernährte sich vorwiegend von Fischen. Von *Sclerocephalus* kennt man sogar Larven- und Jugendstadien.

EXKURS (Fortsetzung)

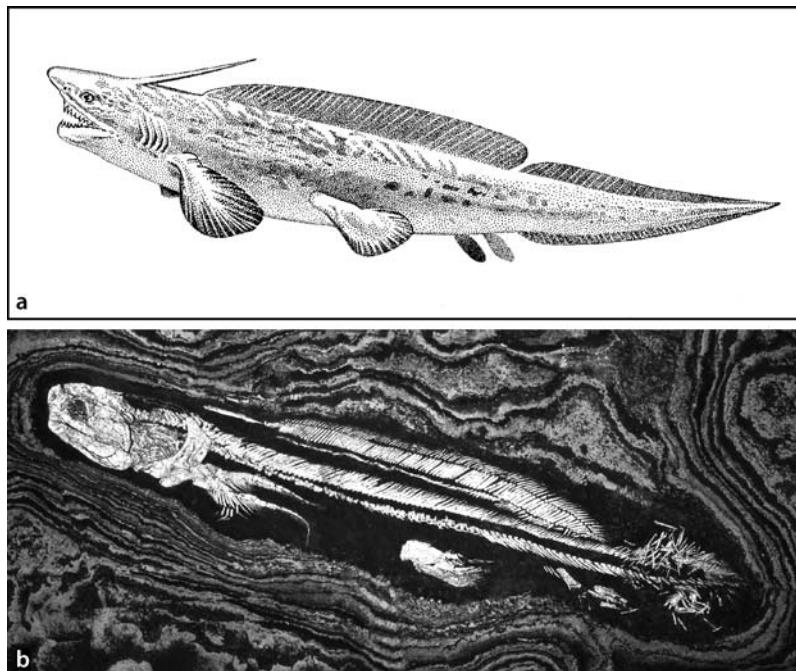


Abb. 2-45 a, b. Haie aus dem Perm (Rotliegend) der Pfalz. **a** Xenacanthus: Rekonstruktion, **b** Skelett von *Orthacanthus* (*Lebachacanthus*) *senckenbergianus*. Foto Herr-Heidtke (1993)

An Wirbellosen hat man Malacostraca (*Uroonectes*), Ostracoda (*Carbonita*) und sogar Medusen (*Medusina*) gefunden. Vom Land wurden z.B. Schaben (*Blattinopsis*, *Phylloblatta*) eingetragen. Das interessanteste Insekt ist *Eugeron boeckingi* aus der ausgestorbenen Ordnung der Palaeodictyoptera. Es hatte eine Flügelspannweite von 20 cm bei einer Körperlänge von 7–8 cm.

Die Vegetation der unmittelbaren Umgebung des Rümmelbach-Humberg-Sees unterlag im Unterperm vor 275–270 Mio. Jahren einer tiefgreifenden Veränderung. Auch in der Saar-Nahe-Senke starben damals die Siegelbäume (*Sigillaria*), Riesen-Schachtelhalme (*Calamites*) sowie die meisten Baumfarne (*Psaroniales*) und Cordaiten aus. Viele Stücke wurden als Fossilien aus dem Seegebiet geborgen und legen heute Zeugnis ab aus der subtropisch-tropischen Zeit im ausgehenden Paläozoikum.

Am Ende des Unterrotliegend war die Saar-Nahe-Senke fast vollständig mit Sedimenten aufgefüllt. Erdbeben und Vulkanismus bewirkten das Aufsteigen von Magma. Damit wird in Verbindung gebracht, dass die Fossilien eine weiße Farbe erhielten („der weiße Hai der Pfalz“).

Interessante Einblicke in das Rotliegend vermitteln das **Paläontologische Museum, Marktplatz 1, 55283 Nierstein** und das **Naturhistorische Museum Schloss Bertholdsburg, Burgstraße 6, 98553 Schleusingen** in Thüringen. Das Rotliegend ist besonders kennzeichnend für den Thüringer Wald, dessen Oberfläche zu etwa 80% aus Rotliegend-Steinen besteht. Zwar waren die Rotliegend-Seen in Thüringen vergleichsweise klein, aber der Nachweis eines kleinen Haies (*Borhamiacanthus*) gelang auch hier.

2.2.6.1

Die Tierwelt im Perm

Im **Tethys-Meer** lebten unter anderem die schon aus dem Karbon bekannten großwüchsigen **Fusulinen** (Foraminifera), die einen raschen Formwandel durchmachten.

Tiefgreifende Veränderungen sind bei den **Korallen** zu beobachten: Die Tabulata sind weiter rückläufig und sterben Ende des Perm aus. Die Rugosa verschwinden ebenfalls und werden durch Scleractinia ersetzt.

Die **Bryozoa** erlangten im Perm als Bewohner von Riffen und mancherorts auch als Riffbildner eine besondere Bedeutung (englische Nordseeküste und bei Pößneck und Saalfeld in Thüringen). Bekannte Formen sind *Fenestella*, *Acanthocladia* und *Thamniscus*.

Letztmalig erlebten die **Brachiopoden** eine reiche Entfaltung mit manchen Spezialisierungen, ehe sie im Mesozoikum zunehmend von Muscheln ersetzt wurden. Sie brachten unter vielen anderen Formen die korallenartigen Richthofenien und Arten mit langen Stacheln hervor (Productiden).

Unter den **Mollusca** ist *Bellerophon* eine dominierende Gattung; in den oberpermischen *Bellerophon*-Kalken der Karnischen Alpen wurden sie gesteinsbildend, außerdem in der Kasan-Stufe Russlands und in Indien.

Außer den Ammonoiden erlebten auch die Echinodermen noch einmal eine Blüte.

In den Tropen entfalten sich die erfolgreichsten **Insekten** in der Geschichte der Organismen: Käfer (Coleoptera), Hautflügler (Hymenoptera) und Schmetterlinge (Lepidoptera), alles Formen mit einer Puppenruhe (Holometabola).

Die **Fischfauna** des Perm ist von der des Karbons deutlich verschieden. Jetzt dominieren die Actinopterygii, insbesondere die Chondrostei mit den Palaeoniscoidea. Ihre rhombischen Schuppen tragen einen dicken Ganoinbelag. Aus dieser Gruppe haben sich bis heute die Flösselhechte (Polypterini, Afrika) sowie die Störe und Löffelstöre (Acipenserini, Europa, Asien, Nordamerika) erhalten. Zu den permischen Chondrosteern zählt z.B. der bis zu 40 cm lange „Kupferschieferhering“ *Palaeoniscum*, der wohl weltweit in Brackwassergebieten vorkam. Auch Haie, z.B.

die rochenähnliche *Janassa bituminosa*, und die Xenacanthe, Acanthodii und Dipnoi waren verbreitet. Die Entwicklung der Amphibien war rückläufig. *Archegosaurus* und *Branchiosaurus* sind verbreitete Gattungen.

Im Perm ist eine erste Entfaltung der **Reptilien** zu beobachten. An ihrer Basis stehen die *Cotylosauria* (Stammreptilien) mit einem geschlossenen Schädeldach. Sie sind seit dem Karbon bekannt und starben Ende der Trias aus. Zu ihnen gehören die *Captorhinomorpha*, aus denen vermutlich alle höheren Reptilien hervorgingen. *Captorhinus* und *Limnoscelis* sind bekannte Gattungen. Generell verdrängten die Reptilien die Amphibien. Sie erwiesen sich als besser angepasst an trockene Lebensräume. Die Embryonalentwicklung in Ei-Hüllen (mit Amnion, Serosa und Allantois) sowie die Epidermis mit Stratum corneum sind zwei Merkmale, die ihnen das Überleben in Nadelwäldern und sogar in Wüsten ermöglichten. Der Süden der USA (Texas, Neu-Mexiko), Südafrika und Russland westlich vom Ural haben besonders reiche Funde früher Reptilien hervorgebracht. Der carnivore Pelycosaurier *Dimetrodon* („Texasdrache“), mittlerweile auch in Thüringen (nahe Gotha) gefunden, gehört zu den größten Formen dieser Zeit. Er besaß einen hohen Rückenkamm, der mit Thermoregulation in Verbindung gebracht wird. Ähnlich sah der pflanzenfressende *Edaphosaurus* aus, der in Nordamerika und Europa nachgewiesen wurde. Eine mitteleuropäische Besonderheit unter den Reptilien ist *Coelurosauravus* aus dem oberen Perm Thüringens. Das 15 cm lange, eidechsenartige Tier gilt als das erste Reptil mit Flugvermögen (Gleitflug).

2.2.6.2

Die Pflanzenwelt im Perm

Im Perm lässt sich wegen ausgeprägter Klimagradienzen eine deutliche Differenzierung der Vegetation in Florenprovinzen vornehmen. Die Klimagradienzen hingen mit mehreren Gebirgsketten zusammen, die z.B. mit dem Zusammentreffen von Gondwana und dem Old-Red-Kontinent entstanden waren. Unter den Florenprovinzen unterscheidet man im oberen Perm eine

südliche *Glossopteris*-Flora, eine Sibirische *Angara*-Flora und eine *Cathaysia*-Flora in den Tropen Südostasiens. Auf der Südhemisphäre wurden großblättrige Formen wie *Glossopteris* und *Gangamopteris* zu Kohle (Perm Kohle Australiens und Antarktikas, wo die größten Kohlevorkommen der Erde vermutet werden). Im Laufe des Perm wurde das Klima generell trockener und es erfolgten dann deutliche Veränderungen: Im Norden wurde der mittelgroße Nadelbaum *Walchia* zu einer dominierenden Form, im Süden entwickelte sich *Dicroidium*, eine Gymnosperme mit Gabelwedeln. Das Aussterben von Organismen war geologisch gesehen kein plötzliches Ereignis, sondern erfolgte in Etappen. Die Wälder waren artenärmer als die des Karbons; in größerer Entfernung vom Wasser war die Vegetation relativ spärlich. Farne und Farnsamer waren auf die unmittelbare Nähe von stehenden oder fließenden Gewässern beschränkt, z.B. der Baumfarn *Psaronius* (Abb. 2-46), der Farnsamer *Medullosa* (Abb. 2-44a), und *Autunia*, eine auch aus Rheinland-Pfalz (Trier, Söbernheim) bekannte Form. *Autunia conferta* gilt als Leitform für das Rotliegend Europas. Baumfarne (Marattiales) wurden bis 15 m hoch; ihre Wedel konnten 3 m Länge erreichen. Die Grenze zwischen Rotliegend und Zechstein markiert das Ende der Vorherrschaft der Gefäßsporen pflanzen und den Beginn der Dominanz der Nacktsamer. Der Rückgang der Gefäßsporen pflanzen wird nicht

nur mit dem zunehmend trockenen kontinentalen Klima, sondern auch mit Abkühlung der Erde in Verbindung gebracht. Die Bärlappgewächse starben Ende des Rotliegend fast völlig aus, auch die Cordaiten, die zeitweise im Rotliegend noch Waldbestände gebildet hatten (sowie letztlich Kohle), verschwanden. Schachtelhalme waren mit bis 15 m hohen Formen vertreten; *Calamitina*, *Stylocalamites*, *Eucalamites* und *Sphenophylales* waren häufig.

In der sehr trockenen und warmen Zechsteinzeit dominierten die verhältnismäßig gut an Trockenheit angepassten Coniferen, z.B. *Walchia* (*Lebachia*) und *Ernestiodendron*. *Walchia* war ein mittelgroßer Nadelbaum mit waagerechten, fiederartig verzweigten Ästen in mehreren Stockwerken. Mit seinen kurzen, dichtstehenden Nadeln ähnelte *Walchia* der bekannten Zimmertanne. Ein besonders häufiger Nadelbaum war *Ullmannia*. Seine tief eingesenkten Spaltöffnungen sind ein Hinweis auf Anpassung an Trockenheit. Erstmals erschienen Ginkgo-Gewächse.

Der vielleicht berühmteste mitteleuropäische permische Wald ist als „Versteineter Wald“ vor dem Naturkundemuseum von Chemnitz zu besichtigen (Abb. 2-46). Dabei handelt es sich um Reste von Cordaiten und Coniferen, die im frühen Perm in Waldmooren vorkamen. Cordaiten hatten im frühen Perm einen großen Anteil an der Vegetation.

EXKURS

Der Versteinerte Wald von Chemnitz

Einen der besten Einblicke in den Wald des Rotliegend vermitteln uns die Funde im Raum Chemnitz in Sachsen, die im **Museum für Naturkunde, Moritzstraße 20, 09111 Chemnitz** ausgestellt sind. Mit dem Rotliegend ging die Zeit der großen Schachtelhalme, Bärlappe und Farne, die im Karbon ihren Höhepunkt erreicht hatten, in Europa zu Ende. Jetzt traten Samenpflanzen auf, zunächst die zu den Nacktsamern gehören-

den Pteridospermae (Farnsamer), Cordaitinae und Coniferae. Letztere entwickelten sich im Perm zu wichtigen Florenelementen. Der Versteinerte Wald von Chemnitz spiegelt diese Umbruchphase in der Florentwicklung wider, in der die alte, feuchtigkeitsliebende Vegetation verschwindet und die neue, an zunehmende Trockenheit angepasste Flora zunimmt, die zum Teil Sukkulenz aufweist (z.B. der Riesenschachtelhalm *Calamites*)



EXKURS (Fortsetzung)

gigas und der Farn *Psaronius*), über ein tiefreichendes Wurzelsystem verfügt und resistente Samen entwickelt (Cordaiten, Coniferen).

Chemnitz liegt in einem Becken, das in Karbon und Rotliegend allmählich einsank und mit Abtragungsschutt und Resten der Vegetation der um-

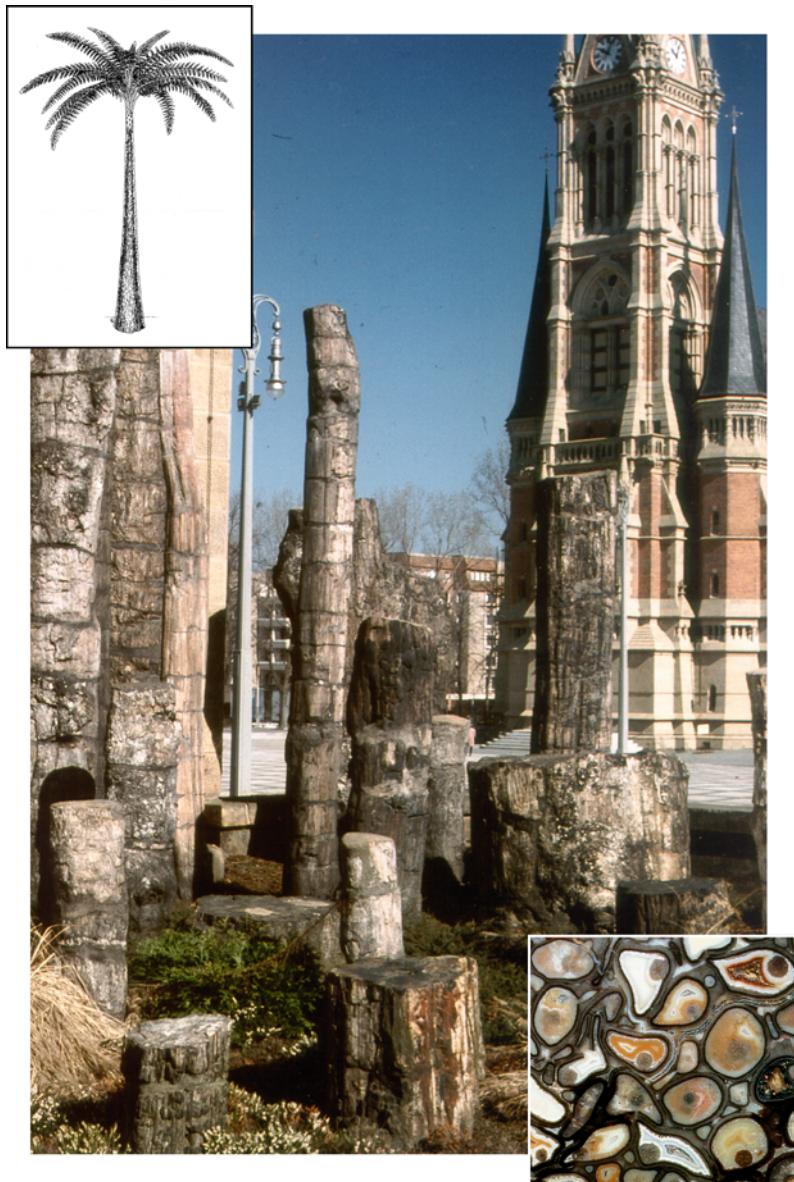


Abb. 2-46. Der Versteinerte Wald von Chemnitz. Verkieselte Stämme vor dem ehemaligen Museum für Naturkunde, das sich heute im großen Kultur- und Bildungszentrum der Stadt befindet. Insets: Rekonstruktion von *Psaronius* und Ausschnitt aus dem Luftwurzelmantel des verkieselten Baumfarnes. Jede Luftwurzel stellt einen kleinen Achat dar. Fotos Rößler (2000)

EXKURS (Fortsetzung)

liegenden Gebirge aufgefüllt wurde. Seit über 250 Jahren findet man hier versteinertes Holz. Seine organische Substanz wurde zu über 99% durch Kieselsäure bzw. Fluorit ersetzt. Die meisten Kieselholz-Vorkommen stehen in Zusammenhang mit gewaltigen Vulkaneruptionen. Die vulkanischen Auswurfmassen (Aschen, Tuffe) haben die Kieselsäure zur Versteinerung der Hölzer geliefert.

Wegen seiner prächtigen Farben (im Falle von Rottönen durch Eisenoxid bedingt) und seiner guten Polierbarkeit wurde das versteinerte Holz von Chemnitz schon im 18. Jh. zu Schmucksteinen verarbeitet. In Wagenladungen ging es an Mineralienkabinette und Schleifereien in Dresden. Am bekanntesten wurden die Stämme des Baumfarns *Psaronius* (auch als Starstein bekannt, **Abb. 2-46**).

Heute unterscheidet man über 80 fossile Pflanzenarten aus dieser Region aus einer Zeit von über 250 Mio. Jahren. Sie gehören überwiegend zu Schachtelhalmen, Farnen, Farnsamern, Cordaiten und Coniferen.

Die Mehrzahl der Kieselhölzer wird zu der Sammelgattung *Dadoxylon* gezählt. Ihr Holz ähnelt dem heutiger Araucarien. Der längste Stamm war über 26 m lang, als maximaler Durchmesser werden 3 m angegeben.

Der Baumfarn *Psaronius* besaß einen nach unten schlanker werdenden Stamm, der von einem Wurzelmantel umhüllt wurde, welcher nach unten an Breite zunahm und so zur Festigkeit beitrug. Auf Querschnitten sieht man außer dem Wurzelmantel bandförmige Leitbündel. Psaronien wurden bis zu 15 m hoch.

Baumförmige Schachtelhalme (*Arthropitys*, *Calamodendron*) erreichten über 10 m Höhe. Sie lebten vorwiegend in feuchten Regionen. Vermutlich noch ein wenig kleiner blieb Medullosa (**Abb. 2-44a**), wegen ihrer Wuchsform und Beblätterung zunächst als Farn angesehen, später aber als Samenpflanze erkannt.

Außerdem gab es in Karbon und Perm eine Vielfalt weiterer Lebensformen unter Farnen und Farnsamern, z.B. Lianen und Epiphyten (z.B. *Ankyropteris*, *Tubicaulis*).

2.2.6.3

Massenaussterben im Perm

Am Ende des Perm kam es zu der dramatischsten Katastrophe in der Geschichte der Organismen. Innerhalb von weniger als 1 Mio. Jahre sank der Meeresspiegel stark ab, und umfangreiche Flachmeer-Lebensräume fielen trocken. Extreme Klimaschwankungen, durch Vulkanausbrüche bewirkt, und Anstieg von Kohlendioxid und möglicherweise auch Methan förderten den Treibhauseffekt. Wenig später stieg der Meeresspiegel wieder an, und umfangreiche, gerade neu entstandene Lebensräume wurden überflutet. Über 90% aller Meerestiere fielen diesen Ereignissen zum Opfer. Es war die erste große Katastrophe nach der Eroberung des Landes durch Wirbeltiere, und auch diese sowie andere terrest-

rische Formen waren stark betroffen. Die Zeit der Calamiten und baumförmigen Bärlappgewächse war zu Ende gegangen.

Viele Charakterformen des Paläozoikums, z.B. Trilobiten, Graptolithen und Goniatiten starben aus. In der marinen Fauna verschwanden des Weiteren die spindelförmigen Fusulinen (Foraminifera), außerdem die Alt-Korallen (Rugosa) und wohl die Stromatoporiden. Stark reduziert wurden die Bryozoen, die sich jedoch später, insbesondere in der Kreide, zu einer riesigen Formenfülle entwickelten.

Unter den Brachiopoden verschwanden die korallenartig wachsenden, sehr dickschaligen Richthofenien und die mit langen Stacheln versehenen Productiden. Von den Ammonoiden überlebten nur wenige. Gigantostracen verschwanden, Crinoiden erlitten starke Verluste,

weniger dagegen Muscheln und Schnecken (unter denen jedoch die Bellerophontaea ausstarben).

In terrestrischen Lebensräumen erloschen die Palaeodictyoptera und ursprüngliche Orthoptera, Blattoidea und Odonata.

Entgegen früheren Ansichten war das Aussterbe-Ereignis am Ende des Perm „relativ plötzlich“ (weniger als 1 Mio. Jahre); es betraf Pflanzen und Tiere aller Gruppen und aller Regionen.

2.3

Mesozoikum (Erdmittelalter)

Auf das Perm, die letzte Periode des Paläozoikums, folgte ein neuer Abschnitt der Erdgeschichte, das **Mesozoikum**, das von 220 bis 65 Mio. Jahren vor heute dauerte. Es gliedert sich in Trias, Jura und Kreide. Die Bezeichnung Trias geht auf eine ursprüngliche Dreiteilung dieser Periode in Mitteleuropa in die Epochen Buntsandstein, Muschelkalk und Keuper zurück. Für die zweite Periode waren die Juragebirge in der Schweiz und in Süddeutschland namengebend (Jura bedeutet in keltischer Sprache das Waldgebirge), und nach der Schreibkreide, wie sie z.B. auf der Ostseeinsel Rügen zu Tage tritt, wurde die dritte Periode benannt.

Zu Beginn des Mesozoikums waren alle größeren Landmassen noch in dem Superkontinent Pangaea vereint, der das warme Klima dieser Zeit prägte. Man ist der Ansicht, dass global ein ausgeprägtes Monsunklima herrschte, etwa wie heute in Südasien. Es war durch den starken Gegensatz zwischen extrem trockener

und extrem niederschlagsreicher Jahreszeit gekennzeichnet („Megamonsun“), was auch durch Sedimente und Fossilien belegt wird. Pangaea grenzte an den Groß-Ozean Panthalassa (Abb. 2-47) und hatte eine solche Ausdehnung, dass sein Großteil weit entfernt vom Meer lag und niederschlagsarm (arid) war. Als riesiger, schätzungsweise 14 000 km langer Fluss erstreckte sich der Ur-Amazonas vom Ennedigebirge bis zur Panthalassa (Abb. 1-23); er floss also von Afrika nach Südamerika und mündete in den heutigen Pazifik. Im Laufe der Zeit wurde dieser Superkontinent durch eine eindringende „Meeresbucht“, das Tethys-Meer bzw. die Palaeo-Tethys, in einen Nord- und einen Südkontinent geteilt. Im Jura war dieser Vorgang abgeschlossen, und aus Pangaea waren Laurasia und Gondwana geworden. Im weiteren Verlauf des Mesozoikums kam es zum Zerfall in mehrere Teile, und durch tektonische Vorgänge entstanden seit der Kreide große Gebirgsketten, z.B. am Westrand Nord- und Südamerikas.

Nach dem letzten Massenaussterben im Perm waren marine und terrestrische Lebensräume erheblich verarmt. Viele Tiergruppen erholten sich von dieser Katastrophe nur langsam, und die Vielfalt des späten Perm wurde erst in der mittleren Trias wieder erreicht. Komplexe Riffe bildeten sich ca. 10 Mio. Jahre nach dem permischen Massenaussterben. Auch die Mollusken breiteten sich erneut aus (insbesondere die Ammoniten erlebten eine Blüte) und entwickelten eine viel größere Vielfalt als im Paläozoikum. Der Erfolg der Mollusken dauert bis heute an, und nach den Arthropoden sind die Weichtiere



Abb. 2-47. Die paläogeographische Situation an der Perm-Trias-Grenze: Durch die Akkretion von Sibirien, Kasachstan (Entstehung des Ural) und Nordchina entsteht der Superkontinent Pangaea. Am Nordostrand von Gondwana lösen sich Mikrokontinente (Türkei-Iran, Tibet = Kimmerische Terranes) und wandern über die Tethys nach Norden. Nach Scotese, Werthel (2006)

mit über 100 000 Arten die zweitgrößte Gruppe der rezenten Fauna. Der Schwerpunkt ihrer Entwicklung liegt nach wie vor im Meer, am artenreichsten sind die Schnecken.

Im terrestrischen Bereich machten die Reptilien eine einzigartige Entwicklung durch. Insbesondere die Formenvielfalt der Dinosaurier

und mariner Reptiliengruppen sowie die Größe vieler Formen fasziniert heute viele Menschen. Im Gegensatz zu den Reptilien blieben die Säugetiere des Mesozoikums unauffällig. In das Erdmittelalter fällt auch die Entstehung der Angiospermen, die Gymnospermen dominierten allerdings noch.

2.3.1 Trias

Nach dem großen Aussterben am Ende des Paläozoikums insbesondere Entwicklungsschübe bei Korallen und Landwirbeltieren. Riffbildung wird von *Scleractinia* übernommen, die bis heute wesentlich am Aufbau von Korallenriffen beteiligt sind. Es erscheinen die Säuger. Reptilien entwickeln sich zu beherrschenden Formen im Meer, auf dem Land und in den Lüften. Im Meer spielen *Crinoidea*, *Brachiopoden*, *Gastropoden* und vor allem *Bivalvia* eine bedeutende Rolle. Unter den *Ammonoidea* sind die Ceratiten wichtige Leitfossilien. Fossilien im südwestdeutschen Raum vermitteln uns einen Einblick in die marine Organismenwelt dieser Zeit. Die Pflanzenwelt wird von Nadelbäumen, Ginkgogewächsen und Farnen dominiert. Es entsteht die erste Zwitterblüte (bei *Bennettitales*). Die Trias endet mit einem Massenaussterben.

ÜBERSICHT

In der **Trias** (251–200 Mio. Jahre vor heute) teilte das Tethys-Meer – zunächst nur ein Golf und benannt nach der Schwester und Gattin des griechischen Meeresgottes Okeanos – langsam den nach Norden driftenden Riesenkontinent Pangaea in den späteren Nordkontinent Laurasia und den Südkontinent Gondwana. Ein Teil der Tethys-Sedimente wurde später als riesige Gebirgskette von den Pyrenäen über die Alpen, die Karpaten, den Kaukasus bis zum Himalaja aufgefaltet; deshalb sind diese Hochgebirge so fossiliendich. In der Trias herrschte ein warmes Klima.

In Mitteleuropa begann dieser Zeitabschnitt mit der Ablagerung des vor allem aus rötlichen Sandsteinen (Abb. 2-48) und Tonen bestehenden **Buntsandsteins** (251–240); ihm folgte der marine **Muschelkalk** (240–232) mit grauen Kalken und Tonen, dann der **Keuper** (232–200), dessen Gesteine meist tonig, aber auch sandig sind (Keuper von fränkisch „Kipper, Keiper“ für zerfallendes Gestein). Buntsandstein und Keuper

sind meist arm an Fossilien, sie sind überwiegend festländische Bildungen. Beim Muschelkalk handelt es sich um Meeresablagerungen. Große Entwicklungsschritte erfolgten bei verschiedenen Reptilien, z. B. Krokodilen, Dinosauriern und Flugsauriern. Die Dinosaurier waren so auffällige Tiere, dass das Mesozoikum auch als „ihr“ Zeitalter angesehen wird, zumindest aber als das der Reptilien. Einen guten Einblick in die mesozoische Organismenwelt, speziell die des Muschelkalks, kann man sich an verschiedenen Stellen in Mitteleuropa verschaffen. Der Muschelkalk findet schon lange als Werkstein Verwendung und prägt Kulturlandschaften und bekannte Gebäude, z. B. Orte in Franken, Stauferburgen an Neckar, Jagst und Kocher, den Dom zu Naumburg (Abb. 2-49), den Stuttgarter Hauptbahnhof und das Berliner Olympiastadion. 25 000 km² werden in Deutschland von den grauen Kalksteinen des Muschelkalkes geprägt, d.h. hier tritt er unmittelbar zutage.

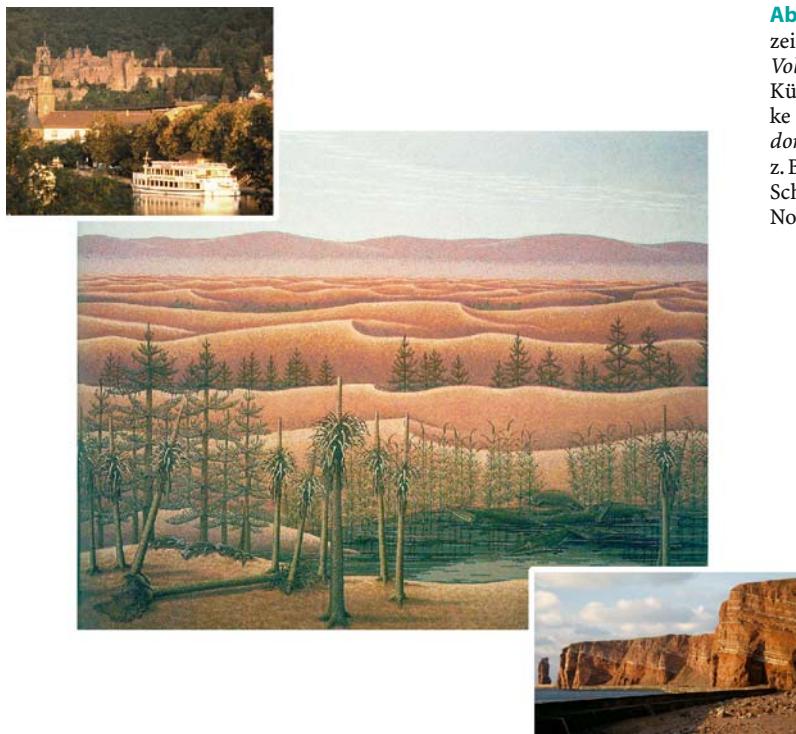


Abb. 2-48. Landschaft der Buntsandsteinzeit mit *Pleuromeia* im Vordergrund und *Voltzia* (weiter hinten) in den Augen eines Künstlers (Werner Weissbrodt). In der Senke liegen mehrere große Lurche (*Mastodonsaurus*). Roter Buntsandstein prägt heute z. B. Heidelberg (Inset: Heidelberger Schloss) und baut wesentliche Teile der Nordseeinsel Helgoland auf (Foto: K. Anger)

EXKURS

Mitteleuropa zu Beginn des Mesozoikums: Meerestiere im Germanischen Becken

Das heutige Mitteleuropa wurde in der Trias von einem großen Senkungsgebiet eingenommen, dem Germanischen Becken. Die Sedimente, die dieses Becken auffüllten, lassen eine deutliche Dreigliederung erkennen, die den Bergwerksdirektor von Friedrichshall, Friedrich August von Alberti 1834 veranlasste, die Schichtenfolge aus Buntsandstein, Muschelkalk und Keuper als Trias zu bezeichnen. Heute findet dieser Begriff allgemein Verwendung, wenn auch die Gliederung anderenorts nicht in der Weise hervortritt wie im süddeutschen Raum.

Eine besonders reichhaltige Fossilfauna ist aus dem subtropischen Muschelkalkmeer erhalten,

das als Randmeer der Tethys das Germanische Becken ausfüllte. Das **Muschelkalkmuseum Hagedorn**, Schlossstraße 11, 74653 Ingelfingen (nahe Heilbronn) vermittelt einen hervorragenden Einblick in die Organismenwelt Mitteleuropas vor 235 Mio. Jahren.

Die wohl auffälligsten Muschelkalkfossilien sind die Ceratiten (Abb. 2-49). Sie bewohnten mit vielen Gattungen die Meere der Trias, von denen allerdings im Muschelkalkmeer nur wenige heimisch wurden. Muscheln gehörten nach der starken Dezimierung der Brachiopoden Ende Perm zu den „großen Gewinnern“, besetzten viele Lebensräume, drangen in Meeresböden ein oder

EXKURS (Fortsetzung)



Abb. 2-49. Ansicht des Muschelkalkmeeres in den Augen eines Künstlers (Werner Weissbrodt). Direkt über den von Muschelbänken und Seelilien dominierten Meeresboden Pflasterzahnechsen (Placodontia), weiter oben

Cephalopoden (*Germanonutilus*), dazwischen Ganoidfische und Haie. Insets: Naumburger Dom und Steinernen Kern von *Ceratites*, einem im Muschelkalkmeer häufigen Ammoniten

bauten bisweilen mit Seelilien Riffe. Wesentlich beteiligt war die etwa eurogroße *Placunopsis ostracina* (Abb. 2-50), die mit ihrer rechten Klappe an der Unterlage festwuchs und meterhohe Riffe bildete. Die großwüchsige Schnecke *Undularia* gehört zu den häufigsten Bestandteilen der „Muschelkalkpflaster“, die im Muschelkalkmeer nach Stürmen abgelagert wurden (Sturmablagerungen = Tempestite). Die Stielglieder der Seelilien waren schon lange als Trochiten bekannt (Bonifatiuspennige, Sonnenräddchen, Hexengeld, Abb. 1-24a). Der zehnarmige *Encrinus liliiformis* (Abb. 2-51) ist eine besonders bekannte Form; man findet ihn unter anderem im Jagsttal bei

Crailsheim und auf dem Höhenzug des Elm bei Braunschweig. Dort bilden Trochitenkalke meterdicke Lagen, die auch als Baustein Verwendung fanden. Freyburg an der Unstrut ist klassischer Fundort der zwanzigarmigen Art *Chelocrinus carnalli* (Abb. 2-51).

Auch Fische lebten im Muschelkalkmeer in großer Vielfalt. Es dominierten die Actinopterygii. Die meisten muss man allerdings aus Einzelknochen, Zähnen und Schuppen rekonstruieren, die oft in großen Mengen angereichert wurden („bonebeds“). Über große Flächen erstreckt sich das Muschelkalk-Keuper-Grenz-Bonebed vom Hochrhein bis ins Thüringer Becken. Bei Crails-



EXKURS (Fortsetzung)

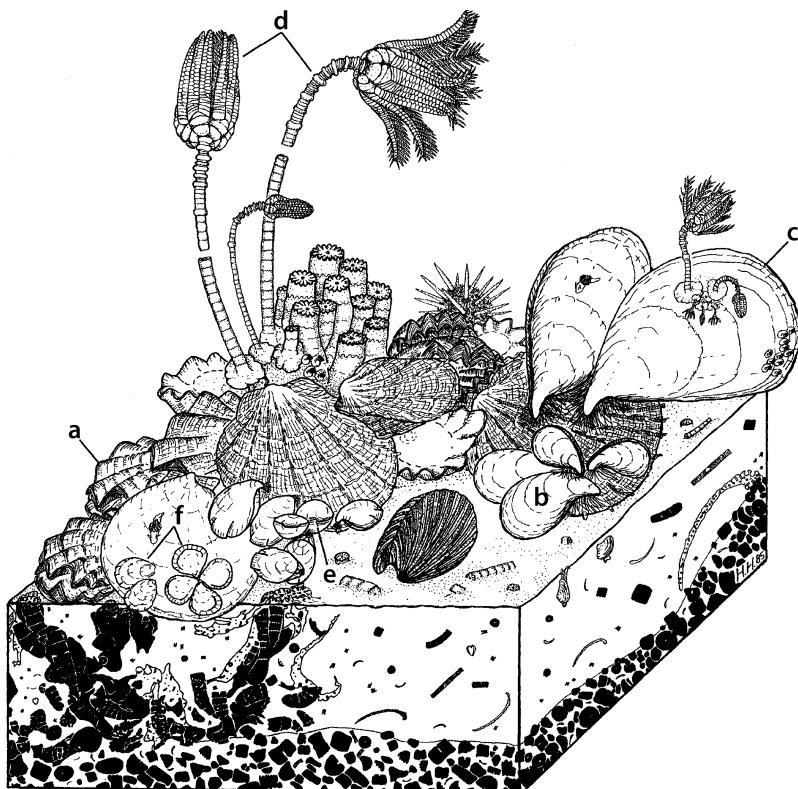


Abb. 2-50a-f. Benthos-Lebensgemeinschaft des Muschelkalkmeeres. Besonders auffallende Formen sind verschiedene Muscheln, z.B. **a** die austernartige Gattung *Enantiostreon* und Miesmuscheln (**b** *Mytilus*,

c *Myalina*) und Seelilien (**d** *Enocrinus liliiformis*). Wichtige Faunenelemente sind auch Brachiopoden (**e** *Coenothyris*) und die bisweilen riffbildende Muschel *Placunopsis* (**f**). Nach Hagdorn und Simon (1988)

heim (Baden-Württemberg) und Rothenburg ob der Tauber (Bayern) ist es besonders fossilreich.

Die ökologischen Nischen der heutigen Robben und Wale wurden im Muschelkalkmeer von Reptilien eingenommen. Die räuberischen Nothosaurier (**Abb. 2-52a**) und die schalenknackenden Placodontier (**Abb. 2-52b**) konnten sich noch am Land bewegen und legten hier auch ihre Eier ab, die viviparen Ichthyosaurier (S. 164) waren dagegen reine Wassertiere.

Nothosauria ernährten sich von Cephalopoden und Fischen. *Nothosaurus giganteus* war die größte Art, sie erreichte 5 m Länge.

Die etwa 1,5 m langen Placodontia (Pflasterzahnechsen) sind vorwiegend aus Mitteleuropa bekannte Formen mit meißelförmigen Greifzähnen und flachen, schwarzen oder dunkelbraunen Quetschzähnen zum Zerdrücken der Nahrung (z.B. Mollusken). Sie sind eine nur aus der Trias bekannte Gruppe; alle Funde stammen aus den Randgebieten des Tethys-Meeres. *Placodus gigas*

EXKURS (Fortsetzung)

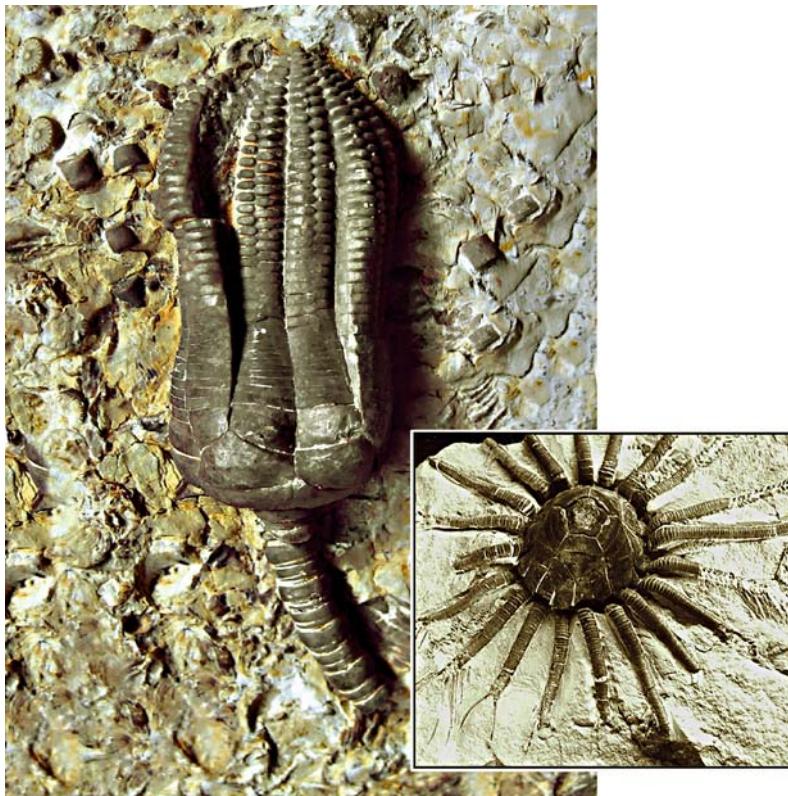


Abb. 2-51. Crinoidea (Seelilien). *Encriinus liliiformis*, Stiel und Krone in Seitenansicht. *Chelocrinus carnalli*, Krone mit ausgebreiteten Armen, ohne Stiel. Diese Sta-

chelhäuter wurden als „Blumen aus dem Steinbruch“ schon früh geschätzt und gehandelt

ist in Mitteleuropa die häufigste Art. Zur Nahrungssuche suchte *Placodus* wohl die küstennahen Muschelbänke auf, wo er Muscheln und andere Tiere mit Hartteilen (z.B. Krebse und Stachelhäuter) erbeutete. Eine andere Gattung (*Henodus*) wurde im Keuper von Tübingen gefunden. Sie erinnert durch ihren breiten Rückenschild (und einen entsprechenden Bauchschild)

auf den ersten Blick an Schildkröten. *Henodus* lebte wohl in Tümpeln oder Fließgewässern.

Ein besonders merkwürdiges Reptil ist der Giraffenhalssaurier (*Tanystropheus*, **Abb. 2-52c**), der 6 m Länge erreichte, wovon über die Hälfte auf den Hals entfiel. Er wurde z.B. bei Berlin (Rüdersdorf), Bayreuth, Jena und in den Tessiner Kalkalpen gefunden.



EXKURS (Fortsetzung)

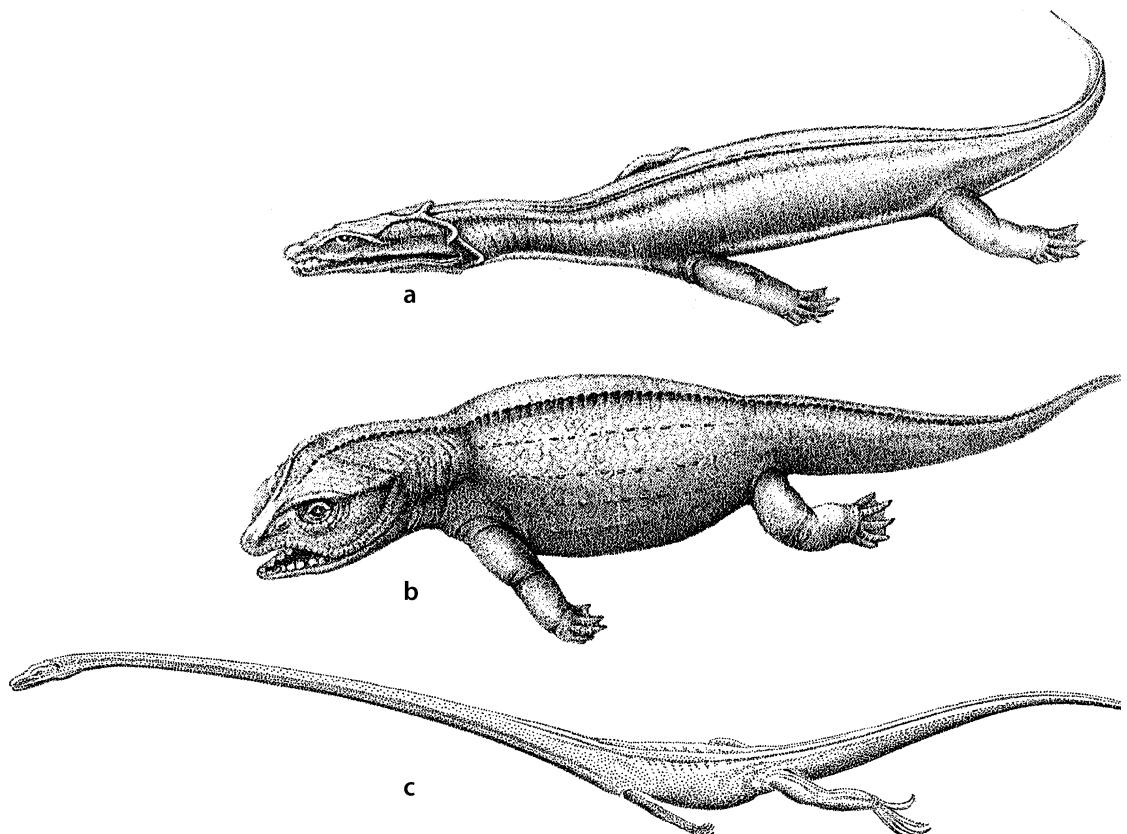


Abb. 2-52a-c. a Nothosaurier (*Nothosaurus*), b Placodontier (*Cyamodus*), c *Tanystropheus*. Nach Scheffold in Brinkmann (1994)

Die modernen riffbildenden Korallen, die **Scleractinia** (Madreporaria), entwickelten sich in vielfältiger Weise. Diese Gruppe umfasst einige solitäre und viele koloniebildende Gattungen. Heute bauen sie eines der reichsten Ökosysteme unserer Erde auf. Die frühen Scleractinia lebten in vergleichsweise tiefem Wasser. Im Gegensatz zur Mehrzahl der rezenten, vorwiegend im Flachwasser vorkommenden, riffbildenden (= hermatypen) Korallen haben sie also wohl nicht mit photosynthetisierenden Einzellern in Symbiose gelebt. Diese extrem wichtige symbiotische Beziehung ist erst später in der Trias oder im

Jura entstanden, als die Scleractinia große Riffe aufzubauen begannen. Das größte rezenten Riff ist das Große Barriereriff vor der Nordostküste Australiens. Es erstreckt sich über eine Länge von etwa 2300 km bei einer maximalen Breite von 300 km. Ein weiteres Merkmal mesozoischer und moderner Riffe ist ihre enge Assoziation mit Kalkalgen. Diese versehen die abgestorbenen Riffteile mit einer festen Kruste und schützen sie vor Zerstörung.

Schnecken und **Muscheln**, die vom permischen Massenaussterben weniger stark betroffen waren als viele andere Gruppen, wurden schon

in der unteren Trias und besonders in der folgenden Zeit zu dominierenden marin Organismen. Muscheln machten eine geradezu explosive Entfaltung durch. Sie übertrafen jetzt die Brachiopoden an Formenfülle. Eine wichtige Familie sind die Trigoniidae, von denen einzelne Formen noch heute leben. In der alpinen Trias und im germanischen Muschelkalk waren sie verbreitet und formenreich. Stratigraphisch wichtig sind die Myophorien. Gesteinsbildend in der alpinen Trias wurden die dickschaligen, bis zu 20 cm langen Megalodontidae, die im Tethys Meer verbreitet waren.

Die **Ammonoida** erholten sich nicht nur besonders rasch vom starken Rückgang am Ende des Perm, sondern erlebten jetzt sogar ihre größte Blütezeit. Man nimmt an, dass nur zwei Gattungen die permische Katastrophe überlebt hatten, und in der unteren Trias gab es bald mehr als 100 Gattungen. Einige lebten nur vergleichsweise kurz, manchmal weniger als 1 Mio. Jahre. Das machte sie zu wertvollen Leitfossilien. Die adaptive Radiation der Ammonoida ging wohl von *Ophiceras*, einem Nachfahren von *Xenodiscus*, aus. In unglaublicher Formenfülle bevölkerten diese „Ceratiten“ die Meere. Im germanischen Muschelkalkmeer war die Gattung *Ceratites* (Abb. 2-49) so häufig, dass man sie heute in vielen Steinbrüchen und auf Äckern, z.B. bei Braunschweig und im Thüringer Becken, findet.

Auch **Seeigel** entfalteten sich in starkem Maße in benthischen Lebensräumen des Muschelkalkmeeres. Generell war die Stachelhäuterfauna jedoch verarmt. Eine verbreitete Gruppe von Seelilien sind die Encrinidae (Abb. 2-51).

Wegen des großen Erfolges der Scleractinia, der Muscheln, Schnecken und Seeigel glich das benthische Leben des frühen Mesozoikums den heutigen Verhältnissen mehr als den paläozoischen. Noch fehlten allerdings die vielen modernen Arthropoden. In der Mitteltrias sind jedoch bereits einige Decapoda-Gruppen belegt, z.B. die „Ur-Languste“ *Pemphix*.

Im **Pelagial** entfalteten sich die Dinoflagellaten, die bis heute wichtige Bestandteile mariner Nahrungsnetze darstellen.

Ähnlich wichtig für die Stratigraphie und Parallelisierung triassischer Gesteine wie die Ammoniten sind die Conodonten.

Unter den **Fischen** dominierten die Actinopterygii, z.B. die Chondrostei mit *Gyrolepis* im Muschelkalk. Auch die Haie traten deutlicher hervor (*Acrodus*, *Hybodus*), einige waren Mollusken-Fresser. Die am besten erhaltene und individuenreichste Fischfauna des mitteleuropäischen Buntsandsteins ist von Durlach bei Karlsruhe und gleichaltrigen Schichten in den Vogesen bekannt.

Unter den **Amphibien** gab es sehr große Formen, z.B. den bis 4 m langen Labyrinthodontier *Mastodonsaurus* („Zitzenzahnsaurier“, so genannt wegen seiner eigenartig geformten Zähne), dessen Kopf über 1 m Länge erreichte. Der bislang längste Unterkiefer (1,4 m) wurde bei Kupferzell im Hohenloher Land (Baden-Württemberg) in einem „Saurier-Massengrab“ gefunden. Weitere Exemplare kennt man beispielsweise aus Thüringen (Bedheim, Hildburghausen). *Mastodonsaurus* war vermutlich ein träger Wasserbewohner, der nur gelegentlich an Land ging. Reste ähnlicher Labyrinthodontier wurden auch im Buntsandstein nachgewiesen. Aus dem Buntsandstein sind weiterhin *Capitosaurus* und *Trematosaurus* zu nennen. Einen Panzerlurchschädel kennen wir sogar aus dem Buntsandstein der Nordseeinsel Helgoland. Bis 5 m lang wurde *Koolasuchus*, den man in der Unterkreide Südaustraliens gefunden hat. Zu Beginn der Trias traten die ersten Froschlurche auf. *Triadobatrachus* aus triassischen Ablagerungen Madagaskars wird als besonders ursprüngliche Form aus der Fossilgeschichte der Anuren angesehen.

Auf die außerordentliche Entwicklung der **Reptilien** war schon oben hingewiesen worden. Zu Beginn der Trias erschienen die Thecodontia, i.A. kleine Formen mit grubenförmigen Vertiefungen (Alveolen) in den Kiefern, in denen die Zahnwurzeln steckten. Diese Tiere waren bald weltweit verbreitet. Sie sind die Grundgruppe der Archosauria, der beherrschenden Reptilien des Mesozoikums; hierher gehören u.a. auch die Dinosaurier (S. 154).

In der Trias gab es zahlreiche Meeresreptilien, z.B. die schon erwähnten Placodontia und Nothosauria. Beide Gruppen überlebten die Trias nicht.

Aus den Nothosauriern jedoch gingen die **Plesiosaurier** (Abb. 1-26b) hervor, die in mesozoischen Meeren später eine bedeutende Rolle einnahmen. Ihre frühesten Vertreter sind die in der Mitteltrias Europas und Amerikas belegten Plesiosaurier. Plesiosaurier waren Fischfresser und erreichten in der Kreide eine Länge von 12 m. Ihre Extremitäten waren Paddel.

Äußerlich fisch- oder delphinartig waren die **Ichthyosaurier** (Abb. 2-61) oder Fischechsen, die ebenfalls zuerst in der Trias erschienen. Ichthyosaurier lebten im offenen Ozean, waren schnelle, räuberische Schwimmer mit großen Augen und brachten lebende Jungen zur Welt. Ihre Schwanzflosse erfuhr auffallende Umformungen (Abb. 2-61).

Die letzte wichtige marine Reptilien-Gruppe der Trias – und des späteren Mesozoikums – waren die **Krokodile**. Noch in der Trias entwickelten sie sich zu Landtieren.

2.3.1.1

Therapsida (Säugetierähnliche Reptilien), Mammalia (Säugetiere)

Die **Therapsida** (=Theromorpha = Synapsida) sind eine alte Reptiliengruppe, die seit dem Karbon zu verfolgen ist und aus der Basisgruppe der Reptilien hervorgeht. Aus ihnen sind am Ende der Trias die Säugetiere entstanden. Alte, z. T. recht große Formen in Karbon und Perm waren die **Pelycosauria**, unter denen es Fleisch- und Pflanzenfresser gab. Jüngere Formen des späten Perm und der Trias waren die **Therapsida**, deren eine Untergruppe, die carnivoren Theriodontia, sich insgesamt zunehmend dem Säugeterniveau annäherte.

Säugetiere sind morphologisch-paläontologisch durch die Entstehung folgender Merkmale gekennzeichnet: sekundäres Kiefergelenk (zwischen Dentale und Squamosum), drei Gehörknöchelchen, einheitlicher Unterkiefer, heterodontes Gebiss, differenzierte Wirbelsäule, zwei Hinterhauptskondylen.

Die Extremitäten werden dem Körper seitlich angelegt und stehen nicht wie bei Reptilien seitlich von ihm ab. Paläontologisch nicht oder nur selten nachweisbar sind Säugetiermerkmale wie

Homoiothermie, Haarkleid, Viviparie und Milchdrüsen. Ursprüngliche Säugetiere legen noch Eier (Monotremen).

Innerhalb der **Theriodontia** sind vermutlich die triassischen Cynodontia die Ursprungsgruppe der Säugetiere. Aus der Trias sind echte Zwischenformen zwischen Reptilien und Säugern gefunden worden, z. B. in Südafrika *Diarthrognathus*.

Die ersten Säugetiere stammen aus der oberen Trias und sind somit älter als Vögel und Teleossteer. Während des ganzen Mesozoikums bleiben sie eine Gruppe kleiner Tiere, die im Schatten der großen mesozoischen Saurier stehen. Ihre Vielfalt war im Mesozoikum jedoch wesentlich größer als noch vor kurzer Zeit angenommen. Sie umfasste ganz unterschiedliche Gruppen wie z. B. die nagerähnliche Multituberculata und an eine subterrane Lebensweise angepasste Gruppen. Die Stammlinie der modernen Säugetiere (Trechnotheria) ist ab dem Oberen Jura zu verfolgen. Ihre Vertreter entsprechen am ehesten dem Typus des generalisierten Insektenfressers. Aus ihnen gehen in der basalen Kreide Metatheria und Eutheria hervor. Ganz neuartige Einblicke in die Säugerevolution eröffnen die spektakulären Skelettfunde aus der Unterkreide der Provinz Liaoning in Nordost-China.

Ab dem oberen Jura sind zwei große Gruppen der Säugetiere zu verfolgen, die **Prototheria** und die **Theria**. Von den **Prototheria** überlebten bis heute die Schnabeltiere und die Ameisenigel in Australien und Neuguinea. Beide legen noch Eier, die Schnabeltiere betreiben Brutpflege in einem Nest, die Ameisenigel in einem Brutbeutel. Beide besitzen Milchdrüsen.

Den **Theria** gehören die Beuteltiere (Metatheria = Marsupialia) und die **Placentalia** (Eutheria) an. Sie sind weit in die Kreide zurückzuverfolgen und gehen aus den Pantothenia der Übergangszeit Jura-Kreide hervor.

Die Beuteltiere sind heute auf Amerika (primär Südamerika), die östliche indonesische Inselwelt und Australien beschränkt. In der Kreide waren sie in Nord- und Südamerika, Asien und Europa verbreitet. Sie besiedelten Australien über eine Landbrücke von Südamerika, ihrem vermutlichen Ursprung, was durch Fossilfunde in der Antarktis bekräftigt wird.

2.3.1.2

Pterosauria (Flugsaurier)

Die **Flugsaurier** (Abb. 2-53) beherrschten den Luftraum von der späten Trias (*Eudimorphodon*) bis zur Kreide-Tertiär-Grenze, also über eine Zeitspanne von über 150 Mio. Jahren. Die Funde stammen fast alle aus marinen Ablagerungen, so dass gefolgert werden kann, dass sie wohl vor allem fliegende Bewohner der Küsten und des offenen Meeres waren. Die Pterosauria hatten ein leicht gebautes Skelett und einen typischen Archosaurierschädel, der die Tendenz zum Verschmelzen der Knochennähte zeigte. Die Verschiedenheit ihrer Gebisse spricht für unterschiedliche Nahrung und Ernährungsweisen. Die frühesten Formen wie *Eudimorphodon* (Abb. 2-53 a) hatten vielspitzige Zähne. Daraus entwickelten sich einheitlich gestaltete, einspitzige Zähne, die bisweilen nach vorne gerichtet waren (*Dorygnathus*, Abb. 2-54 b). Bei zahlreichen Flugsauriern sind die Zähne auf den vorderen Schnabelbereich konzentriert (*Gallopterus*, *Anhanguera*, *Tropeognathus*; Abb. 2-53 c). *Pteranodon*, *Tapejara* und *Quetzalcoatlus* sind zahnlos. Bei *Pterodaustro* und *Ctenochasma* bilden dagegen mehrere hundert dünne, dicht stehende Zähne ein Reusengebiss, das an die Barten von Wale erinnert. Die meisten Flugsaurier ernährten sich wahrscheinlich von Meerestieren. Im Fossil überlieferte Fischreste wurden bei *Eudimorphodon* und *Pterodactylus* nachgewiesen.

Der Rumpf der Flugsaurier war im Verhältnis zu den Flügeln klein und kompakt. Das breite Sternum, das an seinem Vorderende einen Fortsatz (Cristospina) aufwies, bot eine große Ansatzfläche für die Flugmuskulatur. Der Schultergürtel bestand aus Scapula und Coracoid. Diese waren nahtlos miteinander verwachsen. Bei späten Formen wie *Pteranodon* bilden die beiden Schultergürtelhälften einen geschlossenen Ring, der mit den Dornfortsätzen der Rumpfwirbelsäule in fester Verbindung steht. Dies ist von keiner anderen Wirbeltiergruppe bekannt. Die Hälfte bis etwa zwei Drittel der Länge des luftgefüllten Armskeletts macht der extrem verlängerte vierte Finger (Flugfinger) aus. An ihm ist die Flughaut aufgespannt, die sich entlang der

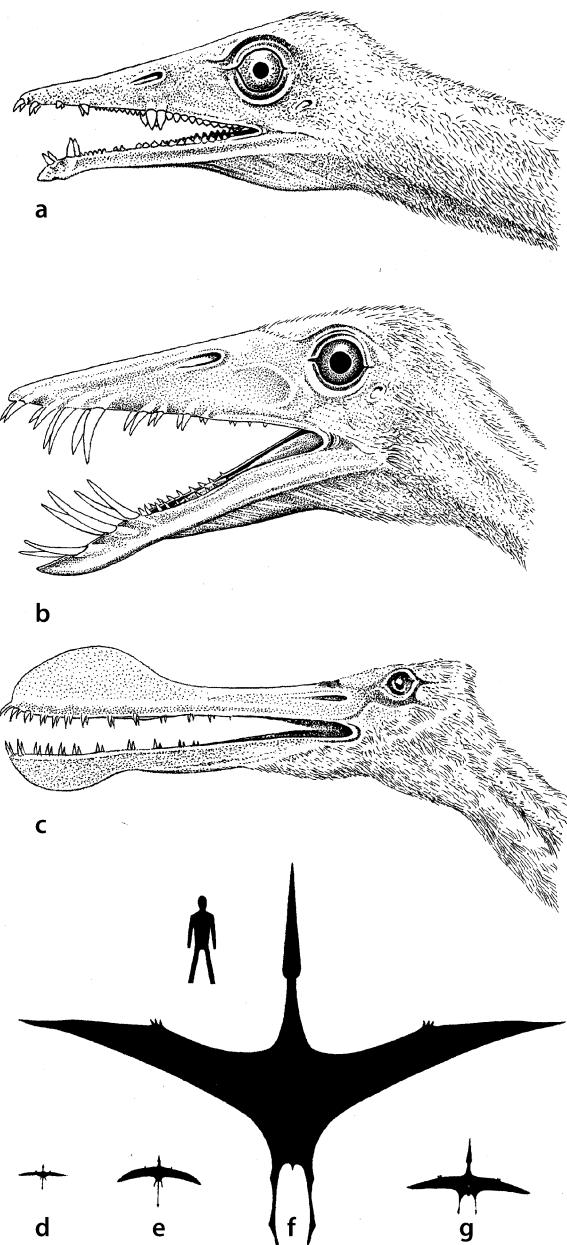


Abb. 2-53 a-g. Flugsaurier. **a-c** Rekonstruktion von Köpfen. **a** *Eudimorphodon*, **b** *Dorygnathus*, **c** *Tropeognathus*, **d-g** Flugbilder im Vergleich zur Größe eines Menschen, **d** *Eudimorphodon*, **e** *Rhamphorhynchus*, **f** *Quetzalcoatlus*, **g** *Pterodactylus*. Nach Wellnhofer (1991)

Körperflanken bis zum Knie erstreckt. Die anderen drei Finger sind klein und weisen Krallen auf. Der fünfte Finger fehlt. Zwischen den relativ schwachen Beinen spannt sich ebenfalls eine Flughaut (Uropatagium), die zur Steuerung genutzt wurde. Bei den kurzschwanzigen Formen ist der Schwanz völlig in die Flughaut integriert, bei den langschwanzigen ragt er weit über sie hinaus und trägt an seinem Ende ein vertikal stehendes Hautsegel. Die riesigen Flugsaurier der Oberkreide waren vermutlich Segelflieger. Es ist anzunehmen, dass die kleinen Arten aktiv fliegen konnten (Ruderflug) und entsprechend wendig waren. Am Boden bewegten sich die Flugsaurier auf allen Vieren (quadruped) fort, wobei der Flugfinger zum Körper hin eingeklappt wurde (Abb. 1-32b). Fossilisierte Flugsaurierfahrten belegen diese Fortbewegungsweise. Die großen Flugsaurier landeten wie heutige Albatrosse wahrscheinlich nur selten, etwa zum Brüten.

Das Gehirn der Flugsaurier war relativ groß. Die Riechanteile sind klein, während die optischen und bewegungskoordinatorischen Anteile groß sind.

Wahrscheinlich waren die Flugsaurier hoch aktive und warmblütige Lebewesen, die vollständig getrennte Herzhälften und ein effizientes Atmungssystem besaßen. Dafür spricht auch der Nachweis von 2–3 mm langen, haarähnlichen Strukturen, die bei einigen Flugsaurierfossilien überliefert sind.

In systematischer Hinsicht werden zwei Hauptgruppen unterschieden:

- **Rhamphorhynchoidea** (Langschwanzflugsaurier, Abb. 2-53d,e): Späte Trias, Jura; Flügelspannweite 0,3–1,75 m, langer Schwanz, meist zahlreiche Zähne, Hinterhauptsloch weist nach caudal, Flugfinger macht etwa zwei Drittel der Flügellänge aus. Eudimorphodontidae, Campylognathoididae, Dimorphodontidae, Rhamphorhynchidae, Anurognathidae.
- **Pterodactyloidea** (Kurzschwanzflugsaurier, Abb. 2-53f,g): Oberer Jura, Kreide; Flügelspannweite 0,3–12 m, kurzer Schwanz, unterschiedliche Gebissarten, auch zahnlose Formen, Hinterhauptsloch weist

nach caudoventral, Flugfinger macht etwa die Hälfte der Flügellänge aus. Pterodactylidae, Germanodactylidae, Gallopterygidae, Ctenochasmatidae, Pterodaustriidae, Dsungariptidae, Ornithocheiridae, Criorbynchidae, Ornithodesmidae, Anhangueridae, Tapejaridae, Azhdarchidae, Nyctosauridae, Pteranodontidae.

2.3.1.3

Dinosauria

Keine andere Gruppe ausgestorbener Tiere hat so viel Interesse in weiten Kreisen der Bevölkerung hervorgerufen wie die Dinosaurier. Heute gibt es eine Reihe von Museen mit sehr guten Ausstellungen (Abb. 2-54a, Senckenberg-Museum in Frankfurt/Main) und Sauriertrittfährten, Ausgrabungsstätten (Abb. 2-54b), die für die Öffentlichkeit zugänglich sind, und auch Freilichtmuseen, in denen Modelle von Dinosauriern zu bewundern sind, z.B. in Münchehagen (bei Hannover) und in Kleinwelka (Bautzen, Abb. 2-54c).

Die Dinosaurier umfassen eine Fülle landlebender mesozoischer Reptilien (Abb. 2-55, 2-56), die z.T. sehr groß wurden und das dominierende Element der damaligen terrestrischen Fauna waren. Diese vielseitigen und anpassungsfähigen Reptilien entstanden vor ca. 230 Mio. Jahren und starben vor ca. 65 Mio. Jahren aus. Sie existierten also ungefähr 165 Mio. Jahre. Über 500 Arten sind bisher bekannt geworden. Sie entwickelten sich nach ihrem ersten Auftreten – die ältesten Funde stammen aus NW-Argentinien – außerordentlich schnell in verschiedenen Richtungen. Dinosaurier unterscheiden sich von anderen Reptilien u.a. durch ihre Beinstellung. Während Echsen mit seitlich abgespreizten Extremitäten laufen, werden die Beine der Dinosaurier wie bei Vögeln und Säugetieren unter dem Körper in einer senkrechten Ebene vor und zurück bewegt (parasagittale Beinstellung). Dies wird als wichtige Voraussetzung für schnelles und vor allem ausdauerndes Laufen über große Distanzen betrachtet. Es gilt inzwischen als sicher, dass zumindest bestimmte Vertreter aus der Gruppe der Theropoden, die evolutionär zu den Vögeln überleiten, warmblütig

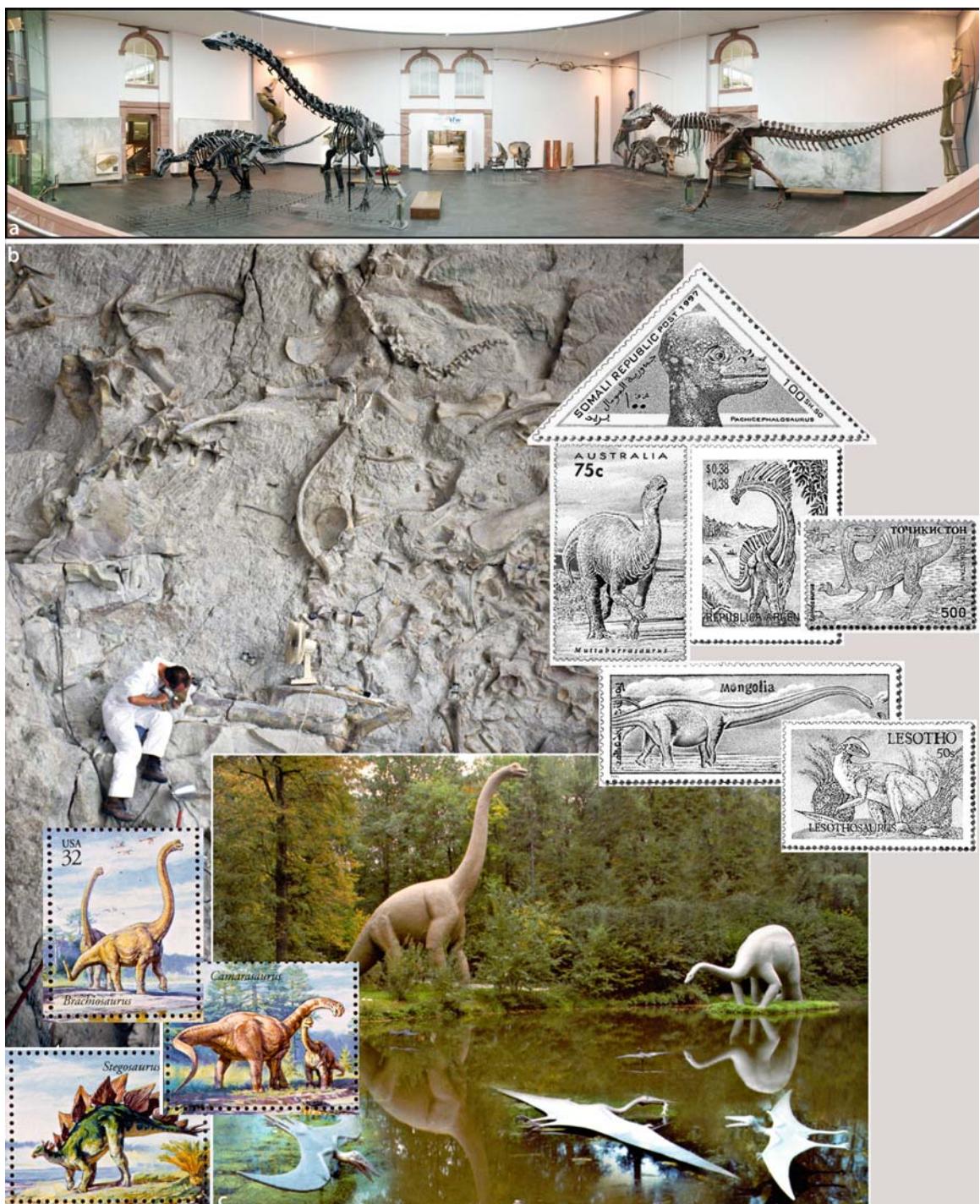


Abb. 2-54 a-c. Dinosaurier im Museum, am Fundort, auf Briefmarken und im Freiluftpark. **a** Senckenberg Museum (Frankfurt/Main), **b** Fundstätte im Dinosaurier-Nationalmonument (USA), **c** Saurierpark Kleinwelka. Foto **a** Herkner

(endotherm) waren. Fossilfunde von Federn bzw. federähnlichen Strukturen bei *Sinosauroptryx*, *Caudipteryx*, *Beipiaosaurus*, *Sinornithosaurus*, *Cryptovolans*, *Microraptor* und anderen deuten in die selbe Richtung. Einige Merkmale am Skelett weisen darauf hin, dass zumindest die Vertreter aus dieser Gruppe über ein Lungen-Luft-sack-System wie heutige Vögel verfügten, mit dem eine entsprechend hohe Respirations- und Ventilationsleistung verbunden war.

Nach der Form ihres Beckens werden die Dinosaurier in zwei Hauptgruppen unterteilt, die Saurischia (Echsenbecken-Dinosaurier) und die Ornithischia (Vogelbecken-Dinosaurier) (Abb. 2-55 a). Diese Bezeichnungen sorgen häufig für Verwirrung, da das Vogelbecken, anders als der Name vermuten lässt, tatsächlich mehr Ähnlichkeit mit dem der Saurischia zeigt als mit dem

der Vogelbecken-Dinosaurier. Jede Beckenhälfte besteht aus drei Elementen, Ilium, Ischium und Pubis (Abb. 2-55 b, c). Alle drei Knochen haben Anteil an der Hüftgelenkpfanne (Acetabulum). Von dort aus weisen sie in drei Richtungen. Das Ilium, das die Verbindung zur Wirbelsäule herstellt, weist nach oben, das Ischium schräg nach hinten und das Pubis schräg nach vorn. Dies ist auch bei der Mehrzahl der Saurischia der Fall. Bei Vögeln weist das Pubis dagegen nicht schräg nach vorn, sondern wie das Ischium schräg nach hinten und liegt diesem unmittelbar an. Bei denjenigen Vertretern der Saurischia, die in enger verwandtschaftlicher Beziehung zu den Vögeln stehen, ist dies in gleicher Weise der Fall. So-wohl bei Vögeln als auch bei den Saurischia stehen die Ilia senkrecht und die Muskelansatzflächen der Extremitäten weisen nach außen. Bei

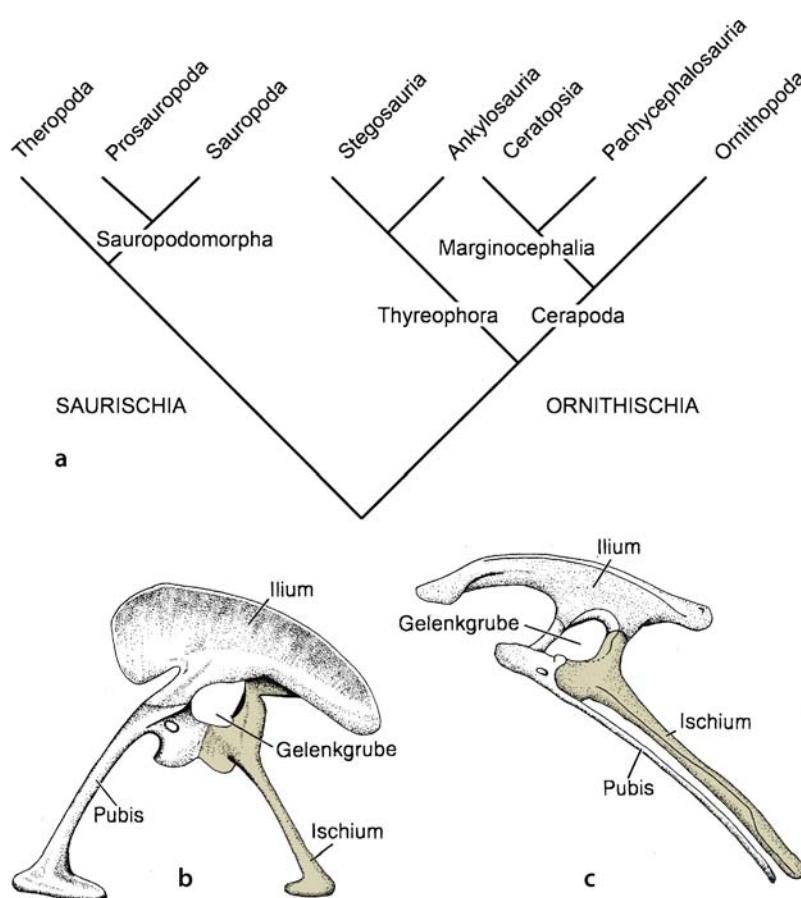


Abb. 2-55 a-c. a Phylogenetische Beziehungen der Dinosaurier, **b** Saurischia-Becken, **c** Ornithischia-Becken. Der Aufbau der Gelenkgrube für den Oberschenkelknochen ist noch unbekannt

den Ornithischia stehen die Ilia dagegen eher waagerecht und die Muskelansatzflächen weisen nach unten. In dieser biomechanisch bedeutenden Hinsicht ist das Becken der Ornithischia, der so genannten Vogelbecken-Dinosaurier, völlig anders konstruiert als das der Vögel. Die einzige Gemeinsamkeit des Beckens der Ornithischia mit dem der Vögel besteht in dem bei diesen ausnahmslos schräg nach hinten weisenden Pubis.

Manche Dinosaurier besaßen offensichtlich ein hochentwickeltes Sozialleben. Dies wird vor allem für Dinosaurier der Kreidezeit vermutet. Dazu gehört auch z.B. koloniales Brutverhalten und Betreuung der aus den Eiern geschlüpften Jungtiere (*Maiasaura*). Bei anderen Formen (z.B. *Troodon*) verließen die Jungen vermutlich sofort nach dem Schlüpfen das Nest und wurden nicht betreut. Man geht heute davon aus, dass alle Dinosaurier eierlegend waren (Abb. 2-56).

Insbesondere aus der Mongolei und aus Südfrankreich kennt man fossile Dinosaurier-Gelege. In manchen Fällen steht die Artzugehörigkeit der Eier fest. So hatte der Theropode *Oviraptor* aus der Mongolei bis 20 cm lange Eier, die zu 30–35 Stück in Nester abgelegt wurden. Man fand zudem Skelette von Embryonen in den Eiern. Die Sauriereier der Provence (Aix-en-Provence, Montpellier) sind nicht mit Sicherheit zuzuordnen; vermutlich gehören sie zu *Hypselosaurus*.

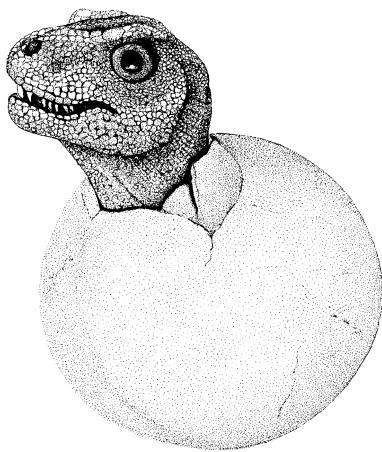


Abb. 2-56. *Tyrannosaurus* schlüpft aus der Eischale

Saurischia: Der Bau des Beckens begünstigte die Entwicklung großer Muskeln für die Bewegung der Beine, die meist viel größer waren als die Arme. Die ältesten bekannten Formen waren biped und carnivor, jedoch entstanden später neben großen bipeden Formen auch große quadrupede. Die Saurischia lassen sich in die überwiegend quadrupeden Sauropodomorpha und die bipeden Theropoda gliedern. Zu den ursprünglichsten Theropoden zählen *Eoraptor* (Obertrias, Argentinien, 1 m) und die Herrerasauria, die ursprüngliche und abgeleitete Merkmale aufweisen (*Herrerasaurus*, Obertrias, Südamerika, 3–4 m).

- a. **Theropoda:** Generell biped, nahezu ausschließlich carnivor, Obertrias bis Oberkreide. *Eoraptor* + Herrerasauria + Ceratosauria + Tetanurae
1. **Ceratosauria:** Nicht umstrittene Einheit. Obertrias bis Oberkreide. Frühe Formen (Coelophysoidea, Obertrias bis Unterjura) relativ klein, 90 cm (z.B. *Podokesaurus*) bis maximal 6 m (*Dilophosaurus*). Späte Formen (Abelisauridae) bis 9 m (z.B. *Carnosaurus*). Vier Finger. Älteste Vertreter *Coelophysis* (Obertrias, Nordamerika) und *Liliensternus* (Obertrias, Europa). *Coelophysis* ist durch mehr als 100 zum Teil vollständige Skelette dokumentiert. Ansonsten vergleichsweise schlecht überlieferte Gruppe.
2. **Tetanurae:** Systematische Einheit, die sowohl die Vögel als auch all die Theropoden umfasst, die näher mit den Vögeln als mit den Ceratosauriern verwandt sind. Tendenz zur Pneumatisierung des Schädels, höchstens drei Finger, reduzierte Fibula, Schwanz durch verknöcherte Sehnen versteift, Unterjura bis Oberkreide (ohne Vögel). Carnosauria + Coelurosauria (Ornithomimosauria + Maniraptora).
- 2.1 **Carnosauria:** Selten kleine, bis 1,5 m (*Itemirus*) messende, meist große, bis 14 m (*Gigantosaurus*) lange Fleischfresser mit mächtigem Gebiss. Jura und Kreide. Allosauridae, Sinraptoridae, Carcharodontosauridae, Iitemiridae, Dryoptosauridae.
- 2.2 **Coelurosauria:** Gruppe, die ursprünglich nur kleine, leicht gebaute Theropoden mit hohen Knochen umfasste, inzwischen aber auch

die riesigen Tyrannosauriden enthält. Zusammengefasst werden hier alle Tetanurae, die näher mit den Vögeln als mit den Carnosauriern verwandt sind. Jura und Kreide. Ornithomimosauria + Maniraptora.

Ornithomimosauria: Straußähnlich wirkend, bis zu 6 m lang (*Gallimimus*). Kiefer zahnlos. Leicht gebaute Tiere mit langen Hälzen. Das Schambein (Os pubis) weist schräg nach vorne. Vermutlich omnivor. Ornithomimidae, Garudimimidae, Harpymimidae.

Maniraptora: Kleine, nur 70 cm lange (*Microaptor*, China) bis mittelgroße, seltener große bis 12 m messende (*Tyrannosaurus* (Abb. 2-57a), *Therizinosaurus*) Dinosaurier. Kennzeichnend sind der halbmondförmige Handwurzelknochen und die meist verlängerten Finger. *Therizinosaurus* war wahrscheinlich ein Pflanzenfresser. Mit seinen sichelförmigen, 60 cm langen Krallen zog er vermutlich Äste nach unten, um an die Blätter zu gelangen. Zahlreiche Funde von Fossilien mit federähnlichen Strukturen weisen darauf hin, dass die Mitglieder der gesamten Gruppe zumindest teilweise oder wenigstens im juvenilen Stadium befiedert waren. Bei *Dilong*, dem etwa 1,6 m großen, ältesten Tyrannosauriden aus der Unterkreide, sind schon federähnliche Strukturen nachgewiesen. Bei den zu den Vögeln überleitenden Formen wie den Dromaeosauriden (*Velociraptor*, *Deinonychus*; Abb. 2-57b) sind die Femora kurz und das Os pubis steht schräg nach hinten. Die Dromaeosauriden besaßen an der 1. Zehe eine sickelartige Kralle, die extrem nach hinten geklappt werden konnte. Mitteljura bis Oberkreide. Tyrannosauridae, Dromaeosauridae, Troodontidae, Caenognathidae, Oviraptoridae, Ingeniidae, Compsognathidae, Therizinosauridae, Scansoriopterygidae, Avialae (Archaeopterygidae, Aves). *Tyrannosaurus rex* (Abb. 2-57a) aus der Kreide von Montana (USA) hat als 6 m hoher und bis 15 m langer Raubsaurier besondere Berühmtheit erlangt. Seine bis 18 cm langen (bananengroßen) Zähne hat er wohl in seine Saurier-Opfer geschlagen, die er mit den Hinterextremitäten gepackt hatte. Die Vorderextremitäten sind sehr klein und tra-

gen nur zwei Finger. Mit ihnen konnten die Tiere wohl nicht den Mund erreichen. Mittlerweile kennt man die Bissspuren von *Tyrannosaurus* in fossilen Knochen und wohl auch seine Faeces. Ein 44 cm langer Koprolith aus der Kreide des kanadischen Saskatchewan, welches an Montana grenzt, der zum erheblichen Teil Knochenfragmente enthielt, wird diesem Raubsaurier zugeordnet. Noch ist die Diskussion nicht abgeschlossen, ob *Tyrannosaurus rex* wirklich ein Jäger oder ob er ein Aasfresser war, ob er sich eher rasch oder langsam bewegt hat.

1. Sauropodomorpha: Im Gegensatz zu den Theropoden waren die Vertreter der Sauropodomorpha (Trias bis Kreide) quadruped und generell Pflanzenfresser. Kennzeichnend für diese Gruppe sind der lange Hals und der lange Schwanz, der im Vergleich zum tonnenförmigen Körper kleine Schädel sowie die bei den späten Formen häufig enorme Körpergröße (bis 40 m).

Prosauropoda: Die ältesten Vertreter der Sauropodomorpha werden als Prosauropoda (Obertrias bis Unterjura) zusammengefasst. Es waren die ersten pflanzenfressenden Dinosaurier. Zu dieser Gruppe gehören Formen unterschiedlicher Größe wie *Thecodontosaurus* (2,6 m, England) und *Plateosaurus* (10 m, Europa). Bei den nur 20 cm großen Individuen von *Mussaurus* (Patagonien) handelt es sich um Funde von frischgeschlüpften Jungtieren. Kennzeichnend für die Prosauropoden ist eine große, gekrümmte Daumenkralle. Hals- und Schwanz sind im Verhältnis zum Körper nicht so lang wie bei den Sauropoden. Die Vorderbeine sind deutlich kürzer als die Hinterbeine, so dass bei den kleineren Formen von einer Neigung zur Bipedie ausgegangen wird.

Plateosaurus (Abb. 2-58) war in der oberen Trias (Keuper) Europas verbreitet. Der erste Fund stammt von Heroldsberg bei Nürnberg; heute sind Trossingen (im südlichen Baden-Württemberg) und Halberstadt (nordöstlich vom Harz) und Frick (Schweiz) mit Skelettresten von über 120 Tieren die ergiebigsten Fundstellen. *Plateosaurus* war im Keuper wohl eines der häufigsten großen Landtiere und

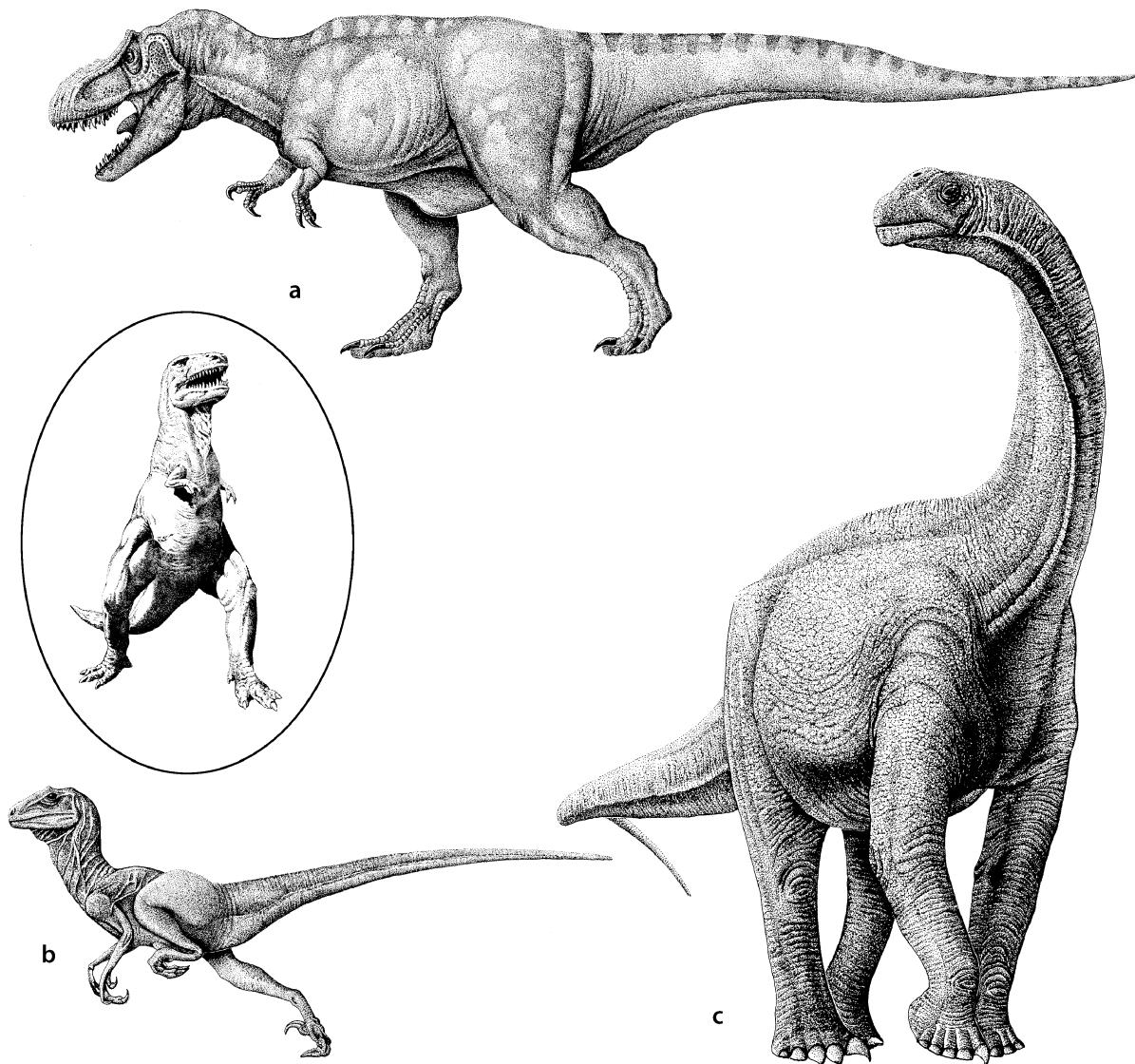


Abb. 2-57 a-c. a *Tyrannosaurus*: neben einer neueren Rekonstruktion eine ältere (eingekreist), b *Deinonychus*, c *Camarasaurus*

der dominierende Pflanzenfresser; allein aus Deutschland kennt man seine Reste von etwa 30 Fundstellen, dazu kommen weitere, z. B. in der Schweiz und in Frankreich.

Plateosaurus hatte kräftige Hinter- und schwächeren Vorderextremitäten und konnte sich vermutlich auf allen Vieren sowie biped fortbewegen. Der größte Teil seiner Länge von

maximal 10 m entfiel auf Hals und Schwanz, der Kopf war relativ klein. Wegen der Häufigkeit der Fossilfunde an manchen Orten glaubt man, dass sich *Plateosaurus*-Herden ähnlich verhalten haben wie Großsäuger-Herden in der heutigen Savanne Afrikas. Ihr mächtiges Rumpfvolumen deutet zudem auf große Verdauungsorgane und Pflanzennahrung hin.

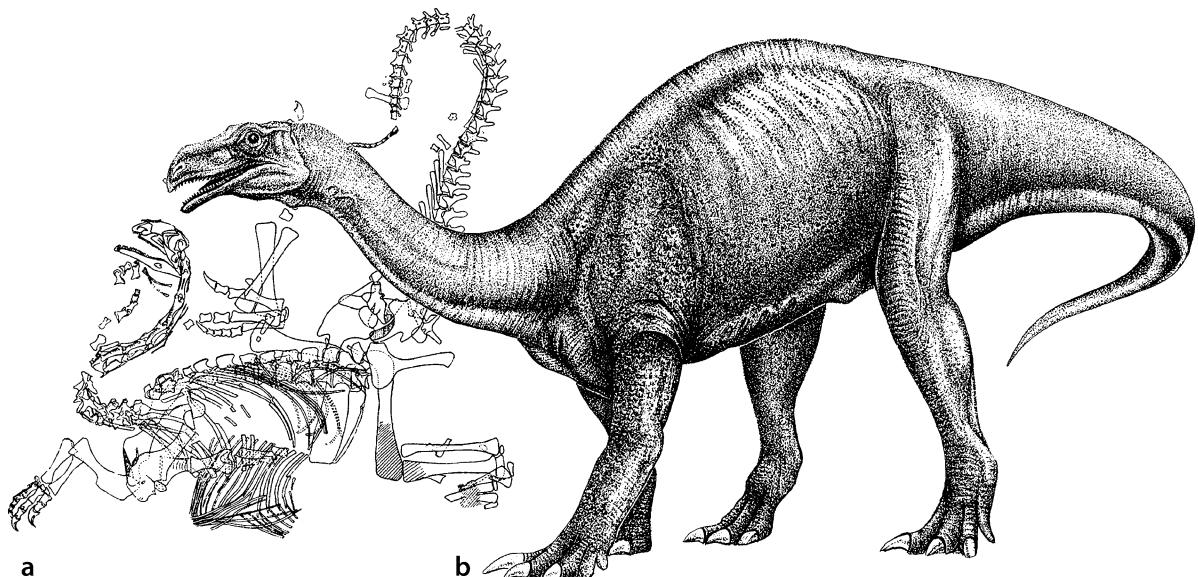


Abb. 2-58. *Plateosaurus*-Skelett in Fundlage und Rekonstruktion. Nach v. Huene (1928), Scheffeld (2001)

Plateosaurus-Skelette sind in mehreren Museen Deutschlands zu besichtigen, z. B. in Halberstadt und Trossingen, Göttingen, Stuttgart, Frankfurt und Berlin und werden bisweilen mit Lokalnamen belegt (Halberstädter Saurier, Schwäbischer und Fränkischer Lindwurm).

2. Sauropoda: weltweit, Trias und Kreide. Quadrupede, z. T. riesige Pflanzenfresser von bis zu 40 m Länge und 80 t Gewicht (*Seismosaurus*, *Argentinosaurus*). Zu ihnen zählen die größten landlebenden Tiere, die je auf der Erde gelebt haben. Die ältesten Vertreter wie *Antetonitrus* (Obertrias) und die *Vulcanodontidae* (Unter- bis Mitteljura) unterscheiden sich in ihrer Größe und ihren Proportionen nicht wesentlich von den Prosauropoden. Die Vorderextremitäten sind jedoch bereits deutlich länger, so dass das Längenverhältnis zwischen Vorder- und Hinterbeinen ausgewogener erscheint. Bei den späteren Formen können die Hälse und Schwänze enorme Längen erreichen. Bei *Seismosaurus* misst allein der Schwanz 26 m. Die Wirbelkörper waren insbesondere bei den Diplodociden mit Hohlräumen versehen, die beim lebenden Tier vermutlich mit Luft gefüllt waren. Diese Leichtbauweise ermöglichte wohl erst die enorme Verlängerung der Hälse.

Zudem besaßen sie Halsripen, die als dünne Stäbe in Längsrichtung an der Unterseite des Halses zur Stabilisierung beitrugen. Mit den langen Hälsen konnten die Sauropoden die Blätter bzw. Nadeln an hohen Zweigen der damals verbreiteten Coniferen, Farnen, Cycadeen und Ginkgobäumen erreichen. Diese wurden mit den Frontzähnen abgerupft und unzerkaut verschlungen. Die Art der Bezahlung erlaubte kein Zerkleinern der Pflanzenteile. Selbst die größten Sauropoden mussten einst aus einem Ei schlüpfen, das wohl nicht wesentlich größer als 30 cm lang war. Unumstritten ist, dass es sich bei den Sauropoden um Herdentiere handelte. Dies ist durch sehr viele überlieferte Fährten von Tieren unterschiedlicher Altersstadien nachgewiesen. Zur Zeit werden 10 Familien unterschieden.

Im Jahre 2006 wurde der bisher kleinste Sauropode aus der Nähe von Goslar (Harz) beschrieben: der bis 6 cm lange *Europasaurus*. Er lebte im späten Jura in einer Region mit vielen Inseln.

Die ältesten, vergleichsweise kleinen und relativ kurzhalsigen Vertreter der Sauropoden zählen zu den *Vulcanodontidae* (Unter- bis Mitteljura)

und **Cetiosauridae** (Unterjura bis Unterkreide). **Brachiosauridae** (Mitteljura bis Oberkreide): senkrecht aufgerichteter Hals, verlängerte Vorderbeine und schräg nach hinten abfallender Rücken. *Brachiosaurus* (Oberjura, 12 m hoch, 22,5 m lang, Gewicht ca. 50 Tonnen; ein montiertes Skelett befindet sich im Naturkundemuseum in Berlin, als Modell auf Abb. 2-54c links zu sehen). **Diplodocidae** (Mitteljura bis Oberkreide): Gruppe leicht gebauter Tiere mit im Vergleich zum Rumpf extrem langen Hälsen und Schwänzen. Waagrechte Halshaltung. Körperlängen von 30 bis 40 m Länge sind keine Seltenheit (*Seismosaurus*, *Supersaurus*, *Amphicoelias*). Nach hinten verlagerte Nasenöffnungen, die früher als Beleg für eine aquatische Lebensweise galten. Rückenlinie mit Hornstacheln. *Diplodocus* (Oberjura, Nordamerika, 27 m, 12 Tonnen, ein Originalskelett steht im Senckenberg-Museum in Frankfurt (Abb. 2-54a), ein Modell ist auf Abb. 2-54c rechts abgebildet). *Apatosaurus* (Oberjura, Nordamerika, 21 m, gedrungener als *Diplodocus*). **Camarasauridae** (Oberjura bis Unterkreide): relativ kurzhalsige, gedrungene Formen mit kurzem, hohem Schädel und spatelförmigen Zähnen. *Camarasaurus* (Oberjura, Nordamerika, Europa, 18 m, Abb. 2-57c). **Titanosauridae** (Oberjura bis Oberkreide): formenreiche Gruppe mit Verbreitungsschwerpunkt in der Oberkreide. Charakteristische Hautverknöcherungen (Osteoderme) und Schwanzwirbel. Überwiegend auf den damaligen Südkontinenten verbreitet. *Saltasaurus* (Oberkreide, Südamerika, 12 m). *Paralititan* (Oberkreide, Afrika, 30 m, größter Titanosaurier). **Euhelopodidae** (Oberjura bis Unterkreide): chinesische Sauropodenfamilie mit sehr langen Hälsen. *Mamenchisaurus* (Oberjura, Asien, 25 m). **Andesauridae** (Unter- bis Oberkreide): Schlecht dokumentierte, artenarme südamerikanische Gruppe, zu denen einer der größten Dinosaurier, *Argentinosaurus*, zählt. *Argentinosaurus* (Unter- bis Oberkreide, Südamerika, 40 m, Rumpfwirbel 1,35 m breit und 1,65 m hoch, Femurlänge 2,5 m).

Ornithischia: Die Ornithischia (Trias bis Kreide) sind bi- und quadrupede, ausschließlich herbivore Dinosaurier. Beim Becken weist das Pubis schräg nach hinten und liegt dem Ischium an.

Die Vorderbeine sind immer deutlich kürzer als die Hinterbeine. Abgesehen von zahlreichen Vertretern der Ceratopsia (*Triceratops*, *Styracosaurus*) liegt der Körperschwerpunkt nahe am Becken. Hierdurch besteht generell eine Neigung zur Bipedie. Beiderseits der Wirbelsäule verlaufen verknöcherte Sehnen, die an den Fossilien oft gut erkennbar sind. Die für Archosaurier typische Schädelöffnung vor dem Auge (Präorbitalfenster) ist meist reduziert oder geschlossen. Die Bezahlung besteht aus speerblattförmigen Zähnen. In einigen Gruppen der Ornithischia haben sich komplexe Gebisse mit z.T. selbstschärfenden Zähnen entwickelt, die sich hervorragend zum Zerschneiden oder Zerraspeln von harter Pflanzennahrung eignen. Meist sind keine oder nur wenige Frontzähne vorhanden. Statt dessen sind die Kieferenden mit einem Hornschnabel versehen. Die ältesten Ornithischia wurden in Argentinien (*Pisanosaurus*) und in den USA (*Technosaurus*) gefunden. Diese werden systematisch zusammen mit der sehr ursprünglichen Gruppe der Lesothosauria (Obertrias bis Unterjura) dem Rest der Ornithischia, den Genasauria, gegenübergestellt. *Lesothosaurus* (Unterjura, Lesotho, 1 m, leicht gebautes Tier mit kurzen Armen und langen Hinterbeinen, biped; Abb. 2-54). Ornithischia = *Pisanosaurus* + *Technosaurus* + Lesothosauria + Genasauria.

Genasauria: Unterjura bis Oberkreide. In der Gruppe der Genasauria werden die Thyreophora (Scelidosauridae + Stegosauria + Ankylosauria) und die Cerapoda (Ornithopoda + Marginocephalia) zusammengefasst.

a. **Thyreophora:** Unterjura bis Oberkreide. Vielfältige Gruppe quadrupeder Pflanzenfresser mit charakteristischen Hautverknöcherungen in Form von Höckern, Platten oder Stacheln. Unspezialisiertes Gebiss aus kleinen Backenzähnen. Kein Antorbitalfenster. Die Formen des Unterjura sind noch relativ klein: 1–4 m (Scelidosauridae) und weisen vergleichsweise lange Vorderbeine auf. *Scelidosaurus* (Unterjura, England, USA, Tibet). Darauf folgen die Stegosaurier und Ankylosaurier mit bis zu 10 m großen Formen. Die Ankylosaurier verdrängen die Stegosaurier in der Kreidezeit. Stegosauria + Ankylosauria.

1. Stegosauria: Mitteljura bis Unterkreide. Zwei Reihen Rückenplatten bzw. Stacheln und mindestens zwei paar Schwanzstacheln. Kleiner Schädel, schmal und langgestreckt. Hornschnabel und kleine Backenzähne. Älteste Form *Hyangasaurus* (Mitteljura, China, 4,5 m), dann Ausbreitung nach Europa, Nordamerika, Indien und Afrika, größte Verbreitung im Oberjura. *Tuojiangosaurus* (Oberjura, China, 7 m; Abb. 2-59 a), *Stegosaurus* (Oberjura, USA, 9 m; Abb. 2-54).

2. Ankylosauria: Mitteljura bis Oberkreide. Hauptverbreitung in der Kreide. Dies steht im Zusammenhang mit dem Niedergang der Stegosaurier. Kleine Schläfenfenster, kein Antorbitalfenster, einfach gebaute Zähne mit langen Wurzeln. Stärker gepanzert als Stegosaurier, zahlreiche in Reihen angeordnete Hautver-

knöcherungen (Osteoderme), einige auch mit Bauchpanzer, sogar gepanzerte Augenlider, extrem große und breite Rümpfe. **Nodosauridae:** schmaler Schädel, Zähne etwas größer als bei Ankylosauriden, abgesehen von *Saуропelta* immer mit sekundärem Gaumen, keine Schwanzkeule, Stacheln an den Körperseiten. **Nodosaurus** (Kreide, USA, 4 bis 6 m). **Polacanthidae:** ähnlich Nodosauridae, aber mit charakteristischer Panzerplatte über dem Becken. *Polacanthus* (Unterkreide, England, 4 m; Abb. 2-59 b). **Ankylosauridae:** kurzer breiter Schädel etwa so lang wie breit, am Hinterhaupt kleine Hörner, Antorbital- und Supratemporalfenster geschlossen, Schwanzkeule. *Pinacosaurus* (Oberkreide, China, Mongolei, 5 bis 5,5 m).

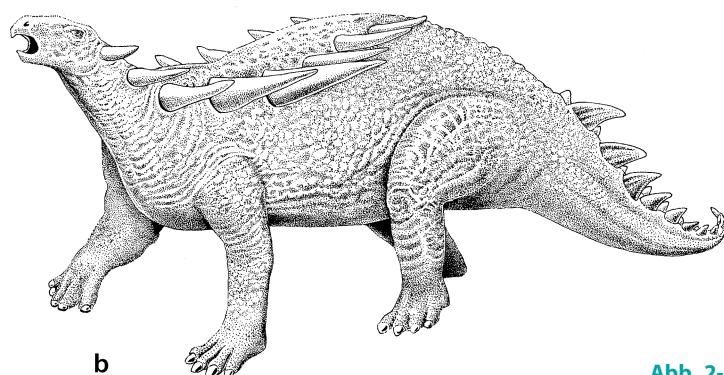
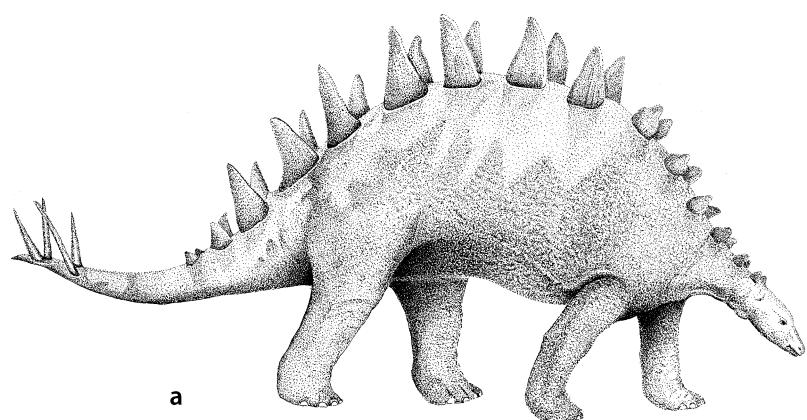


Abb. 2-59 a, b. a *Tuojiangosaurus*, b *Polacanthus*

- b. Cerapoda:** Obertrias bis Oberkreide. Systematische Einheit, in der die Ornithopoda und die Marginocephalia (Pachycephalosauria + Ceratopsia) zusammengefasst werden. In dieser Gruppe haben sich spezialisierte Gebisse und differenzierte Verhaltensweisen wie Brutpflege entwickelt.
- 1. Ornithopoda:** Obertrias bis Oberkreide. Artenreichste und vielfältigste Gruppe der Ornithischia, die in der Kreide, insbesondere in der Oberkreide ihr Maximum erreicht. Kleine, um 1 m lange (*Heterodontosaurus*), bis große, an die 15 m (*Lambeosaurus*) messende Formen. Kennzeichnend ist ein ausgeprägter Hornschnabel. Die Mehrzahl der Ornithopoden kann sich quadruped und biped fortbewegen. Einige Gruppen wie die Heterodontosauridae, die Hypsilophodontidae und die Dryosauridae waren wahrscheinlich rein biped. *Heterodontosaurus* (Unterjura, Südafrika, 1 m, eckzahnähnliche Zähne in Ober- und Unterkiefer). **Camptosauridae** (Oberjura bis Unterkreide): Langer, flacher Schädel, dicht stehende Zähne, vierzehige Füße mit hufähnlichen Krallen. *Camptosaurus* (Oberjura bis Unterkreide, England, Portugal, USA, 3,5 bis 7 m). **Iguanodontidae** (Kreide): Weit verbreitete, artenreiche Gruppe mit Maximum in der Unterkreide. Langer Schädel, zahnloser Schnabel, dreizehige Füße mit hufähnlichen Krallen, fünffingrige Hand, vermutlich Herdentiere. *Iguanodon* (Kreide, Europa/Nordamerika, 6 bis 10 m; Abb. 2-60a). **Hadrosauridae** (Kreide): Vielfältigste und artenreichste Gruppe der Ornithischia mit Maximum in der Oberkreide. Sehr variable Kopfform, Scheitelleisten, Hornbildung u.ä. Diese enthielten Nasennebenhöhlen und dienten möglicherweise als Resonanzkörper bei der Lauterzeugung. Breiter zahnloser Schnabel, dicht stehende selbstschärfende Backenzähne in Zahnbatterien angeordnet. Der Unterkiefer bewegt sich beim Kieferschluss leicht nach innen, der Oberkiefer nach außen, wodurch die Nahrung zermahlen wird. *Lambeosaurus* (Oberkreide, USA, bis 15 m). *Parasaurolophus* (Oberkreide, USA, 10 m; Abb. 2-60b). **Maasaura** (Oberkreide, USA, 9 m, über 200 Skelette vom Embryo bis zum Adulttier, Eier und Nester, Nachweis von Brutpflege).
- 2. Marginocephalia** (Kreide): Systematische Einheit, in der Pachycephalosauria und Ceratopsia zusammengefasst werden. Kopf mit Knochenkamm oder Nackenschild am Hinterhaupt. Hornschnabel. Backenzähne bilden eine Schneidekante. **Pachycephalosauria** (Oberkreide): Kleine bis mittelgroße Tiere (60 cm bis 5 m). Außerordentlich dicke domartig gewölbte Schädeldecke (bis 25 cm dick), Schädeldecke stark vaskularisiert, kleine blattförmige Zähne, viele verknöcherte Sehnen im Schwanzbereich. Kurze Arme, lange Beine, biped. *Stegoceras* (Oberkreide, Kanada, USA, 2,4 m). *Pachycephalosaurus*: (Oberkreide, USA, 5 m). **Ceratopsia** (Kreide): artenreiche, überwiegend quadrupede Gruppe, mit Maximum in Oberkreide, die sich durch einen Knochenkamm am Hinterhaupt, der meist als Nackenschild ausgebildet ist, auszeichnet. Schädel mit spitzen Wangenknochen und häufig mit charakteristischen Hörnern. Ausgeprägter Schnabel. Die kleinen, nackenschildlosen Formen, wie *Psittacosaurus* (Unterkreide, China, Mongolei, 2 m), neigen zur Bipedie. Die mit einem Nackenschild ausgestatteten Neoceratopsia sind generell quadruped. *Protoceratops* (Oberkreide, China, Mongolei, bis 1,80 m, hornlos). *Triceratops* (Oberkreide, Kanada, USA, 9 m, drei bis zu 1 m lange Hörner; Abb. 2-60c).

Das recht plötzliche Aussterben der Dinosaurier war und ist Anlass zu vielfältigen Spekulationen und lässt noch viele Fragen offen. Nach verbreiteter Ansicht hängt das Aussterben mit dem Aufschlag eines gewaltigen Meteoriten zusammen, der vor 65 Mio. Jahren im Gebiet der Halbinsel Yukatan niederging (S. 108). Der Einschlag führte zur Verdunklung durch Staub in der Atmosphäre und damit zur Abkühlung der Erdoberfläche, was die Lebensbedingungen der Dinosaurier entscheidend verschlechterte. Nach anderer Auffassung war es jedoch eher ein langsames Aussterben, das mit einer ganzen Serie von Asteroideneinschlägen, die sich u.U. über 1–2 Mio. Jahre hinzog, in Beziehung stand. Vielleicht hängt das Aussterben auch mit starkem Vulkanismus am Ende der Kreide zusammen. Lava vernichtete weite Lebensräume, CO₂ rei-

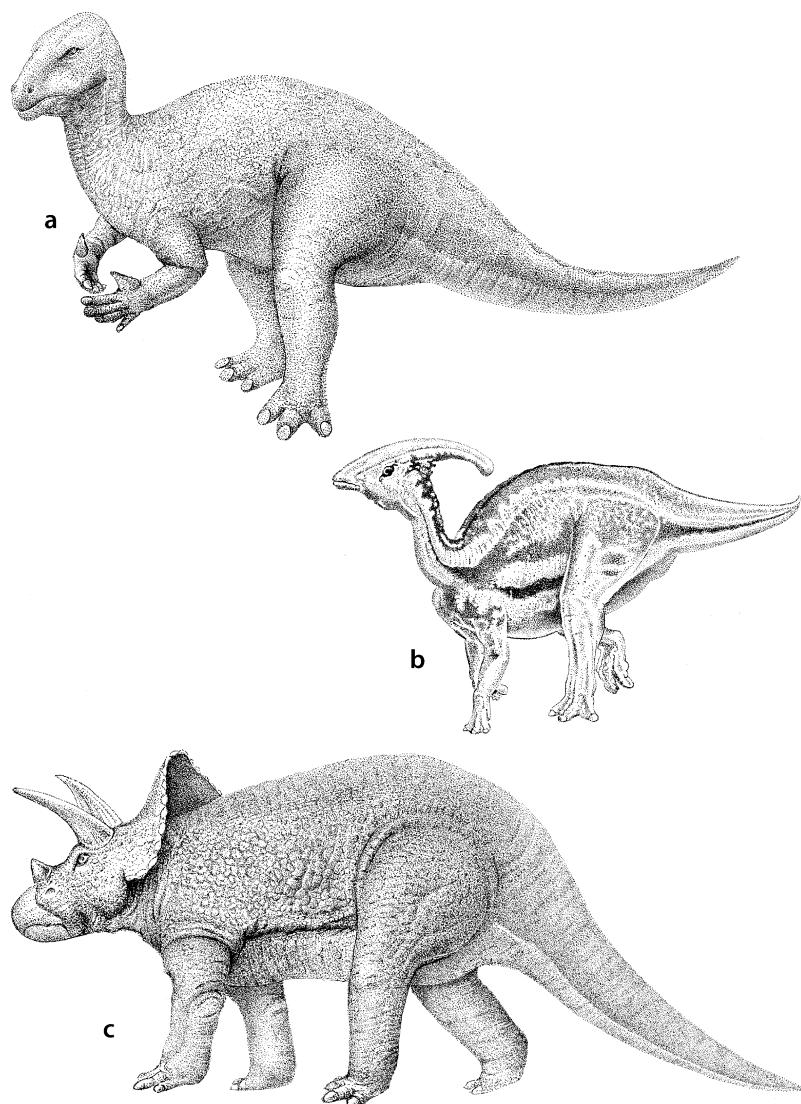


Abb. 2-60a-c. a *Iguanodon*,
b *Parasaurolophus*, c *Triceratops*

cherte sich an, saurer Regen trat auf und die Ozonschicht wurde zerstört.

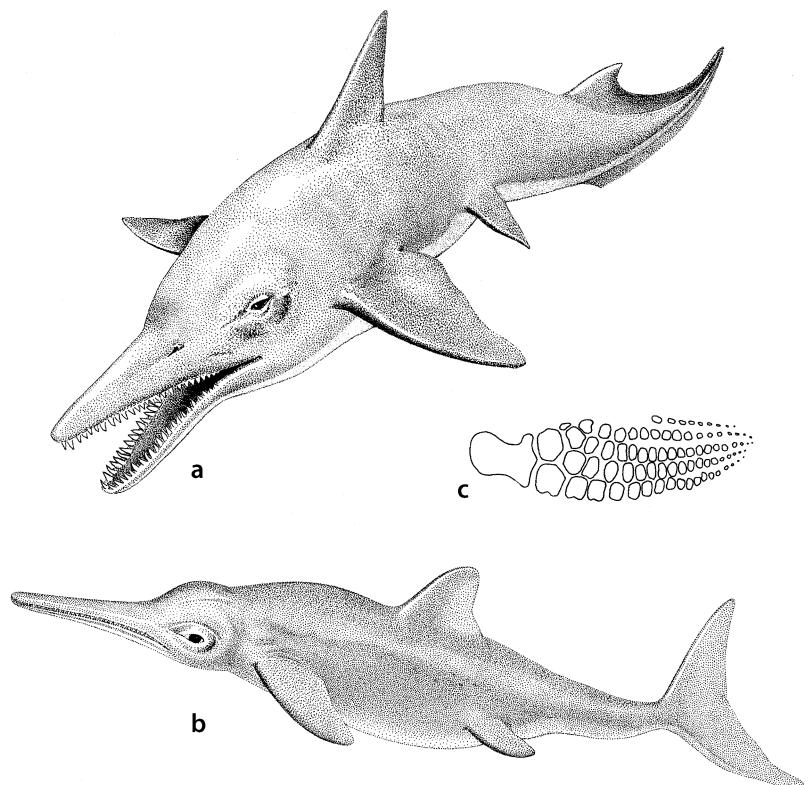
2.3.1.4

Ichthyosauria (Fischsaurier)

Die Ichthyosaurier waren große, mesozoische Reptilien mit vielen Anpassungen an das Wasserleben (Abb. 2-61), stromlinienförmiger Gestalt, Umwandlung der Extremitäten zu Flossen,

häutiger Rückenflosse und hypozerker Schwanzflosse. Ihre Augen waren ungewöhnlich groß und mit einem Skleralring versehen. Man kennt Ichthyosaurier seit der Trias, ausgestorben sind sie in der Kreide, lange vor der Kreide-Tertiär-Grenze. Die weltweit beste Fundstelle von hervorragend erhaltenen jurassischen Ichthyosauriern ist der Posidonienschifer Holzmadens (Unterjura, 180 Mio. Jahre alt; S. 168). Ichthyosaurier waren Räuber. Ihr Gebiss enthielt viele Zähne vom labyrinthodonten Typ. Ihre Extre-

Abb. 2-61 a-c. Ichthyosaurier. **a** *Mixosaurus*, **b** *Stenopterygius*, **c** Skelett der Vorderextremität von *Stenopterygius*



mitäten waren hochgradig abgewandelt: Ihre Knochenelemente waren plattenförmig und die Anzahl der Fingerknochen stark vermehrt. Eine Verbreiterung der Flossen wurde durch Aufspaltung und Neubildung von Fingern erreicht (Hyperdactylie). Der kreidezeitliche *Platypterygius* hatte bis zu 11 Finger. Das Becken der Ichthyosaurier war zu stabförmigen Knochen reduziert, und die Hinterextremitäten waren bei den Formen, die nach der Trias lebten, relativ klein.

Ichthyosaurier lebten anscheinend ähnlich wie Delphine. Sie ernährten sich insbesondere von Fischen oder Tintenfischen (*Stenopterygius* (Abb. 2-61 b, 2-62 c)).

Ichthyosaurier waren vivipar, und wiederum zeigen die Fossilien von Holzmaden besonders eindrucksvolle Beispiele (Abb. 2-62 c): Man fand trächtige Weibchen mit bis zu 11 Feten.

Der Riese unter den Ichthyosauriern war der jurassische *Leptopterygius*. Er erreichte 10 m, vielleicht sogar, wenn man von einzelnen Wir-

beln extrapoliert, 15 m Länge. Der größte Schädel von *Leptopterygius*, der je in Europa gefunden wurde, hat eine Länge von über 2 m und ist im Kloster Banz (nahe Erlangen) ausgestellt. Während jurassische und kreidezeitliche Ichthyosaurier relativ einheitlich gebaut waren, gab es in der Trias ganz verschiedene und recht ursprüngliche Formen. *Grippia* (von Spitzbergen) hatte noch eine kurze Schnauze, *Mixosaurus* (aus dem Tessin) fünffingerige Vorderflossen und verlängerte Unterarmknochen; der Beckengürtel bestand noch aus sechs Knochen; eine vertikale Schwanzflosse war noch nicht ausgebildet.

2.3.1.5

Die Pflanzenwelt der Trias

Am Land scheint das Massenaussterben Ende Perm die Pflanzen wesentlich weniger in Mitleidenschaft gezogen zu haben als die Tiere. Die spätpaläozoischen Floren hatten schon lange vor

Ende des Perm Veränderungen durchgemacht. Im Perm hatten sich die Gymnospermen durchgesetzt; ihre mannigfältigsten Gruppen waren die Cycadophytina (Palmfarne), Coniferen und Ginkgogewächse. Sie dominierten auch in den Wäldern des Mesozoikums.

Die Landflora des Buntsandsteins war an das damals vorherrschende Wüstenklima mit kurzzeitigen Niederschlagsperioden angepasst. Die Vegetation war arm, der Bewuchs locker. In den trockenen, bodensatzreichen Ablagerungsgebieten herrschten Coniferen vor.

Auffälligste Buntsandsteinpflanze war die sukkulentenartige, bis 2 m hohe *Pleuromeia* (Abb. 2-48), die zu den Isoetales gehört. Ihr verdickter Stamm diente als Wasserspeicher, die Achse endete mit einem großen Zapfen an der Stamm spitze. Wie bei dem verwandten Siegelbaum war der Stamm dicht mit Narben abgefallener Blätter besetzt; Blätter standen nur im oberen Bereich. Schachtelhalme (*Equisetites*, *Schizoneura*) erreichten in der Trias 6 m Höhe. Farne existierten als überwiegend an Trockenheit angepasste kleine Formen mit kurzem Stamm. Als Verdunstungsschutz trugen sie Haare, ähnlich wie rezentte Trockenfarne. *Anomopteris* mit etwa 1 m langen Wedeln ist ein Leitfossil des Buntsandsteins. Die häufigsten und artenreichsten Fossilien des Buntsandsteins sind die Coniferen. Leitfossil ist *Voltzia*, die der Fichte ähnlich war. In der Pfalz und in den Vogesen erinnert der Voltziensandstein an diesen Nadelbaum. Seine Kurztriebe waren zweiseitig benadelt; allerdings gab es zwei Nadeltypen (Heterophyllie): 2–6 cm lange und unter 0,5–1 cm lange. Männliche und weibliche Blüten standen in getrennten Zapfen.

Die Keuperflora war üppiger und abwechslungsreicher als die Flora des Buntsandsteins. Das Klima war insgesamt humider. Wie auch das marine Benthos zeigten die terrestrischen Landschaften mehr Ähnlichkeit mit heutigen als mit paläozoischen Verhältnissen. Das liegt im

Wesentlichen an den Nadelhölzern, die den Gesamtcharakter der Flora prägten. In der Obertrias (Keuper) kündigt sich die bis zur Unterkreide dauernde Blütezeit der Cycadeen an. Die Fossilfunde entsprechen im vegetativen Bau oft schon rezenten Cycadeen-Gattungen. Auch die Ginkgo-Gewächse, deren Blätter schon aus dem Rotliegend bekannt sind, spielen in der Trias eine wichtige Rolle.

Weitere wichtige Pflanzen dieser Zeit sind die Bennettitales. Sie existierten von der Obertrias bis zur Unterkreide. Durch ihre Blattwedel ähnelten sie äußerlich den Cycadeen. Ihr Blütenbau wichen jedoch grundlegend ab: Sie besaßen als erste Pflanzen der Erdgeschichte Zwitterblüten mit Perianth und wurden vermutlich von Käfern (Rüsslern) bestäubt. Bennettitales waren außerordentlich vielgestaltig. *Cycadeoidea* (Abb. 2-68 a) hatte einen knolligen, niedrigen Stamm, *Williamsonia* (Abb. 2-68 b) war palmenartig und erreichte mehrere Meter Höhe, *Wielandiella* und *Williamsoniella* waren kleine, dichotom verzweigte Sträucher.

2.3.1.6

Massenaussterben Ende der Trias

Am Ende der Trias, vor etwa 200 Mio. Jahren, fand das vierte Massenaussterben des Phanerozoikums statt. Es handelte sich um einen der größten Einbrüche aller Zeiten; Meer und Festland waren gleichermaßen betroffen, allerdings wohl nicht genau zur selben Zeit. Im Meer wurden etwa 20% aller Tierfamilien ausgelöscht. Die großen Gruppen der Conodonta, Placodontia, Nothosauria und Ichthyosauria sowie viele Ammonoida starben aus. Im terrestrischen Bereich verschwanden die meisten säugetierähnlichen Reptilien und die großen Amphibien (Labyrinthodontia). Über die Ursachen dieses Massenaussterbens wissen wir wenig.

2.3.2

Jura

Im Meer entfalten sich Ammoniten und Belemniten, Fische (Teleostei) und Meeresreptilien, auf dem Land die Dinosaurier, der Luftraum wird von Pterosauriern dominiert. Die ersten Vögel erscheinen. In der Pflanzenwelt sind Cycadales verbreitet, außerdem Filicales und Ginkgo-Gewächse sowie Bennettiales. Die ersten Angiospermen treten auf. In Mitteleuropa bieten Fränkische und Schwäbische Alb sowie das Jura-Gebirge in Frankreich und in der Schweiz Einblick in die marine Organismenwelt dieser Zeit.

Im **Jura** (205–135 Mio. Jahre vor heute) rückte das Meer weltweit vor: Große Teile des Festlandes wurden überflutet, darunter auch weite Teile Mitteleuropas, und die Flachwasserablagerungen aus dieser Zeit sind umfangreich. In Europa herrschten relativ hohe Temperaturen; der Temperaturgradient vom Äquator zu den Polen war relativ gering, das Klima also recht ausgeglichen. Eine wärmeliebende Vegetation erstreckte sich bis ungefähr 60 Grad nördlicher und südlicher Breite. Sie enthielt nach neueren Funden aus China sogar schon Angiospermen (*Archaeopteryx*); es dominierten allerdings die Gymnospermen. In den Meeren erreichten die Ammoniten den Höhepunkt ihrer Entwicklung. Im Tethys-Meer, welches großenteils in den Tropen lag, nahmen Korallenriffe große Flächen ein. Jurazeitliche Meeresböden sind die ältesten, die man in heutigen Meeren erbohrt hat. Auf dem Festland wurden die Dinosaurier die bestimmenden Formen. Die ersten Vögel entstanden.

Die Schichtenfolge des Jura wird in Süddeutschland in drei Abteilungen untergliedert: Schwarzen, Brauen und Weißen Jura. Der Schwarze Jura (unterer Jura oder Lias) Süddeutschlands ist wegen seiner hervorragend erhaltenen Wirbeltierfossilien in dunklen Tonsteinen berühmt geworden (Abb. 2-62). Der Braune

Jura (mittlerer Jura oder Dogger) bildet in der Nordsee braune, sandige Speichergesteine für Öl und Gas. Der Weiße Jura (oberer Jura oder Malm) ist besonders bekannt geworden durch die hellgefärbten Plattenkalke im süddeutschen Raum, z.B. die Solnhofener Plattenkalke (S. 170). Es handelt sich um sehr feinkörnigen Kalkstein, der zum Teil aus Hartteilen von Nanoplanktern entstanden ist. Besonders bekannt sind in diesen Kalksteinen der „Urvogel“ *Archaeopteryx* (Abb. 1-29 a) und der Pfeilschwanz *Mesolimulus* (Abb. 2-1), zu den häufigsten Fossilien gehören Ammoniten und Belemniten. Jura-Gesteine sind an vielen Stellen Mittel- und Westeuropas reich an Fossilien. In Deutschland sind Schwäbische und Fränkische Alb großenteils aus Jura-Gesteinen aufgebaut und Gebiet der Jura-Forschung. Der durch überwiegend helle Kalke charakterisierte Gebirgszug zieht in weitem Bogen bis in die Schweiz und nach Frankreich. In Norddeutschland werden Höhenzüge des Weser- und Leineberglandes aus marinen Sedimenten des Jura gebildet.

In Deutschland gibt es zwei weltberühmte Fossilfundstätten aus dem Jura: Holzmaden (Oberer Lias, Schwäbische Alb) und Solnhofen (Oberster Malm, Fränkische Alb).

EXKURS

Die Schwäbische Alb: vor 150 Mio. Jahren der Boden des Jurameeres

Ein Vorstoß des Meeres von England bis Norditalien über das absinkende Laurasia führte zu einer Verbindung von Nord- und Tethys-Meer, die sich zum Jurameer ausweitete. Große Gebiete Europas wurden für über 50 Mio. Jahre überflutet, und man unterscheidet heute drei große Meeresbecken: das Pariser, das Norddeutsche und das Süddeutsche Becken. In diesen entstanden vor 180–130 Mio. Jahren mächtige Ablagerungen, die uns einen Einblick in eine marine Tropenfauna geben.

In der anschließenden Kreidezeit und im Tertiär wurde der Meeresboden bis zu etwa 1000 m über den Meeresspiegel emporgehoben und bildet heute in Süddeutschland insbesondere die Fränkische und Schwäbische Alb und deren weite Vorebene.

Der Weiße Jura, der auf der Schwäbischen Alb eine Mächtigkeit von 450 m erreicht, ist durch Schwammriffe charakterisiert. Der Braune Jura erreicht 240 m Dicke, er ist heute der Untergrund der Obstbaumwiesen und Hügel am Fuß der Alb. Im Albvorland steht der 110 m dicke Schwarze Jura an. In ihm fand man im Bereich des Posidonienschiefers (*Posidonia* (Abb. 2-1)) = Bezeichnung für die zwei heute meist getrennten Muschelgattungen *Bositra* und *Steinmannia*) besonders gut erhaltene Wirbeltier-Fossilien.

Während die Albhochfläche zunächst bis zum Odenwald reichte, wurde sie durch Erosion seit dem Trockenfallen Ende des Jura bis südlich von Stuttgart rückverlegt.

Als häufigste Meeressaurier lebten im Jurameer die Fischechsen oder Fischsaurier (Ichthyosauria), die in die drei Gattungen *Stenopterygius* (Abb. 2-62c), *Leptopterygius* und *Eurhinosaurus* eingeordnet wurden. Sie brachten vollentwickelte Jungen im Wasser zur Welt. Verschiedene Museen, z.B. das **Urwelt-Museum Hauff, 73271 Holz-**

maden und das **Fossilienmuseum im Werkforum, 72359 Dotternhausen** (nahe Tübingen) zeigen wunderbare Stücke aus dem Jurameer (v.a. Schwarzer Jura), u.a. auch Skelette von trächtigen Ichthyosauriern. Die Erhaltung ist so vorzüglich, dass man bisweilen sogar Haut und Muskulatur erkennen kann. Die ungewöhnliche Häufigkeit von trächtigen *Stenopterygius*-Weibchen im Raum Holzmaden hat die Vermutung aufkommen lassen, dass diese Fischsaurier Wanderungen durchführten, ähnlich wie es von modernen Walen bekannt ist, um ihre Jungen hier zu gebären. Man hat Muttertiere mit maximal 11 Feten gefunden.

Viel seltener fand man *Leptopterygius* und *Eurhinosaurus*. *Leptopterygius* lebte wohl vorwiegend von Cephalopoden. Er erreichte über 10 m Länge. *Eurhinosaurus* maß 7 m, seine schmalen Flossen erreichten 1 m Länge. Sein Oberkiefer war doppelt so lang wie der Unterkiefer, aber vollständig bezahnt.

Des Weiteren lebten im Jurameer Plesiosaurier, deren Lebensweise der von Meeresschildkröten ähnelte. Mit ihren paddelförmigen Extremitäten bewegten sich diese langhalsigen Tiere langsam fort. Ihre Eier legten sie an Land ab.

Die Steneosaurier sind Meereskrokodile. Sie erreichten 7 m Körperlänge und lebten räuberisch. Aus dem Bereich der Schwäbischen Alb kennt man die drei Gattungen *Steneosaurus* (Abb. 2-62b), *Pelagosaurus* und *Platysuchus*. Wie rezentne Krokodile besaßen sie Magensteine, die wohl der Zerkleinerung von Nahrung dienten.

Die fossilen Fische dieser Zeit zeigen eine Momenaufnahme des Wandels von eher tragen Schmelzschnuppenfischen wie *Lepidotus* oder *Ptycholepis* mit ihrem knöchernen Panzer zu gewandten Raubfischen. Der etwa 9 cm lange *Lepolepis* (*Anaethalion*) *sprattiformis* (Abb. 2-63c)

EXKURS (Fortsetzung)

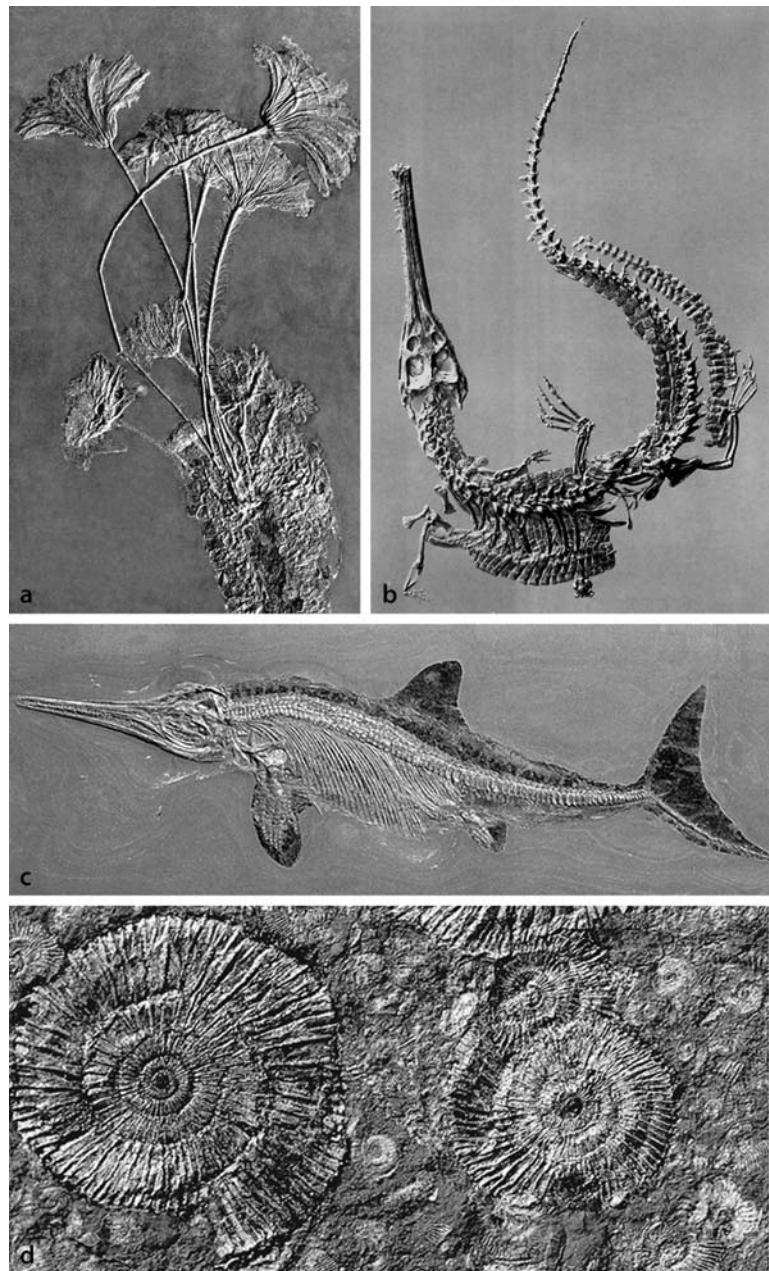


Abb. 2-62a-d. Schwarzer Jura: Fossilien aus der Schwäbischen Alb (Holzmaden). **a** *Seirocrinus*, **b** *Steneosaurus* (Krokodil), **c** *Stenopterygius* (Ichthyosaurier), **d** *Dactylioceras* (Ammonit). Nach Hauff (1998)

EXKURS (Fortsetzung)

wirkt sprotenähnlich und hat bereits eine verknöcherte Wirbelsäule. Störe waren mit ca. 3 m die größten Fische des Meeres; als echte Knorpelfische mit bis zu 2,60 m Länge sind Haie (*Hyodus*) erwähnenswert. Auch Quastenflosser (*Holophagus*, syn. *Trachymetopon*) gab es im Jurameer.

Unter den Wirbellosen sind die riesigen Seeliliengesellschaften auf Treibholzern hervorzuheben, die wohl die eindrucksvollsten und umfangreichsten der Erde sind. Die größte in Holzmaden ausgestellte Ansammlung der Seeliliengattung *Seiro-*

crinus (Abb. 2-62a) ist 18 m lang und 6 m hoch, wobei die Länge der Einzeltiere etwa 2 m betrug. Holzmaden ist auch berühmt wegen der häufig hier zu findenden Ammoniten und Belemniten. Die Ammoniten erreichten einen Durchmesser von 150 cm (*Phylloceras*) und traten auch mit den kleineren Gattungen *Dactylioceras* (Abb. 2-62d) und *Hildoceras* auf. Die Belemniten ähnelten in Körperbau und Lebensweise den Kalmarren.

EXKURS

Solnhofen (Fränkische Alb): *Archaeopteryx* und andere weltberühmte Fossilien

Neben Holzmaden, wo die Fundschichten schwarze Tonsteine sind, ist Solnhofen im Altmühlthal und seine weitere Umgebung mit dem Weißen Jura eine Fundstelle von besonderer Bedeutung. Die Steinbrüche der Fränkischen Alb dienen in erster Linie wirtschaftlichen Zwecken, denn die hellen Kalksteine eignen sich hervorragend zur Herstellung von Platten für Fußböden und Wandverkleidungen. Die häufigen Anschnitte der zigarrenförmigen, braun-schwarzen Belemniten und die gekammerten Ammoniten-Gehäuse kann man landauf, landab in öffentlichen Gebäuden und Privathäusern sehen. Schon in der Römerzeit hat man die Jura-Kalksteine genutzt. Unter den berühmten Gebäuden, für deren Bau man sie verwendete, ist die Hagia Sophia in Istanbul zu nennen. Später setzte man die Solnhofener Plattenkalke auch zur Lithographie (Steindruck) ein. Solnhofen wurde zu einer weltberühmten Fossilienfundstätte, wobei der „Urvogel“ *Archaeopteryx* (Abb. 1-29a) wohl der bekanntes-

te Fund ist, aber dazu kommen viele weitere fossile Arten, die zum Teil wunderbar erhalten sind.

Schon 1860 hatte man in einem Solnhofener Steinbruch den Abdruck einer Feder gefunden. Der Frankfurter Paläontologe Hermann von Meyer gab dem Tier, von dem sie stammte, den noch heute gültigen Namen *Archaeopteryx lithographica*. Bereits 1861 entdeckte man ein fast vollständiges Skelett, welches Reptilien- und Vogelmerkmale aufwies und kurz nach dem Erscheinen von Darwins Hauptwerk für Diskussionen sorgte. Es wurde 1862 für 700 Pfund Sterling an das Britische Museum in London verkauft („Londoner Exemplar“). Ein weiterer und der bisher schönste *Archaeopteryx*-Fund erfolgte 1876. Mit Hilfe des Industriellen Werner von Siemens ging es an Preußen („Berliner Exemplar“). 1956 fand man das später „Maxberg-Exemplar“ genannte, teilweise zerfallene Exemplar. Es war zunächst im Museum auf dem Maxberg auf der Jurahöhe über dem Altmühlthal bei Solnhofen ausgestellt,

EXKURS (Fortsetzung)

ging aber an seinen Finder zurück und gilt seit dessen Tod 1991 als verschollen. 1970 entdeckte der amerikanische Paläontologe John H. Ostrom ein weiteres *Archaeopteryx*-Exemplar in einer alten Sammlung in Haarlem (Niederlande; „Haarlemer Exemplar“), das schon 1855 im Altmühlthal geborgen worden war. 1973 wurde das fünfte Exemplar beschrieben, welches im **Jura-Museum, Willibaldsburg, Burgstraße 19, 85072 Eichstätt** ausgestellt ist. 1987 fand sich in der Fossilsammlung des Altbürgermeisters Friedrich Müller von Solnhofen *Archaeopteryx* Nr. 6, heute im **Bürgermeister-Müller-Museum, Bahnhofstraße 8, 91807 Solnhofen** zu besichtigen („Solnhofener Exemplar“). 1992 erfolgte ein weiterer Fund, der in München liegt und als eigene Art (*A. bavarica*) gilt. Mittlerweile sind drei weitere Fundstücke bekannt geworden. Nr. 10 ist besonders gut erhalten; anatomische Merkmale an Schädel und Fuß weisen auf enge Beziehungen zu Dromaeosauern hin.

Wer die Museen in Eichstätt, Solnhofen und weiteren Orten in der Umgebung betritt, ist überwältigt von der Fülle der Fossilien und der Qualität ihres Erhaltungszustandes: selbst gallertige Medusen, Holothurien, Muskelstränge von Fischen oder die Flughaut von Pterosauriern sind noch zu identifizieren. Insgesamt kennt man über 700 Organismenarten aus den Solnhofener Plattenkalken. Zur Zeit ihrer Entstehung lag im Bereich der Fränkischen Alb ein Lagunengebiet, welches zum Tethys-Meer gehörte. Den Lagunengrund bildeten Schwammriffe, zwischen denen sich Sediment absetzte, und zwar lagenweise aus Kalk und aus Ton oder Mischungen aus beiden.

Der Solnhofener Plattenkalk enthält neben vielen Meeresorganismen terrestrische Formen, z.B. Insekten. Unter den fast 200 beschriebenen Arten sei nur die Florfliege *Kalligramma* mit einer Flügelspannweite von 25 cm erwähnt. Mit der rezenten Brückenechse ist *Homoeosaurus* beson-

ders nahe verwandt. Im Jahre 2006 wurde zudem aus den Plattenkalken von Schamhaupten der besterhaltene Raubdinosaurier Europas beschrieben: *Juravenator*.

Unter den marinen Organismen seien außer Belemniten und Ammoniten der besonders häufige Haarstern *Saccocoma* (Abb. 2-63 a), der verbreitete Fisch *Leptolepis* (Abb. 2-63 c) und die bis in Einzelheiten erhaltene Meduse *Rhizostomites* genannt. Speziell *Saccocoma* bedeckt oft in riesiger Zahl Schichtflächen. Man kann sie regelmäßig in Treppenhäusern und Wohnungen sehen, die mit Solnhofener Platten ausgekleidet wurden. Häufig sind auch Krebse, z.B. *Aeger*, *Eryon* und *Mecochirus* (Abb. 2-63 d).

Sehr oft findet man Dendriten, die zur optischen Attraktivität der Solnhofener Platten beitragen (Abb. 2-63 b). Aufgrund ihrer filigranen Verästelungen werden sie oft als Algen interpretiert, es handelt sich aber um mineralische Gebilde, die aus schwarzen Mangan- und braunen Eisenverbindungen bestehen, die erst in der Kreide oder im Tertiär entstanden.

Dem Besucher fällt in den zahlreichen Steinbrüchen mit ihren ausgedehnten Halden die plattige Ausbildung der Schichten auf. Ihnen verdanken sie den Namen Solnhofener Plattenkalke statt der älteren Bezeichnung „Schiefer“, da es hier keine eigentliche Schieferung durch Metamorphose gibt. Sie bestehen bis zu 95% aus Kalklagen und zudem aus weichen, dünnen („faulen“) Zwischenlagen aus tonigem Material. Man unterscheidet dementsprechend Flinz und Fäule, die regelmäßig miteinander abwechseln. Die rund 40 m mächtigen Schichten enthalten etwa 250 Flinz-Lagen.

An den steilen Hängen des Altmühltales fallen immer wieder weiße Kalkfelsen mit massigen Gesteinen auf, z.B. die „Zwölf Apostel“ bei Solnhofen: Sie stammen teilweise von Schwamm-Riffen. Zwischen den Riffen lagerte sich der feine Kalk-



EXKURS (Fortsetzung)



Abb. 2-63 a-d. Fundstücke aus dem Weißen Jura. **a** *Saccocoma*, **b** Dendriten, **c** *Leptolepis*, **d** *Mecochirus* (**c, d**: Fotos N. Becker)

schlamm der Flinze mit den zwischengeschalteten tonigen Fäulen in vielfachem Wechsel ab.

Die riffbildenden Korallen weisen auf tropisches Klima im süddeutschen Jurameer hin. Kurz

vor dem Ende des Jura zog sich das Meer aus dem Bereich der Frankenalb zurück.

2.3.2.1

Die Fauna des Jura

Im Jurameer machten die **Schwämme** eine rasche Entfaltung durch, deren Höhepunkt in der Kreide erreicht wurde. Kieselschwämme, v. a. Li-

thistiden, bauten im Malm Süddeutschlands umfangreiche Riffe auf (Schwammstotzen, Altmühlthal), und ein wesentlicher Teil der Weißen Jura-Kalke besteht aus Schwamm-Riffen.

Korallenriffe, vorwiegend von **Scleractiniern** hervorgebracht, waren dominierend am Aufbau

von Lebensgemeinschaften im küstennahen Bereich des Tethys-Meeres beteiligt. Auf der Schwäbischen Alb hat man diverse Riffe gefunden, z. B. bei Gerstetten und Nattheim.

An der Wende von Trias und Jura gab es bei **Mollusken** starke Veränderungen. *Pleurotomaria*, noch heute als lebendes Fossil erhalten (S. 204), brachte eine große Artenfülle hervor. Leitformen waren die dickschaligen *Nerineacea*. In Nordwestdeutschland entstanden die *Nerineen*- und *Natica*-Kalke, auf der Fränkischen Alb *Nerineen*- und *Diceras*-Kalke.

Unter den **Muscheln** sind die Pterioidea besonders weit verbreitet. *Pteria* und *Posidonia* (Abb. 2-1) waren gesteinsbildend (Posidonien-Kalke der Schwäbischen Alb). *Steinmannia* (*Posidonia*) *brонni* war namengebend für den Schwarzen Jura *epsilon* in Holzmaden (Posidonienschiefen).

In den Südalpen ist *Bositra buchi* (*Posidonia alpina*) Leitform des oberen Dogger. Mit den heutigen Austern sind *Gryphaea* (Abb. 2-1) und *Exogyra* verwandt, die im Lias Muschelbänke bildeten.

Die ausgeprägtesten Veränderungen betreffen die **Cephalopoden**, insbesondere die Ammoniten, die im Jura ihre Blütezeit fortsetzten. Sie sind die wichtigsten Leitfossilien und Grundlage für die biostratigraphische Gliederung des Jura. In manchen Gebieten ist es zu massenhafter Anreicherung von Ammoniten in marinen Kalksteinen gekommen. Solche Steine wurden zu hochgeschätzten Dekorationsstücken in der Bauindustrie, z. B. Altdorfer Marmor (Altdorf, Franken) und Ammonitenkalk (Schwäbisch-fränkischer Jura). Ammoniten lebten vorwiegend in Bodennähe; sie waren wohl langsame Schwimmer, die sich von Kleinorganismen ernährten.

Auch die Belemnoidea entwickelten sich zu einer vielfältigen Gruppe. Die Doggerbelemniten waren besonders große Formen; ihre Rostren erreichten 1,5 m Länge (*Megateuthis giganteus*); die Tiere wurden insgesamt bis 3 m lang. Belemnitoidea gehören innerhalb der Cephalopoden zu den fossil ansonsten kaum belegten Coloidea (Dibranchiata), wohin auch Kalmare und Kraken gehören. Wie bei diesen fehlt die äußere Schale; es ist ein Innenskelett ausgebildet, das aus drei Teilen besteht (Abb. 2-40a).

Man kennt weit über 1000 Arten dieser in Jura und Kreide so weit verbreiteten Belemnoiden. Sie waren rasche Schwimmer der offenen Meere, hatten wohl 10 Arme, die mit Haken (Onychiten) bewaffnet waren, und besaßen Tintenbeutel.

Die Rostren der Belemnitoidea haben sich als ideal für die Analyse von Paläotemperaturen erwiesen, da sie das ursprüngliche Verhältnis verschiedener Sauerstoff-Isotope beibehielten. Mit dem Ende der Kreide verschwand die Gruppe.

Rostren kann man heute als Einzelstücke finden oder in größeren Ansammlungen (Belemniten-Schlachtfelder, Abb. 2-40c), in denen die Einzelstücke oft „eingeregelt“ liegen, was sich mit Wasserströmungen erklären lässt. Anschliffe von Belemniten sind vielfach an Fensterbänken oder Fußbodenplatten zu beobachten, die aus Weißjurakalken bestehen.

Innerhalb der **Echinodermen** erfolgten ebenfalls markante Veränderungen. Die Crinoidea bringen Riesenformen hervor, ihre Arme sind oft stark verzweigt. *Seirocrinus subangularis* (Abb. 2-62a) erreicht einen Kronendurchmesser von 1 m und eine Stielänge von über 20 m. Manche siedeln auf Treibholzstämmen und sind mit diesen als Fossilien erhalten. Besonders häufig ist im Malm der Solnhofener Plattenkalke der Haarstern *Saccocoma* (Abb. 2-63a). Die Seeigel vollführen den Übergang von den radiärpentameren Regularia zu den bilateral-pentameren Irregularia; als neuer Lebensraum werden von den Seeigeln Weichboden und Sandgründe erschlossen. Auch die sonstige marine Wirbellosen-Fauna war im Jura-Meer reich entwickelt.

Im Jura treten erstmals **Teleoste** auf (Leptolepididae, Pholidophoridae; Abb. 2-63c). Die Selachier ähneln noch denen der Trias; *Hybodus hauffianus* wurde fast 2 m lang. Im Magen eines Haies dieser Art fand man Rostren von etwa 250 Belemniten, was zwei Schlüsse nahe legt: *Hybodus* jagte pelagische Tiere, und dieses Exemplar ist wohl an der Menge der spitzen Rostren zugrunde gegangen. Mit *Latimeria* nahe verwandt ist *Trachymetopon*, ein bis 1,7 m langer **Crossopterygier**. Auch **Störartige** brachten besonders große Formen hervor, z. B. den bis 3 m langen *Chondrosteus hindenburgi*.

Unter den **Reptilien** waren die **Ichthyosaurier** im Jurameer verbreitet. Sie stellen ein klassi-

sches Beispiel für Konvergenz mit den später entstandenen Thunfischen (Teleostei) und Delfinen (Mammalia) dar.

Gegenüber den Ichthyosauriern wirkten die bis 12 m langen **Plesiosaurier** plump. Schlangenartiger Hals, kurzer Rumpf und Schwanz kennzeichnen ihren Körper (Abb. 1-27b). Der Antrieb erfolgte durch die zu Paddeln umgeformten Extremitäten. Da ihre Unterseite von kräftigen Bauchrippen gestützt wurde, nimmt man an, dass sie sich auch ans Land begeben konnten. Vielleicht haben sie dort, wie es heute Meeresschildkröten tun, ihre Eier abgelegt.

Nicht selten waren im Jurameer auch **Krokodile**, die sich Hunderte von Kilometern in den Ozean begaben. Über die Länge ihrer Wanderungen geben ihre Magensteine Auskunft.

Auch auf dem festen Land entwickelten sich die Reptilien weiterhin in großer Fülle. Die Sauromorpha umfassen Dinosaurier, Flugsaurier,

Krokodile, Eidechsen, Schlangen sowie Vögel. Die Theromorpha (säugetierähnliche Reptilien) hatten ihre Blütezeit schon hinter sich, im Jura lebten nur noch ihre Nachkommen, die Säugetiere.

Zu den Dinosauriern gehören die größten Landwirbeltiere, die es jemals auf der Erde gegeben hat. Ihre Entwicklung hatte in der Trias begonnen (S. 154).

Schließlich sind unter den Reptilien des Jura die Brückenechsen zu nennen: Allein im Gebiet von Solnhofen hat man sechs Gattungen nachgewiesen, u.a. *Homoeosaurus* und *Pleurosaurus*. Während erstere insbesondere kleine Formen umfassten (unter 10 cm), erreichten letztere 1,5 m Gesamtlänge. Heute sind diese lebenden Fossilien auf kleine Areale in Neuseeland beschränkt (S. 208).

Im ausgehenden Jura finden sich die ersten Vögel.

EXKURS

Evolution der Vögel

Gerald Mayr, Frankfurt/Main

Nach heute allgemein vertretener Auffassung stammen Vögel von Dinosauriern aus der Gruppe der Theropoden ab. Der älteste Vogel ist der gut elsterngroße *Archaeopteryx*, dessen fossile Reste in den Plattenkalken des oberen Jura (vor etwa 150 Millionen Jahren) der südlichen Frankenalb um Solnhofen gefunden wurden. Das zuerst (1860) beschriebene Fundstück ist eine isolierte Feder, deren Struktur der eines modernen Vogels gleicht; inzwischen sind zehn Skelettfunde bekannt (zur Fundgeschichte s. S. 170).

Archaeopteryx ist ein besonders gutes Beispiel für eine Übergangsform zwischen zwei höheren Tiergruppen und spielte daher von Anfang an eine wichtige Rolle in der Evolutionstheorie. Lange Zeit galt der „Urvogel“ als ein Taxon, welches ein Mosaik von Reptilien- und Vogelmerkmalen auf-

weist. Inzwischen ist allerdings jedes der „Vogelmerkmale“ von anderen theropoden Dinosauriern bekannt. So wurden etwa Federn bei einigen Theropoden aus der Unterkreide Chinas nachgewiesen, und auch zum Gabelbein (Furcula) verwachsene Schlüsselbeine kennt man von zahlreichen theropoden Dinosauriern, einschließlich *Deinonychus* (Abb. 2-57b) und *Allosaurus*. Wie am kürzlich beschriebenen zehnten Exemplar zu erkennen ist, war die Hinterzehe von *Archaeopteryx* auch nicht wie bei heutigen Vögeln nach hinten gerichtet, sondern seitlich abgespreizt.

Im Unterschied zu heutigen Vögeln hatte *Archaeopteryx* kein verknöchertes Brustbein. Andere Primitivmerkmale von *Archaeopteryx* sind unter anderem das Vorhandensein von Zähnen im Ober- und Unterkiefer, amphicoele Wirbelkörper,

EXKURS (Fortsetzung)

nur fünf bis sechs Sakralwirbel, ein langer Schwanz, Gastralia („Bauchrippen“), eine Symphyse im Beckengürtel und drei frei bewegliche Finger mit Krallen.

In den letzten Jahren wurden aus kreidezeitlichen Ablagerungen vor allem Chinas, Spaniens, Argentiniens und der USA zahlreiche weitere mesozoische Vögel gefunden. *Confuciusornis sanctus* aus der Unterkreide Chinas ist inzwischen sogar einer der häufigsten fossilen Vögel überhaupt. Diese Art besaß im Unterschied zu *Archaeopteryx* zwar schon zu einem Pygostyl verwachsene Schwanzwirbel und einen zahnlosen Schnabel, wies dagegen allerdings noch einen primitiven, diapsiden Schläfenbau auf.

Die meisten übrigen Funde aus der Unterkreide zählen zu den durch einen besonderen Bau von Coracoid und Scapula gekennzeichneten Enantiornithes („Gegenvögel“; z.B. *Sinornis*, *Iberomesornis*). Innerhalb der Enantiornithes fand unabhängig zu den heutigen Vögeln ebenfalls eine Reduktion der Zähne statt. Zähne finden sich dagegen noch in näher mit modernen Vögeln verwandten Formen aus der Oberkreide, wie *Ichthyornis* und *Hesperornis*. Letzterer, ein tauchender Meeresvogel, hatte das Flugvermögen wieder verloren (sekundäre Flugunfähigkeit kennt man auch von anderen mesozoischen Vögeln, wie etwa *Patagopteryx*).

Während nur wenige Fossilien moderner Vögel (Neornithes) in kreidezeitlichen Ablagerungen gefunden wurden, sind Vertreter der meisten rezenten Ordnungen aus dem unteren Eozän (vor etwa 50 Millionen Jahren) bekannt. Entgegen allgemein verbreiteter Ansicht sind Fossilfunde von Vögeln keineswegs selten und können entscheidend zu einem Verständnis der Evolution dieser Tiergruppe beitragen.

Dennoch sind die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der modernen Vögel bislang nur in ihren Grundzügen geklärt und Gegenstand

vieler aktueller Forschungsprojekte. Moderne phylogenetische Analysen stützen die schon seit langem angenommene Unterteilung der Neornithes in Palaeognathae (Steißhühner, Kiwis, Nandus, Emu, Kasuare und Strauß) und Neognathae. Konsens besteht auch darin, dass die Galloanseres (Hühner- und Entenvögel) die Schwestergruppe aller übrigen neognathen Arten (Neoaves) sind. Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Neoaves werden dagegen noch kontrovers diskutiert, und viele der traditionellen, auf Ornithologen des neunzehnten Jahrhunderts zurückgehenden Vogelgruppen sind nicht monophyletisch. So wird inzwischen angenommen, dass der meist zu den Storchenvögeln („Ciconiiformes“) gestellte Schuhschnabel (*Balaeniceps rex*) näher mit den Pelikanen (Pelecanidae) verwandt ist, mit denen er unter anderem eine abgeleitete Eischalen-Struktur teilt. Gut begründet ist darüber hinaus eine Schwestergruppenbeziehung zwischen den früher ebenfalls zu den Storchenvögeln gestellten Flamingos (Phoenicopteridae) und den morphologisch stark abweichenden Lappentauichern (Podicipedidae). Neben anderen abgeleiteten Merkmalen besitzen beide Gruppen elf Handschwingen und werden von einem nur ihnen eigenen Cestoden-Taxon (Amabiliidae) parasitiert. Die in den 1980er Jahren für Aufsehen sorgende Hypothese, dass Neuweltgeier (zu denen zum Beispiel der Kondor zählt) das Schwestergruppen der Störche sind, konnte durch Analyse von Gensequenzen dagegen nicht bestätigt werden. Letztere stützen eine Schwestergruppenbeziehung zwischen Neuweltgeiern und einem Taxon, das aus dem Sekretär (*Sagittarius serpentarius*) und habichtartigen Taggreifvögeln (Accipitridae) besteht; die Stellung der Falken (Falconidae) sowie der Eulen (Strigiformes) ist noch unsicher. Nicht monophyletisch sind auch die Schwalmvögel („Caprimulgiformes“), da die in Australien und Neuguinea heimischen Höhlenschwalme (Aego-



EXKURS (Fortsetzung)

thelidae) das Schwestertaxon von Kolibris (Trochilidae) und Seglern (Apodidae) sind. Sowohl die Verwandtschaftsbeziehungen als auch der Fossilnachweis legen nahe, dass Kolibris von einem Vorfahren abstammen, der Insekten in der Luft fing. Fossilfunde zeigen zudem, dass ein Teil der Kolibri-Evolution in der Alten Welt stattfand, wo diese Vögel heute nicht mehr vorkommen. Vor allem molekulargenetische Untersuchungen haben schließlich wesentliche neue Erkenntnisse zu den Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der

Sperlingsvögel geliefert, zu denen mehr als die Hälfte aller rezenten Vogelarten gehören. So wurde etwa nachgewiesen, dass die nahezu flugunfähigen neuseeländischen Maorischlüpfen (Acanthisittidae) das Schwestertaxon aller übrigen Sperlingsvögel sind, welche in Schreibvögel (Suboscines) und Singvögel (Oscines) unterteilt werden. Die basalen Verzweigungen der letzteren finden sich in Australien und man nimmt deshalb an, dass Singvögel ihren Ursprung auf der australischen Kontinentalplatte hatten.

2.3.3 Kreide

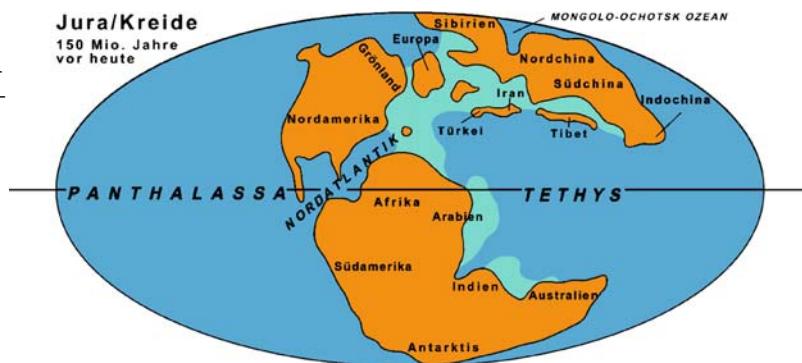
Rudisten (Muscheln) sind wichtige Riffbildner; kalkhaltige Einzeller (Coccolithophoriden) besiedeln in großen Mengen die Meere; ihre Schalen sind als umfangreiche Sedimente (Schreibkreide) erhalten. Teleostei sind die dominierenden Fische. Mehrere Tiergruppen, z.B. Ammoniten, Pterosaurier und Raubdinosaurier, bringen Riesenformen hervor. Wendepunkt in der Floengeschichte: Angiospermen dominieren. Die Kreide endet mit einer der größten Katastrophen in der Geschichte der Organismen. Rudisten, Ammoniten, Belemniten, Dinosaurier und zahlreiche andere Reptiliengruppen sterben aus. Schreibkreidekliffs in Deutschland und Dänemark, Frankreich und England sind Zeugen aus der Zeit des Kreidemeeres.

ÜBERSICHT

Die 80 Mio. Jahre währende **Kreide** (146–65 Mio. Jahre vor heute) ist durch umwälzende Veränderungen gekennzeichnet. Der Südkontinent Gondwana zerfällt in Antarktis, Südamerika, Afrika und Indien; die Kontinente bewegen sich in Richtung auf ihre heutige Position (Abb. 2-64). Im Nordkontinent Laurasia liegen Nordamerika und Eurasien zunächst noch nahe zusammen. Das Meer überschwemmt bei den ausgedehntesten Überflutungen der jüngeren Erdgeschichte selbst alte Hochflächen, u.a. auch den nordwesteuropäischen Raum und lagert zunächst tonige, dann stärker kalkige Schichten ab, auf die in der Oberkreide die weiße Schreib-

kreide folgt. Auf den Kontinenten treten die Decktsamer (Angiospermen) an die Seite der Nacktsamer (Gymnospermen). Viele heute noch vorhandene Wirbeltiergruppen entfalteten sich in dieser Zeit, z.B. Schlangen, Schildkröten, Eidechsen und Krokodile. Nach wie vor dominierten jedoch die Dinosaurier. Gegen Ende der Kreide starben Inoceramen, Rudisten, Ammoniten, Dinosaurier, Flugsaurier sowie diverse Meeressreptilien (z.B. Ichthyosaurier, Plesiosaurier und Mosasaurier) und bezahlte Vögel aus. Die Kreide-Tertiär-Grenze vor 65 Mio. Jahren markiert das fünfte und letzte Massenaussterben vor dem Entstehen des Menschen.

Abb. 2.64. Die paläogeographische Situation an der Jura-Kreide-Grenze. Der Nordatlantik ist entstanden und verbindet Panthalassa und Tethys. Nach Scote-see, Wertel (2006)



EXKURS

Die Schreibkreide von Rügen: Reste spätmesozoischen Lebens

Die bis 120 m aus der Ostsee ragenden weißen Steilufer der Insel Rügen gehen auf marine Sedimente der Oberkreide zurück und sind etwa 68–70 Mio. Jahre alt. Die Schreibkreide hat sich am Grund eines Schelfmeeres gebildet, dessen Nordküste in Südschweden und dessen Südküste im Bereich des Harzes lag. Im Westen stand dieser umfangreiche Sedimentationsraum mit dem Kreidemeer Englands und Frankreichs, im Osten mit dem Kreidemeer Russlands in Verbindung. Man schätzt, dass in einem Jahrtausend einige cm Sediment entstanden.

Eine besondere Bedeutung besaßen im Kreidemeer die planktischen Coccolithophorida (Abb. 2-65). Etwa drei Viertel der Rügener Schreibkreide bestehen aus ihren winzigen, nur wenige Mikrometer messenden Schalenschuppen, den Coccolithen. Coccolithophoriden sind bis 25 µm kleine, einzellige, photosynthetisierende Organismen, die sich vom Perm bis zur Oberkreide unter kontinuierlicher Zunahme ihrer Formenmannigfaltigkeit entwickelt haben. Einen weiteren wichtigen Anteil der Schreibkreide stellen Bryozoen-Bruchstücke; allerdings liegt ihr Anteil deutlich unter 10%. Die dritt wichtigste Komponente sind Foraminiferen-Schalen, die zwar nur etwa 1% aus-

machen, aber auf über 250 Arten zurückgehen. Auch Ostracoden (Muschelkrebse) kommen vor und dienen als Leitfossilien. Gemeinsam ist den erwähnten Kreide-Bestandteilen, dass sie aus Calciumcarbonat bestehen, welches insgesamt etwa 98% der Schreibkreide ausmacht.

Oft findet man in der Schreibkreide Rügens auch Feuersteine. Sie bestehen vorwiegend aus Siliciumdioxid und verdanken ihre Existenz einer aus dem Sediment aufsteigenden Porenwasserströmung; der Hauptteil des SiO₂ dürfte wohl von Diatomeen und Radiolarien stammen, auch Schwämme waren beteiligt. Der leicht zu identifizierende Feuerstein wurde mit den Eismassen der letzten Eiszeiten weit nach Süden verfrachtet und diente *Homo sapiens* bis ins Neolithikum als Ausgangsmaterial für Werkzeuge und Waffen. Die Verbindungsleitung der südlichsten Fundpunkte (die Feuersteinlinie) verläuft am Fuße der Mittelgebirge und gilt als Kriterium der maximalen Ausdehnung der pleistozänen Vergletscherung.

Damit offenbaren sich die Steilküsten Rügens, naher dänischer Inseln (Mön), von Dover (in Südgengland) und der gegenüberliegenden Normandie (Frankreich) als organismischen Ursprungs. Bis heute enthalten sie darüber hinaus



EXKURS (Fortsetzung)



Abb. 2-65. Kreideküste Rügens, zu einem erheblichen Teil aus den Schalenplatten (Coccolithen) einzelner Algen (Coccolithophorida, Inset) aufgebaut. Foto Reinicke

weitere Fossilien und haben schon viele in das umliegende Meer und an dessen Küsten entlassen, weswegen ein aufmerksamer Gang entlang Ostsee- oder Nordseeküste eine Fülle von Fossilien zutage fördern kann. Folgend seien einige besonders auffällige genannt:

Nicht selten kann man Schwämme finden. Alle heutigen Gruppen (Calcarea, Hexactinellida und Demospongiae) sind vertreten. Besonders auffällig ist der kugelförmige Kalkschwamm *Porosphaera globularis*. Oft findet man die weißen Kugeln mit ihrer porösen Oberfläche am Ostseestrand, vielfach von Fremdorganismen angebohrt oder durchlöchert (Abb. 2-66 a). Schon im Paläolithikum hat man sie für die Herstellung von „Perlenketten“ verwendet.

Bryozoen sind in der Schreibkreide Rügens sehr häufig; bis heute wurden über 270 Arten beschrieben. Die mit ihnen verwandten Brachiopoden sind ebenfalls auf Rügen und anderswo am Strand der südlichen Ostsee zu finden (z.B. *Cerithynchia*, Abb. 2-66 b). Allein von Rügen kennt man über 30 Arten, darunter *Lingula cretacea*.

Kalkschalige Brachiopoden findet man fast immer doppelklappig.

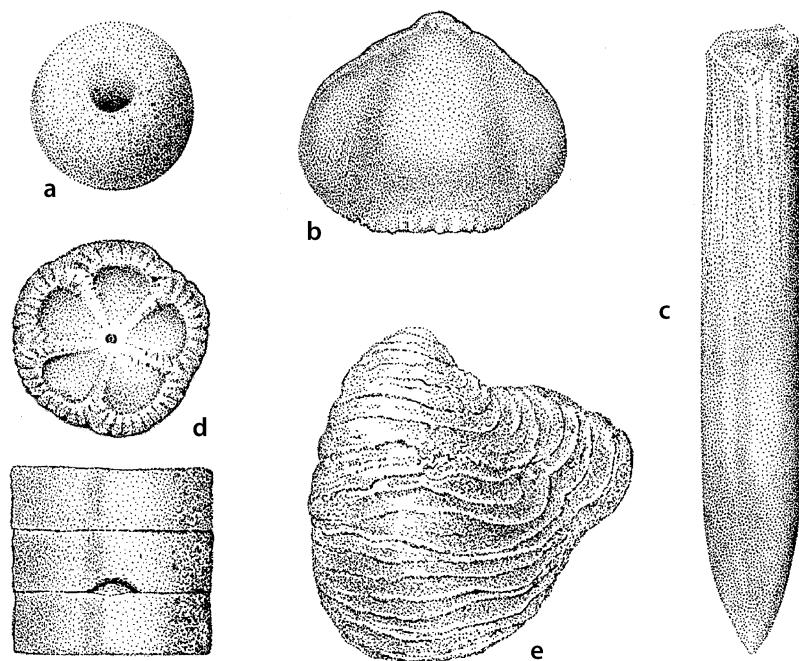
Unter den Mollusken sind die Belemnitidae besonders leicht zu finden. Belemniten-Rostren sind allbekannte Fossilien, die interessanterweise auf Rügen alle nur einer Gattung angehören: *Belemnella* (Abb. 2-66 c). Die bekannteste Muschel ist die Auster *Pycnodonte* (Abb. 2-66 e).

Ebenfalls auffällige und schöne Fossilien Rügens sind Seelilien und Seeigel. Von ersteren werden fast nur die scheibenförmigen, fünfstrahligen Stielglieder oder Stielbruchstücke, z.B. von *Iselicrinus* und *Nielssenicrinus*, gefunden (Abb. 2-66 d). Der Durchmesser der Stielglieder beträgt einige Millimeter; die Elemente sind also gut mit bloßem Auge zu finden. Kreide-Seeigel findet man in unterschiedlicher Erhaltung, oft die kompletten Coronen, besonders häufig die *Irregularia Galerites vulgaris* und *Echinocorys ovata*.

Eine Vorstellung vom Reichtum der Kreide-Fossilien kann man im **Deutschen Meeresmuseum in der historischen Altstadt von Stralsund** gewinnen.

EXKURS (Fortsetzung)

Abb. 2-66a–e. Kreide-Fossilien, die man am Ostseestrand finden kann: **a** *Porosphaera*, **b** *Cretirhynchia*, **c** *Belemnella*, **d** *Isselocrinus*, **e** *Pycnodonte*. Nach Nestler (1995)



Um Missverständnisse zu vermeiden:

- Heute stellt man Schultafelkreide aus gemahlenem Gips her; dieser ist weicher und schont die Tafeln.
- Ebenfalls in der Kreide entstanden auch andere Sedimente, insbesondere entlang dem

Nordrand der Mittelgebirge und in Süd- und Südostdeutschland (Abb. 2-1), z.B. die Sandsteinfelsen der Sächsischen Schweiz. Im Elbsandsteingebirge gab es zeitweise bis zu 600 Steinbrüche, aus denen viele Bauten der Dresdener Barockzeit entstanden.

2.3.3.1

Organismenwelt der Kreide

Im Plankton der Ozeane machten die **Kieselalgen** (Diatomeen) eine Radiation durch. Sie haben wohl mit den Dinoflagellaten einen wesentlichen Teil zur Primärproduktion und zur Bildung von Tiefseesedimenten der Ozeane beigetragen. Auch die planktischen Foraminiferen – Globigerinen – entwickelten sich stark; ihre aus Calciumcarbonat bestehenden Gehäuse haben auch heute noch wesentlichen Anteil an der Sedimentbildung warmer Meere.

Speziell während der Oberkreide spielte auch das kalkige **Nannoplankton** eine wichtige Rolle. Die Platten, mit denen die Zellen der nannoplanktischen **Coccolithophorida** gepanzert waren, sammelten sich zu mächtigen Sedimenten (Schreibkreide, Abb. 2-65). Solche Ablagerungen kennen wir beispielsweise von der Südostküste Englands bei Dover und den Ostseeinseln Rügen und Mön. In großer Gleichförmigkeit erstreckt sich die Schreibkreide von Süden England bis zur Krim. In manchen Gebieten sind auch Schwämme und Bryozoen an ihrem Aufbau beteiligt (Maastrichter Kreide). Unter den **Lithistida** sind

die propellerförmige *Verruculina*, die birnenförmige *Siphonia* und unter den Hexactinelliden die trichterförmige Gattung *Ventriculites* sowie das schirmförmige *Coeloptychium* (Abb. 2-1) erwähnenswert.

Korallen sind als Riffbildner in der Kreide nur von untergeordneter Bedeutung; Korallenkalke aus dieser Zeit gibt es z. B. in den südfranzösischen Alpen (Urgon-Facies). Außer Korallen waren hier auch Bryozoen und vor allem Rudisten an der Riffbildung beteiligt.

Im Benthos der Meere gehen die **Brachiopoden** weiter zurück (heute existieren von ihnen nur noch etwa 330 Arten – gegenüber 30 000, die fossil bekannt wurden); ähnliches gilt für die gestielten Crinoidea. Brachiopoden lebten allerdings in manchen küstennahen Gebieten in großer Dichte, so die Inarticulaten mit der kalkschaligen, festgewachsenen Gattung *Isocrania*, im Volksmund als „Totenkopfmuschel“ oder „Totenköpfchen“ bezeichnet, weil die Muskelinsertionsstellen und das Armgerüst eine Ähnlichkeit mit einem Schädel suggerieren. Unter den **Gastropoden**, speziell den Neogastropoden, entstanden viele moderne Familien mit carnivoren Formen.

Die **Bivalvia** erreichen in Form der verbreiteten Inoceramen eine besondere Mannigfaltigkeit. Die Inoceramen sind häufige Muscheln, die bis zu 1 m lang wurden. Sie stellen wichtige Leitfossilien dar (Abb. 2-1).

In flachen, warmen Meeresgebieten dominierten die bis zu 1 m hohen Rudisten, die zum Teil umfangreiche Riffe bildeten. Sie entstanden im Jura und besiedelten die tropischen und subtropischen Flachmeere etwa 70 Mio. Jahre, bevor sie etwa 100 000 Jahre vor der Kreide-Tertiärgrenze ausstarben. Rudisten bevorzugten jene Schelfbereiche, in denen starke Wasserbewegung vorherrschte. Trotz ihrer robusten Schalen wurden sie oft zerstört, weswegen man heute vorwiegend Trümmerkalke findet (lat. *rudus* = Schutt). An manchen Stellen entstanden bis über 1000 m dicke Schichten! Für die Ausbreitung der Rudisten wirkte sicher die Überflutung großer Bereiche der Kontinente begünstigend. Rudisten hatten häufig zwei sehr unterschiedliche Schalen. Die eine war kegel-, die andere deckelförmig (Abb. 2-67a). Flachwasserriffe der Oberkreide

wurden im Wesentlichen von ihnen aufgebaut. Heute findet man fossile Rudisten-Riffe in Südeuropa, Nordafrika, Arabien, Iran, Indonesien, Philippinen, China und in der Karibik, also entlang der alten Tethys-Küste. Auf der arabischen Halbinsel sind Rudistenkalke wichtige Speichergesteine für Erdöl. Abb. 2-67 zeigt die Umgestaltung der bilateralsymmetrischen Formen (*Diceras*) in die merkwürdigen Gattungen *Titanosarcolites* und *Vaccinites*. Unglaublich war die Kalkproduktion: Ein Weichkörper von 5–10 cm³ (entspricht einer heutigen Auster) konnte in einem Jahrzehnt mehrere Kilogramm Kalk produzieren. Der relativ kleine Weichkörper bewohnte in den hohen, kegelförmigen Gehäusen nur die oberste Etage; alle darunter liegenden ehemaligen Wohnbereiche wurden durch Kalkböden verschlossen.

Unter den **Cephalopoden** brachten die Ammoniten Riesenformen hervor. Die größte je gefundene Form stammt aus einem Steinbruch bei Seppenrade (Münsterland, Nordrhein-Westfalen): sie erreicht einen Durchmesser von über 2 m und eine Dicke von 40 cm. Gegen Ende der Kreide erlebten die Ammoniten ihren stammesgeschichtlichen Niedergang, die Belemniten dagegen erlangten in der Kreide eine größere Bedeutung als sie im Jura hatten. Zum Teil sind sie in riesigen Mengen fossilisiert.

Unter den **Decapoda** entfalteten sich die Brachyura.

Auch **Echinodermen** sind aus der Kreide reichlich überliefert. Reguläre Seeigel wie *Stereocidaris*, *Salenia* und *Phymosoma* sind als schöne, aber seltene Formen im norddeutschen Tiefland zu finden.

In der Fischfauna der Kreide werden die **Teleosteer** mit ihren dachziegelartig angeordneten, dünnen und elastischen Schuppen die artenmäßig absolut vorherrschende Gruppe.

Insgesamt zeigt die Tierwelt der Meere der Kreidezeit gegenüber der des Jura keine grundsätzlichen Unterschiede. Auch die marinen Reptilien bleiben ähnlich. Die Schildkröten entwickeln bis 2 m lange Formen, deren Panzer zu einem Rahmenwerk zurückgebildet wurde.

Gegen Ende der Kreidezeit drangen die rein kretazischen **Mosasaurier** (Maas-Saurier; nach dem Fluss Maas benannt) in die Meere ein. Der

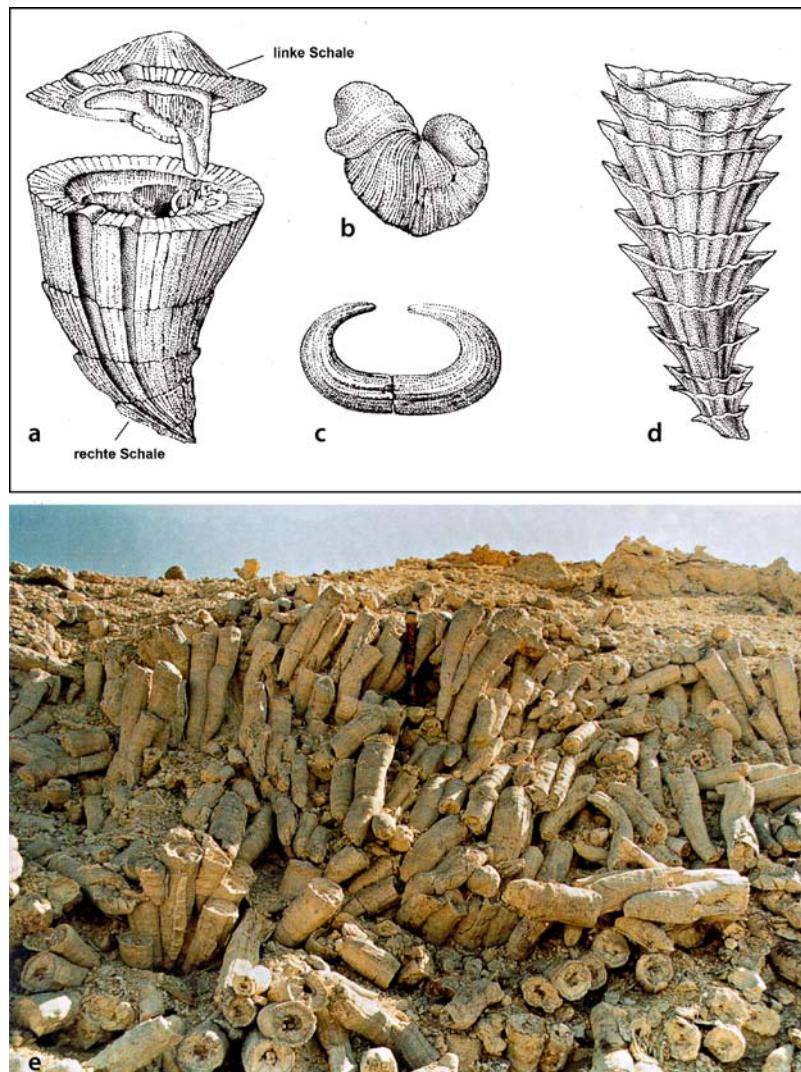


Abb. 2-67 a-e. Rudista. **a** Aufbau eines Rudisten. Die Muschel ist mit der rechten, kegelförmigen Schale am Substrat festgewachsen; die linke Schale ist als Deckel entwickelt. Der relativ kleine Weichkörper lebte im jeweils oberen Gehäusebereich. Höhe bis 1,5 m. **b** Diceras: beide Schalen sind

noch relativ ähnlich; ursprünglicher Rudist. **c** *Titanosarcolites*: jede Schale dieser liegenden Form bis 1 m lang. **d** *Vaccinites*: diese Gattung hat Riffkörper bis 1,8 m Höhe aufgebaut. **e** *Vaccinites vesiculosus* am Fundort (Kreide, Oman). Nach Schumann, Steuber (1997)

erste Schädel eines Mosasauriers wurde Ende des 18. Jh. bei Maastricht (Niederlande) gefunden. Als französische Truppen 1795 Maastricht belagerten, gab Napoleon den Befehl, diesen Schädel zu erbeuten. 600 Flaschen Wein waren als Prämie ausgesetzt! Der Schädel wurde gefunden, geraubt und zu Cuvier nach Paris gebracht.

Mosasaurier waren langgestreckte, carnivore Reptilien. Ihre Länge reichte von 2 m (*Clidastes*) bis 17 m (*Mosasaurus*). Mosasaurier haben sich vergleichsweise schnell in den Weltmeeren ausgebreitet. In ihrer relativ kurzen Geschichte von 25 Mio. Jahren brachten sie ganz verschiedene Lebensformen hervor, u. a. Muschelknacker (*Glo-*

bidens) und Räuber, die von ihresgleichen, Fischen und Vögeln (*Hesperornis*) lebten (*Tylosaurus* u.a.).

Auf dem Festland entwickelten die **Saurischia** mit den großen Raubdinosauriern und den riesigen Pflanzenfressern neue Gattungen (S. 157). Die **Ornithischia** brachten eine Reihe neuer Formen hervor, z.B. die bekannte Gattung *Iguanodon*. Diese bis 7 m großen Pflanzenfresser lebten auch in Europa. Bei Bernissart in Belgien stürzte eine ganze Herde in eine Felsspalte und wurde fossil erhalten. Im Naturkundemuseum in Brüssel hat man ihre Skelette aufgestellt und so ein Bild der Kreidezeit in Europa entworfen. Besonders bekannte Formen sind auch *Triceratops* (Abb. 2-60c) mit langen Nasenaufsätze und *Ankylosaurus* mit seiner starken Panzerung.

Die **Flugsaurier** brachten in der Oberkreide die größten Formen ihrer Geschichte hervor: *Quetzalcoatlus* (Abb. 2-53f) erreichte 15 m Spannweite und war das größte fliegende Tier, welches uns bekannt ist. *Pteranodon* (Abb. 1-26a) wies eine Spannweite von 9 m auf. Daneben gab es eine Fülle kleinerer Formen. Die Pterosaurier besaßen eine feste Verbindung des Schultergürtels mit der Brustwirbelsäule und waren wahrscheinlich wie die Säugetiere und

Vögel homiotherm. In der Kreide entwickelten sich schließlich Schlangen und Eidechsen.

In der Kreide liegt ein entscheidender **Wendepunkt in der Floengeschichte**: Mit der rapiden Ausbreitung der **Angiospermen** innerhalb von etwa 10 Mio. Jahren ab der Grenze Unterkreide-Oberkreide beginnt vor etwa 120 Mio. Jahren das von diesen dominierte Neo- oder Kaenophytikum. Von der mittleren Kreidezeit an überflügeln die Angiospermen die viel älteren Gymnospermen. Die **Bennettitales** (Abb. 2-68), die mit den Angiospermen in Verbindung gebracht werden, sterben aus. Angiospermen sind „**Bedecktsamer**“, d.h. ihre Samenanlagen werden von einem Fruchtknoten umhüllt und liegen nicht mehr frei wie bei den Gymnospermen („**Nacktsamern**“). Ihre Blüten sind bunt und locken Bestäuber an, die an ihrem Vermehrungsprozess beteiligt sind. Es beginnt eine enge **Ko-evolution** mit Insekten, insbesondere Schmetterlingen und **Hautflüglern** (vgl. Kap. 4.3.3.4). Ginkgogewächse sterben in der Kreide bis auf geringe Reste aus; auch die in der Unterkreide noch stark vertretenen Voltziales gehen zurück. Die **Pinales** machen etwa parallel zu den Angiospermen eine rasche Evolution durch, werden aber dann im Tertiär endgültig von den Angiospermen in Randsituationen gedrängt.

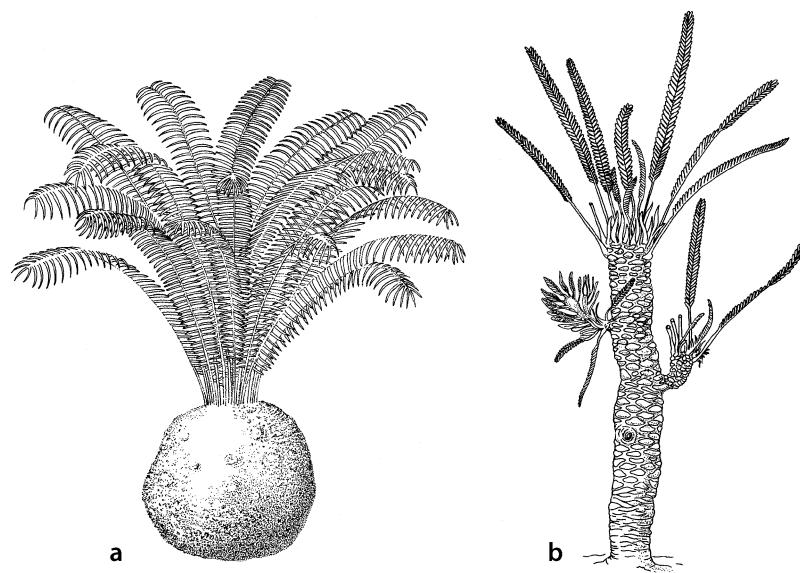


Abb. 2-68 a, b. Kreidezeitliche Bennettitales. **a** Cycadeoidea, **b** *Williamsonia*

Mit dem Ende der Kreidezeit setzte ein weltweiter Rückzug der Meere aus den vorher überfluteten Flachmeergebieten ein, der dem am Ende des Perm vergleichbar ist und vom Aussterben vieler Organismengruppen begleitet ist. In der Tat war dieser Rückzug des Meeres stärker denn je, und im Großen und Ganzen waren in dieser Zeit die jetzigen Umrisslinien der Kontinente erreicht. Mit dem Ende der Kreide verschwinden mehrere Organismengruppen oder werden doch drastisch reduziert.

Unter den Schwämmen hatten in der Kreide die massiven, zum Teil gesteinsbildenden Lithistida (Demospongiae) und die Hexactinellida eine besondere Blüte erlebt; jetzt ging ihre Zahl stark zurück, heute leben diese Schwämme bevorzugt in großen Meerestiefen. Auch die Kalkschwämmen (Calcarea) verloren Ende der Kreide den Großteil ihrer Formen.

Die Bryozoen, die in der Kreide ihre größte Formenfülle erreicht hatten, verloren etwa die Hälfte ihrer Gattungen.

2.3.3.2

Massenaussterben an der Kreide-Tertiär-Grenze

Wie schon im Exkurs auf S. 106 dargestellt, hatte nach verbreiteter Ansicht der Einschlag eines Asteroiden (oder mehrerer Asteroidentrümmer) vor etwa 65 Mio. Jahren Konsequenzen für die Organismen. Die Atmosphäre wurde vermutlich schockartig aufgeheizt, Seeböen zerstörten küstennahe Lebensräume, gewaltige Staubmengen wurden in die Atmosphäre geschleudert. Es kam zu mehrjähriger Verdunkelung und zur Abkühlung. Das Aussterben hatte aber vermutlich mehrere Gründe (S. 108).

2.4

Känozoikum (Erdneuzeit)

Das **Känozoikum** ist mit 65 Mio. Jahren das kürzeste Erdzeitalter. An seinem Beginn steht das Aufblühen zahlreicher Organismengruppen, welche die Lebensräume einnahmen, die nach dem großen Einschnitt an der Kreide-Tertiär-Grenze (K-T-Grenze) ausgestorben waren. Das Känozoikum wird im **Tertiär** und **Quartär** gegliedert. Diese Bezeichnungen gehen auf eine heute nicht mehr übliche Einteilung der Erdgeschichte zurück, in der das Tertiär die dritte (lat. *tertius*) und das Quartär (lat. *quartus*) die vierte Abteilung darstellten. Das Känozoikum ist durch bedeutende geologische Ereignisse gekennzeichnet, die letztlich die heutigen Bedingungen geschaffen haben. Das Öffnen der Drake-Passage zwischen Südamerika und der Antarktis führte Ende des Eozän zur Bildung der zirkumantarktischen Strömung. Damit erfolgte eine thermische Isolation der südpolaren Region. Die alpidische Gebirgsbildung (Exkurs, S. 99) ist ein weiteres wichtiges Ereignis der Erdneuzeit, und die Ausbildung der mittelamerikanischen Brücke veränderte das ozeanische Strömungsmuster. Der Golfstrom entstand.

Europa war relativ lange (bis zum Eozän) über Spitzbergen und Grönland mit Nordamerika durch eine Landbrücke verbunden, und durch den Anschluss Europas an Asien und Afrika erfolgte ein weiterer Austausch von Organismen.

2.4.1

Tertiär

Säugetiere und Blütenpflanzen entfalten sich und kennzeichnen das Bild der modernen Erde. Die Kontinente nehmen die heutige Position ein, wodurch sich die Meeresströmungen erheblich ändern. Es kommt zu erheblichen Meeresspiegelschwankungen. Knochenfische, speziell Teleosteer, dominieren in marinen und limnischen Lebensräumen. Insekten entfalten sich weiter.

Das **Tertiär** (65–1,8 Mio. Jahre vor heute) ist über lange Phasen durch Artenvielfalt in tropischem oder doch warm-gemäßigtem Klima gekennzeichnet. Im marinen Benthos entwickelten Foraminiferen Riesenformen (Nummuliten, Abb. 2-69).

Das Tertiär wird weitgehend nach dem prozentualen Anteil der heute noch lebenden Mollusken-Gattungen differenziert. Man unterscheidet **Alttertiär** oder **Paläogen** (Paleozän, Eozän und Oligozän) sowie **Jungtertiär** oder **Neogen** (Miozän und Pliozän).

Das **Paleozän** ist die erste Epoche der Erdneuzeit, sie erstreckte sich über fast 10 Mio. Jahre (65–56 Mio. Jahre vor heute). Das folgende **Eozän** (griechisch *eos* = Morgenröte) währte über

20 Mio. Jahre (56–34 Mio. Jahre vor heute) und erlebte den Beginn der modernen Weichtiere. Im **Oligozän** (*oligos* = wenig; 34–25 Mio. Jahre vor heute) entsprachen nur wenige Weichtiere den heutigen Formen. Ähnliches soll mit dem Begriff **Miozän** (25–5 Mio. Jahre vor heute) ausgedrückt werden (griechisch *meion* = weniger), im abschließenden **Pliozän** (griechisch *pleion* = mehr) gab es dann schon viele Weichtiere der Gegenwart.

Man schätzt heute, dass es im Eozän weniger als 5% der heute existierenden Mollusken-Gattungen gab, im Miozän waren es 20%, im Pliozän über 50%.

Im Tertiär erfolgten immer wieder Meereseinbrüche, die auch in Europa zu fossilreichen Ab-

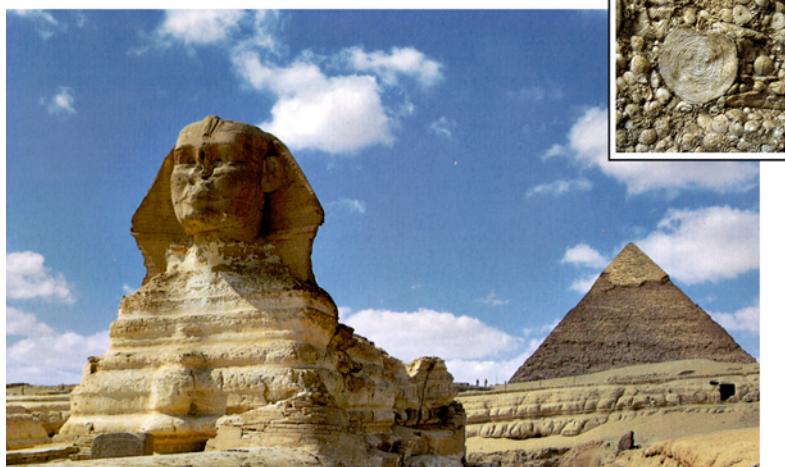


Abb. 2-69. Der Sphinx bei Giza (nahe Kairo) – Löwenkörper mit Antlitz des Königs Chefren – und die großen Pyramiden (im Hintergrund die Chefren-Pyramide) bestehen aus eozänem Nummuliten-Kalk (Inset)

lagerungen in „Tertiär-Becken“ führten, dem Pariser, Londoner, Nordwestdeutschen und Wiener Becken, sowie dem Oberrheingraben mit dem Mainzer Becken. Die tiefgreifendsten Veränderungen erfolgten jedoch im Raum der Pyrenäen, Alpen und Karpaten, wo hoch aufragende Gebirge und die heutigen Flusssysteme entstanden (alpidische Gebirgsbildung, S. 99).

In weiten, absinkenden Gebieten Europas dagegen entstanden im Tertiär umfangreiche **Braunkohlenlager** (vgl. auch Exkurs, S. 190 und Abb. 2-37). Die klimatische Situation war ähnlich wie im Karbon: die Temperaturen waren relativ hoch, die Vegetation reich entwickelt, das Land sank langsam ab. Große Mengen absterbender Pflanzensubstanz sammelten sich, verhornten und wurden schließlich zu Braunkohle. Etwa 20% der wirtschaftlich nutzbaren Weltbraunkohlevorräte lagern in Europa, davon etwa die Hälfte in Deutschland. Im Wesentlichen gibt es hier drei Reviere: Rheinland (Niederrhein) mit 35 Mrd. Tonnen, Mitteldeutschland mit 8 Mrd. Tonnen und Lausitz mit 13 Mrd. Tonnen. Bezuglich ihres Heizwertes ist die Braunkohle der Steinkohle unterlegen. Sie liefert 11–26 000 kJ/kg, die Steinkohle 25–35 000 kJ/kg. In ihrer Genese war die Braunkohle nicht so hohen Drucken und Temperaturen ausgesetzt wie die Steinkohle. In manchen Gebieten ist sie eine wesentliche Grundlage unserer modernen Welt (Abb. 2-70 a).

Einen weiteren Einblick in die Braunkohlezeit, wie das Tertiär auch genannt wird, vermittelt uns der **Bernstein** (Abb. 2-72 b–d). Bernstein entstammt einer lange vergangenen Baumvegetation und geht auf Baumharze zurück, insbesondere aus der Kreide und dem Tertiär. Wesentlich jüngere, subfossile Harze der letzten 5 Mio. Jahre nennt man Kopale.

Am bekanntesten ist in Europa der „Baltische Bernstein“. Sein Alter beträgt 40–50 Mio. Jahre, und wegen seiner Einschlüsse (Inklusen) von Tieren und auch Pflanzenteilen gibt er Auskunft über Fauna und Flora dieser Zeit. Baumharze wurden damals aus Totholz ausgespült, von Flüssen verfrachtet, ins Meer transportiert und zu Bernstein. Ohne Wasser wäre dessen Genese nicht denkbar. 99% aller im Bernstein eingeschlossenen Tiere sind Arthropoden, meist Insekten, oft amphibische. Man geht also davon

aus, dass die Entstehung von großen Bernsteinmengen in riesigen alttertiären Bergwäldern erfolgte, die von Fließgewässer durchzogen wurden und dass Entstehungsort des Harzes und Entstehungsort des Bernsteins nicht übereinstimmen. Im Zuge der Eiszeiten kam es dann zu weiteren Verfrachtungen.

Der baltische Bernstein wird z. B. mit Kiefern (*Pinus succinifera*) in Zusammenhang gebracht, in anderen Fällen (Mexikanischer und Dominikanischer Bernstein) spielte offenbar die Leguminose *Hymenaea* eine wichtige Rolle.

Auch in Braunkohlelagerstätten Mitteldeutschlands, z.B. bei Bitterfeld und Hoyerswerda, ist Bernstein keine Seltenheit. Dieser „Sächsische Bernstein“ ist wesentlich jünger als der oben erwähnte „Baltische Bernstein“.

Die **Insekten-Fauna**, soweit sie über Bernsteininklusen erfasst wurde, besteht zum kleineren Teil aus auch heute noch in Europa vorkommenden Taxa (Abb. 2-70 b), zum größeren Teil jedoch aus Formen, die sich in wärmere Gebiete zurückgezogen haben (z.B. Termiten, Abb. 2-70 d). Besonders bekannt wurden die kürzlich entdeckten Mantophasmatodea (Abb. 2-70 c).

In der Braunkohlezeit dominierten die **Bedektsamer** (Angiospermen). Außerdem gab es Nadelhölzer in großer Artenfülle. Im Paläogen standen, entsprechend dem warm-feuchten Klima wärme- und feuchtigkeitsliebende Gehölze mit immergrünen Blättern (Lorbeer-Mischwald-Gesellschaften) im Vordergrund. Im Zuge der Abkühlung im Neogen wurde diese Vegetation von einer aus dem Osten einwandernden Flora verdrängt, die im Herbst ihre Blätter abwirft. Damit entstanden in Mitteleuropa zum ersten Mal Wälder, wie wir sie heute kennen.

Die **Fauna der Meere** im Tertiär ähnelte der heutigen Meeresfauna schon sehr. Die früher so hervortretenden Brachiopoden waren stark zurückgegangen, Muscheln dagegen verbreitet. In Rheinhessen gab es zeitweise umfangreiche Austerriiffe (*Pycnodonte callifera* ist in der Gegend von Bad Kreuznach keine Seltenheit). Der Oberrheingraben war ein Flachmeer, in dem Haie lebten, deren Zähne man heute z. B. bei Alzey finden kann. Schnecken entfalteten sich zu großer Artenfülle, im Pariser Becken findet man z.B. hervorragend erhaltene Schalen. Unter den



Abb. 2-70a-d. **a** Braunkohlekraftwerk am Lausitzer Findlingspark Nöchtern (Sachsen). Bevor man an die Braunkohle gelangte, mussten bis 100 m Sediment entfernt werden, das im Laufe der pleistozänen Vergletscherungen hierher ge-

langte. **b-d** Bernstein. **b** Ansammlung verschiedener Insekten, **c** *Raptophasma* (Mantophasmatodea), **d** Termiten. Fotos **b-d** aus Wichard, Weitschat

Foraminiferen erschienen abermals Riesenformen: die scheibenförmigen Nummuliten (nach dem lateinischen Wort für kleines Geldstück = *nummulus* genannt) erreichten Durchmesser von mehr als 10 cm. Stellenweise sind sie gesteinbildend. Am bekanntesten sind wohl die großen Pyramiden von Giza in der Nähe von Kairo, die aus Nummulitengestein aus nahegelegenen Steinbrüchen im Alten Reich aufgebaut wurden. An ihnen kann man die Nummuliten-Schalen sehr schön sehen (Abb. 2-69); und schon in der Antike waren sie aufgefallen, jedoch als Linsen interpretiert worden. Man meinte, die Bauarbeiter hätten ihr Linsengericht verschüttet.

Nachdem im Mesozoikum die Reptilien als Raubtiere in den Meeren eine bedeutende Rolle gespielt hatten, folgten jetzt Fische, insbesondere Teleosteer, und Säuger.

Die Teleosteer entwickelten sich zur artenreichsten Wirbeltiergruppe. Mit etwa 25 000 Arten stellen sie über die Hälfte der rezenten Vertebraten-Species. 60% von ihnen leben im Meer, 40% im Süßwasser, obwohl dieses nur 1% des Oberflächenwassers einnimmt. Die rasche Artbildung von Süßwasser-Teleosteern ist ein intensiv bearbeitetes Thema. Besonders gut sind in dieser Hinsicht die Seen Ostafrikas untersucht, in denen sich Cichliden in Hunderte von Arten

differenziert haben. Man geht derzeit von einer Artbildung in weniger als 100 Jahren aus. Cichliden sollen 5% der rezenten Wirbeltierarten stellen.

Schon im Paläogen eroberten die Wale das Meer, sie stammen von den Paarhufern nahestehenden Huftieren ab. Aus Pakistan kennt man Schädel- und Skelettreste, die Übergangsformen angehören, die wohl eine amphibische Lebensweise hatte (Kapitel 1; Abb. 1-30). In Mitteleuropa hat man eozäne Walreste bei Helmstedt (Niedersachsen) gefunden. Im frühen Neogen folgten die Robben, die sich von bärenartigen Raubtieren ableiten lassen.

Auch auf dem Festland machten die Säugetiere eine rasche Entfaltung durch. Raubtiere, Na-

getiere und Insektenfresser waren schon im Paläozän vorhanden, Paar- und Unpaarhufer sowie Fledermäuse sind seit dem Eozän bekannt. Es gab im Tertiär nicht nur das rasche Entstehen neuer Säugerordnungen, manche starben auch bald wieder aus (Abb. 2-72).

Die Entfaltung der Blütenpflanzen, die vor etwa 120 Mio. Jahre vor heute begann, setzte sich im Tertiär fort. Mit ihr entstand vermutlich in einer engen Coevolution die große Vielfalt der Insekten mit über 1 Mio. Arten.

Einen ganz besonders detaillierten Eindruck von der alttertiären Organismenwelt vermittelte uns die Grube Messel, die wegen ihrer kontroversen Einschätzung durch Wissenschaft und Politik in die Schlagzeilen kam.

EXKURS

Messel: Von der geplanten Mülldeponie zum UNESCO-Weltnaturerbe – ein Blick in die Welt vor nahezu 50 Mio. Jahren

Die Grube Messel liegt etwa 8 km nordöstlich von Darmstadt auf einem Ausläufer des nördlichen Odenwaldes und erlangte in breiten Kreisen der Bevölkerung erst „Berühmtheit“, als man das bis zu 70 m tiefe „Loch“, das durch den Abbau von Ölschiefer zustande gekommen war und aus dem man schon viele Fossilien geborgen hatte, als Mülldeponie verwenden wollte. Ein fast 20 Jahre währender Kampf engagierter Personen führte jedoch dazu, dass dieser unverantwortliche Missbrauch nicht eintrat, sondern dass die Grube Messel 1995 durch die UNESCO, die Organisation der Vereinten Nationen für Bildung, Wissenschaft und Kultur, zum Weltnaturerbe der Menschheit ernannt wurde. Diese Fundstätte enthält einen einzigartigen Reichtum fossilisierter Pflanzen und Tiere aus dem Eozän, als Europa noch eine Inselwelt war, zu der auch Grönland mit Krokodilen und Palmen zählte und in der die großen Faltengebirge der Alpen, Pyrenäen und Karpaten noch nicht existierten.

Die Fundstelle Messel liegt heute bei 50° nördlicher Breite, nach paläomagnetischen Messungen im frühen Tertiär dagegen bei 38°. Dies entspricht der geographischen Breite des heutigen Neapel. Seitdem ist Mitteleuropa etwa 1300 km nach Norden verschoben worden.

Die Fossilien eröffnen uns einen differenzierten Einblick in eine eozäne Organismenwelt (Abb. 2-71). In der Zeit vor knapp 50 Mio. Jahren reichte die Urnordsee bis etwa an die heutigen Mittelgebirge und der Alpenraum war vom Meer bedeckt. Das Klima war tropisch-subtropisch, mit Jahresmitteltemperaturen von etwas über 20°C. In dem Maarsee nahe dem heutigen Messel lagen sich über einen Zeitraum von 1–1,5 Mio. Jahre Faulschlammlagen ab, die später zu einer bis zu 200 m dicken Ölschieferschicht wurden, d.h. es sind nicht nur Skelettelemente und Zähne erhalten, sondern auch Bakterienrasen, die den Körperumriss mit Haarkleid abbilden. Fossil überlieferter Magen-Darm-Inhalt lässt Rückschlüsse



EXKURS (Fortsetzung)



Abb. 2-71 a-e. Fossilien von Messel. **a** *Diplocynodon* (das häufigste Krokodil in Messel), **b** *Eurotamandua* (Ameisenbär), **c** *Eomanis* (Schuppentier), **d** *Hyrachyus* (Tapir), **e** *Formicium* (Ameise). Nach von Koenigswald, G. Storch (1998)

auf die Ernährung zu. Der Messeler See, stagnierend und weniger als 200 m tief, wurde zu einem fossilen Sammelbecken, einer so genannten Grabgemeinschaft (Thanatocoenose) für Bewohner limnischer und terrestrischer Habitate sowie des Luftraumes. Weltruhm erlangte Messel als Fundstätte fossiler Säugetiere, die so gut erhalten sind wie nirgendwo sonst; in sehr vielen Fällen lassen sich sogar Magen- und Darminhalte identifizieren. In der ufernahen Vegetation spielten Palmen, Theaceae, Juglandaceae, Araceae, Magno-

lien u.a. eine wichtige Rolle. Insgesamt fand man Vertreter von 60 Blütenpflanzen-Familien; dazu Formen aus sieben Farn-Familien. Der artenreiche, immergrüne subtropisch-tropische Regenwald hatte eine gewisse Ähnlichkeit mit den heutigen Wäldern Südostasiens; die Fauna des Sees zeigt Anklänge an die der „Everglades“ im Süden Floridas, wo auch heute noch – wie damals in Messel – Knochenhechte, Schlammfische und Alligatoren zusammen vorkommen.

EXKURS (Fortsetzung)

Groß ist die Zahl der gefundenen Insekten, allerdings handelt es sich bis auf wenige Wasserläufer (Hydrophilidae) um terrestrische Formen, u.a. Riesenameisen (*Formicium*, Spannweite bis 16 cm; **Abb. 2-71e**).

An Fischen sind der Schlammfisch *Cyclurus* und der Knochenhecht *Atractosteus* zu erwähnen, die zu den Holosteern zählen. Holosteern leben heute nur noch in Mittel- und Nordamerika (*Amia*, *Lepisosteus*), von wo sie nach Europa eingewandert sind (**Abb. 2-71a**). Unter den Teleostei sind Barschartige (*Amphiperca*) und der Aal (*Anguilla*) zu nennen, eine Gattung, die noch heute verbreitet existiert.

Eine weitere wichtige Faunenkomponente waren Krokodile: 7 Arten wurden bisher auf relativ engem Raum nachgewiesen; so etwas gibt es heute nirgendwo auf der Erde. Mit 5 m Länge ist *Asiatosuchus germanicus* die längste Art.

Auch Vögel sind mit einer großen Anzahl (über 50 Arten aus 36 Ordnungen) vertreten. Relativ häufig findet man Wiedehopfartige, Mausvögel und Racker. Neben vielen fliegenden Formen gab es den 2 m hohen Riesenlaufvogel *Gastornis* (*Diatryma*), der auch aus Nordamerika bekannt ist.

Das „Urpferdchen“ *Propalaeotherium parvulum* (*Eurohippus parvulus*) dagegen hatte nur die Größe eines Foxterriers, das verwandte *P. hassiacum* war schäferhundgroß. *Propalaeotherium* besaß vorn drei, hinten vier Zehen und lebte von Blättern und Früchten (einschließlich Weintrauben). Es gehörte zu einer phylogenetischen Seitenlinie und starb im Eozän aus.

Auch einen Ameisenbären (*Eurotamandua jorezi*, **Abb. 2-70b**) kennt man aus Messel. Es handelt sich um den einzigen Fund außerhalb von Süd- und Mittelamerika, wo die Gruppe heute noch mit vier Arten vorkommt.

Dazu kommen Schuppentiere (*Eomanis*, **Abb. 2-71c**), die heute auf Afrika und Teile Asiens beschränkt sind, und Tapire (*Hyrachys*, **Abb. 2-71d**), welche rezent in Südostasien und Lateinamerika leben.

Groß ist die Zahl der gefundenen Fledermäuse. Ihre Erhaltung ist so gut, dass man anhand von Mageninhaltsanalysen noch feststellen konnte, dass sie Nachtfalter gefressen hatten. Warum ihre Erhaltung, wie auch die vieler anderer Tiere, so unglaublich gut ist, weiß man nicht sicher. Vielleicht waren Gasausbrüche oder auch toxische Blaualgen die Ursache für ein besonders rasches Sterben. Die nachfolgende Einbettung muss in einem absolut lebensfeindlichen Milieu am Seeboden erfolgt sein.

Etwa 60% der Säugetergattungen der Messeler Formen sind übrigens auch aus dem Eozän Nordamerikas bekannt, was nicht überraschend ist, weil sich der nördliche Nordatlantik erst im Alttertiär öffnete. An der Grenze zwischen Paleozän und Eozän gab es über transatlantische Landbrücken noch einen umfangreichen Austausch zwischen Nordamerika und Europa. Unerwartet waren dagegen die paläogeographischen Beziehungen zu Südamerika. Man vermutet, dass die Ameisenbären aus Afrika, wo sie jedoch bisher noch nicht nachgewiesen werden konnten, nach Europa gelangten.

EXKURS

Das Geiseltal bei Halle: Braunkohleabbau ermöglicht einen Blick ins Eozän

Das etwa 20 km südwestlich von Halle (Sachsen-Anhalt) gelegene Geiseltal birgt ein tertiäres Braunkohlevorkommen von etwa 60 km² Ausdehnung und mit teilweise über 100 m mächtiger Kohle. Von der ältesten bis zur jüngsten Kohlebildung vergingen etwa 6 Mio. Jahre. Die „Unterkohle“ entspricht in ihrem Alter den Messel-Fossilien, „Mittel-“ und „Oberkohle“ sind entsprechend jünger. Die Kohlegewinnung in diesem Gebiet hat zwar eine fast 300 Jahre währende Tradition, aber erst mit dem Tagebau zu Beginn des 20. Jh. stieß man auf die ersten Wirbeltierreste. Gezielte Fossilgrabungen begannen 1925, und speziell für diese Funde, insbesondere die Wirbeltiere, wurde 1934 in Halle das Geiseltalmuseum eingerichtet. 1993 stellte man die Braunkohlegewinnung ein.

Das Geiseltal ist die einzige Braunkohlenlagerstätte Mitteleuropas mit einem derartigen Fossilreichtum. Eine besondere Bedeutung kommt der Wirbeltierfauna zu: Bis heute kennt man mehr als 120 Arten aus über 85 Gattungen. Die Mehrzahl gehört zu den Säugetieren (über 70 Arten aus 14 Ordnungen), von denen im Eozän ein ständiges

Anwachsen von Arten, Gattungen und Familien bekannt ist. Unter den Säugern wiederum dominieren die Huftierordnungen Perissodactyla und Artiodactyla. Besonders bekannt wurde das „Ur-pferdchen“ *Propalaeotherium hassiacum*. Außerdem fand man z.B. Halbaffen, Fledermäuse, Vertreter der Creodonta, die wie die Raubtiere Fleischfresser waren, Nagetiere und Condylarthra (urtümliche, pflanzenfressende Huftiere) sowie Beuteltiere. Unter den Fischen sind der Schlammfisch *Cyclus* und der Knochenhecht *Atractosteus* hervorzuheben, beides Holostei, die heute in leicht abgewandelter Form aus Nordamerika bekannt sind. Der häufigste Teleosteer ist *Thaumaturus*. Wie in Messel waren im Geiseltal Krokodile im Eozän häufig. Auch der bis 2 m große Riesenlaufvogel *Gastornis* ist aus dem Geiseltal bekannt. Wie in Messel ist auch im Geiseltal bei pflanzlichen Resten Chlorophyll nachzuweisen.

Viele Fossilien aus dem Geiseltal sind im **Geiseltalmuseum der Martin-Luther-Universität, Domstraße 3, 06108 Halle**, zu besichtigen.

2.4.1.1

Die Säugetiere entfalten sich

Dem Verlust an Biodiversität an der Kreide-Tertiär-Grenze folgte eine rasche Evolution und Diversifikation der Säugetiere, weswegen das Känozoikum auch als das Zeitalter der Säugetiere bezeichnet wird.

Heute sind über 4600 rezente Arten bekannt, 90% davon sind Eutheria. Von diesen stellen wiederum die Nagetiere mit 46% die artenreichste Gruppe, es folgen die Fledermäuse mit 21%. Die artenreichste Familie sind die Muridae, die über 10% aller rezenten Säugerarten stellen.

In den Meeren entwickelten sich Wale (Abb. 1-30), Robben und Seekühe. Die Wale erlebten im Eozän eine intensive Entwicklungsphase. Ursprüngliche Formen weisen im Skelett Übereinstimmungen mit den Paarhufern auf, so dass an der Verwandtschaft dieser beiden Gruppen nicht gezweifelt wird. Die Robben sind seit dem Oligozän nachgewiesen und gehen wohl auf eine Form zurück, aus der sich auch Bären entwickelt haben. Seekühe waren auch im heutigen Mitteleuropa verbreitet. Im Paläogen gab es noch eine Verbindung von Nordsee und Tethys, in der Seekühe eine bedeutende Rolle spielten. Im Norden (im heutigen Westfalen) lebte im Oligozän die Bündener Seekuh (*Anomotherium langewieschei*). Aus dem Süden beschrieb man die Main-

zer Seekuh (*Halitherium schinzei*), die recht häufig in Rheinhessen gefunden wird. Seekühe lassen sich derzeit fossil bis ins Eozän zurück verfolgen. Ihre nächsten Verwandten sind die **Rüsseltiere** (Proboscidea), mit denen sie auch als Tethytheria zusammengefasst werden, weil sie wohl in Küstenzonen der Tethys ihren Ursprung hatten. Von den Rüsseltieren existieren heute nur noch zwei Gattungen (*Loxodonta* in Afrika, *Elephas* in Südasien). Die ältesten Fossilien kennt man aus dem Paleozän; ihre frühen Vertreter hatten die Größe von Schweinen (z.B. *Moeritherium* in Afrika). Später entstanden viele Riesen-, aber auch sekundär Zwergformen (1 m hoch, auf Mittelmeerinseln). Die Rüsseltiere machten drei Radiationen durch, im Eozän, im Miozän und am Übergang Miozän/Pliozän. Ihren Ausgangspunkt hatten sie in Afrika, von dort besiedelten sie Europa, Asien und Amerika. In Mitteleuropa waren z.B. *Deinotheriidae* (mit nach unten gebogenen Stoßzähnen im Unterkiefer (Abb. 2-72 c), *Gomphotheriidae* (mit vier Stoßzähnen) und diverse *Elephantidae* verbreitet. Zu letzteren gehört das Mammut, welches in einer kleinen Form bis vor 4000 Jahren auf der Wrangel-Insel nördlich von Sibirien gelebt hat.

Im Paläogen waren bis nashorngroße Pflanzenfresser wie *Brontotherium*, *Brontops* und *Uintatherium* verbreitet. In dieser Zeit sahen sich die Ausgangsformen von Huf- und Raubtieren noch so ähnlich, dass es bisweilen sogar zu Schwierigkeiten bei der Einordnung kommt. So hat man *Mesonyx* lange Zeit zu den Urraubtieren (Creodonta) gestellt, ordnet sie jetzt aber den Urhauptieren (*Condylarthra*) zu.

Die Vorfahren der heutigen Unpaarhufer und Paarhufer waren im Paläogen noch kleine, etwa fuchsgroße Tiere. Manche Huftiere wichen stark von heutigen Formen ab (Abb. 2-72 d).

Die **Unpaarhufer** entwickelten dann viele Formen, z.B. diverse Nashörner und das mit diesen verwandte größte Landsäugetier aller Zeiten, das über 6 m Schulterhöhe messende und über 7 m lange *Indricotherium* (*Baluchitherium*) (Abb. 2-72 a), das vom Oligozän bis zum Miozän bekannt ist. Es wurde ursprünglich nach Baluchistan (Pakistan) benannt. Diese gigantische Form hatte einen 1,5 m langen Schädel, welcher an einem 2,5 m langen Hals saß. Die Körpermasse

schätzt man auf 30 Tonnen. *Indricotherium* war Pflanzenfresser.

Sehr genau ist die Geschichte der Pferde bekannt, und in der Tat ist der Pferdestammbaum „das Paradepferd“ der Evolutionsbiologie. Ausgangspunkt sind kleine, etwa hasengroße Formen wie *Hyracotherium*. Abb. 2-73 stellt die Evolution der Pferde so dar, wie sie heute gesehen wird: sehr viel komplizierter als noch vor einigen Jahren. In etwa 50 Mio. Jahren sind die heutigen Pferde, hoch spezialisierte Lauftiere, aus kleinen Buschschnüpfen hervorgegangen. Der Beginn ihrer Evolution ist am reichhaltigsten in Europa dokumentiert, wo es allerdings im Oligozän (34–24 Mio. Jahre vor heute) keine Pferde gab. In jüngerer Zeit ist die Evolution der Pferde dagegen in Nordamerika besonders gut zu verfolgen. Hier gab es sie vom Eozän bis kurz nach dem Pleistozän. Erst die europäischen Eroberer haben das altweltliche Pferd später nach Nordamerika gebracht.

Mehrfach ist Europa durch Einwanderungs-wellen von Pferden nach dem Oligozän neu besiedelt worden, zu Beginn des Miozän durch *Anchitherium*, dann durch *Hippotherium* und *Hipparium*, alles dreizehige Formen. Auch Asien und Südamerika wurden von Nordamerika aus besiedelt. *Equus* und *Hippidion* überlebten in Südamerika (Patagonien) bis in die Nacheiszeit. Die jüngsten Funde sind 4000 Jahre alt.

Der Pferdestamm „baum“ präsentiert sich also heute eher als ein Busch mit mehreren Radiatio-nen, einer im Eozän der Alten Welt und weiteren im Miozän in Nordamerika (Abb. 2-73). Jens Lorenz Franzen (2006) stellt speziell die Pferde der Morgenröte (eoäne Radiation) in ei-nem größeren Zusammenhang dar.

Unter den **Paarhufern** existierten die Kamele schon im Alttertiär mit vielen Formen, insbesondere in Nordamerika. Die übrigen Paarhufer erreichten den Höhepunkt ihrer Entwicklung erst im Jungtertiär, die Rinderartigen sogar erst im Pleistozän.

Auch **Raubtiere** haben im Tertiär viele unge-wöhnliche Formen hervorgebracht, z.B. die Säbelzahnkatzen mit ihren extrem langen oberen Eckzähnen. Ihre ersten Vertreter kennt man aus dem Paleozän; gleiches gilt für Nagetiere und Hasenartige.

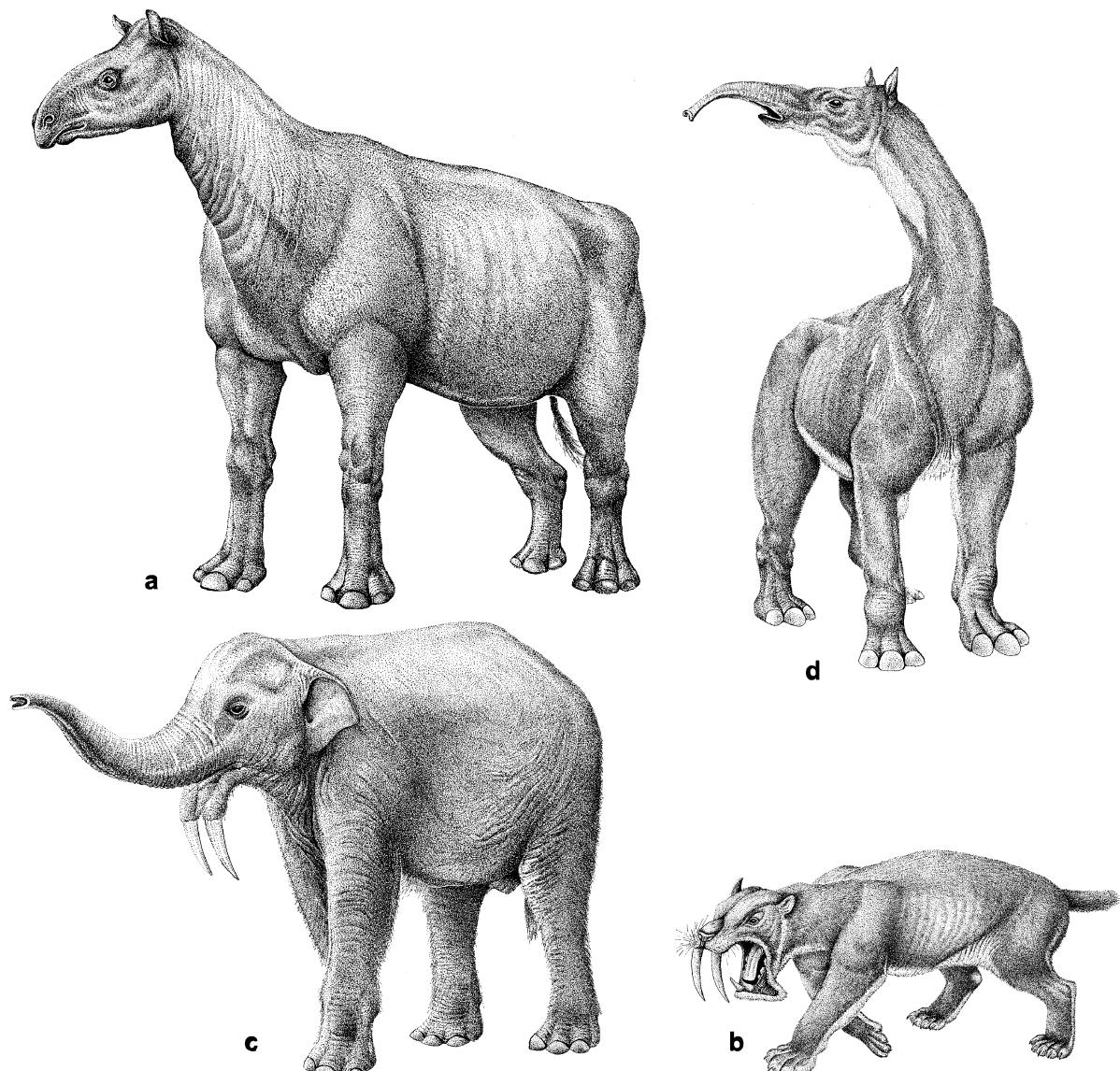
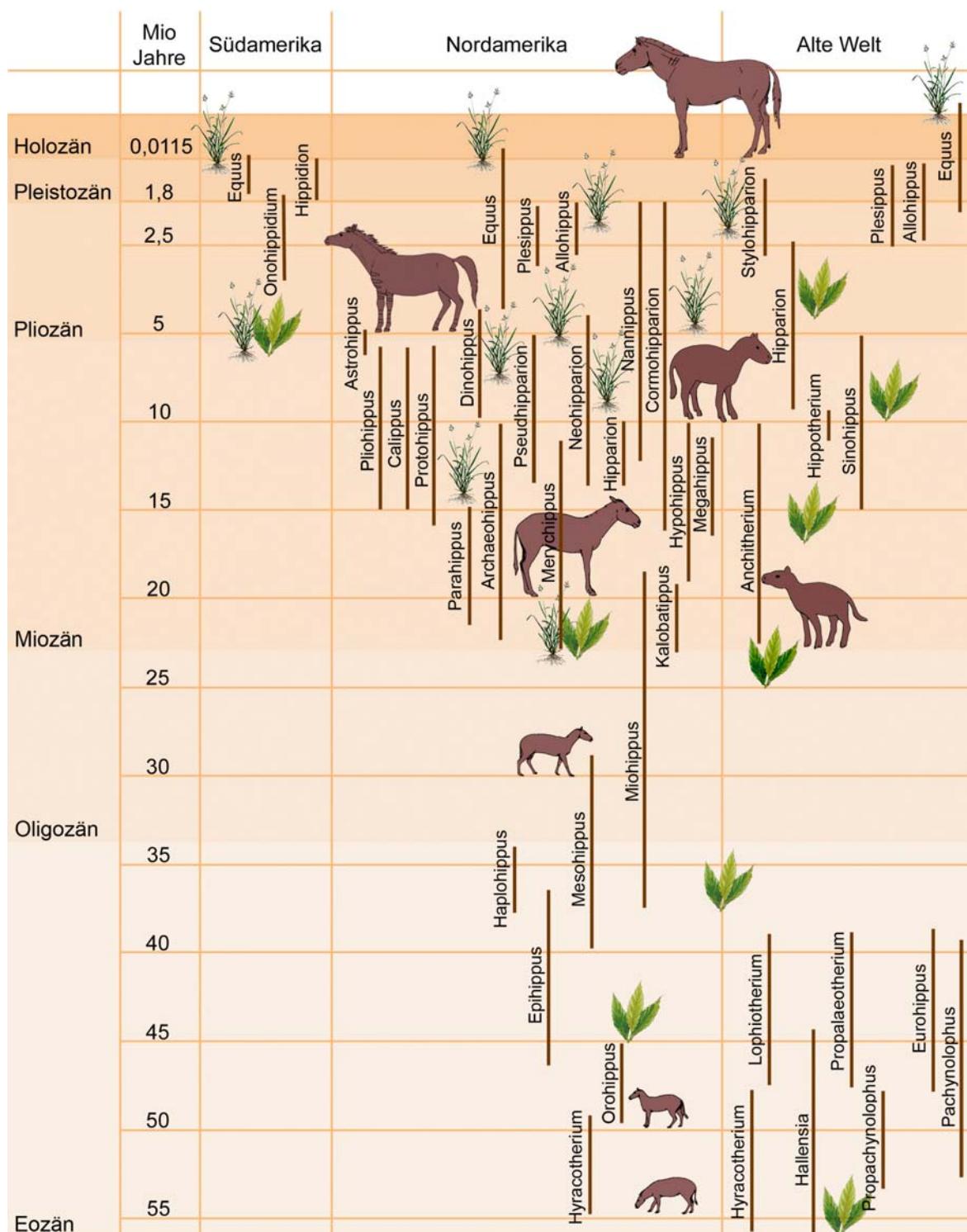


Abb. 2-72a-d. Ausgestorbene Säugetiere: **a** *Indricotherium* (Oligozän bis Miozän, China und Pakistan, Kopfhöhe 6–7 m; Länge etwa 7 m), **b** *Thylacosmilus* (Beuteltier, Miozän bis Pliozän, Argentinien; Länge gut 1 m), **c** *Deinotherium* (Miozän bis Pliozän, Afrika und Europa, Schulterhöhe etwa 4 m), **d** *Macrauchenia* (Pleistozän, Argentinien; etwa 3 m lang). Nach Palmer (1988)

Abb. 2-73. Die Stammesgeschichte der Pferde präsentiert sich uns heute als ein sehr komplexes Geschehen mit einer Radiation im Eozän Europas und weiteren im Miozän. Be-

achte die Lücke im Oligozän Europas und das Aussterben der Pferde im nacheiszeitlichen Nordamerika. Nach Franzen (2006), Mac Fadden (2006)



EXKURS

Die jungtertiäre Tier- und Pflanzenwelt zur Zeit der Auffaltung der Alpen: Öhningen, Höwenegg, Eppelsheim

Als die Alpen zu einem Gebirge aufstiegen, entstand vor der Gebirgsfront ein Vorlandbecken, das unmittelbar am Gebirgsrand am tiefsten war, und in dem die Schichtenfolge der Molasse zur Ablagerung kam (Molasse: aus dem Französischen; Abtragungsschutt). Starke Schüttungen von Gesteinsbruchstücken (klastischem Material) von den aufsteigenden Alpen her drängten das Meer wiederholt aus dem Vorlandbecken hinaus. Daher lassen sich innerhalb der Molasseabfolge marine Serien (untere und obere Meeressmolasse) von den unter festländischen Bedingungen abgelagerten Süßwassermolassen unterscheiden.

Neben der Alpenfaltung war Vulkanismus ein weiteres wichtiges landschaftsgestaltendes Ereignis am Rande des Molassebeckens. Vulkanische Explosionstrichter ließen Seen entstehen, die später verlandeten. Zwei wurden zu besonders bekannten Fossilfundstätten: Öhningen und Höwenegg.

Öhningen (im Hegau nordwestlich des Bodensees) wurde schon im 18. Jh. bekannt, nachdem der Zürcher Stadtarzt Johann Jakob Scheuchzer 1726 ein Fossil aus den dortigen Steinbrüchen beschrieben hatte. Scheuchzer war von der Existenz der Sintflut überzeugt und interpretierte das „menschenähnliche“ Fossil als Überrest eines Sintflutopfers: *Homo diluvii testis*. Später wurde dieses Fossil noch detaillierter im Sinne des Sintflutglaubens als alter Sünder interpretiert. Heute trägt es den Namen *Andrias scheuchzeri* (Abb. 1-24d): Der „alte Sünder“ wurde als Riesensalamander erkannt, dessen nächster Verwandter heute nur noch in eng umschriebenen Gebieten Ostasiens vorkommt.

Man hat aus den Öhninger Steinbrüchen etwa 500 Pflanzen- und fast 900 Tierarten beschrieben. Bei letzteren überwiegen Insekten. Das Klima war

dort vor 13 Mio. Jahren ausgeglichen und relativ warm; die mittlere Jahrestemperatur lag etwa 7°C über der heutigen, die Niederschläge von 1300–1500 mm waren recht gleichmäßig über das Jahr verteilt.

Im See von Öhningen lebten zahlreiche Fischarten, insbesondere Weißfische (*Leuciscus*), aber auch Schleie (*Tinca*) und Hechte (*Esox*). Die Öhninger Zahnkarpfen (*Prolebias*) gehörten wohl zu den eierlegenden Zahnkarpfen, die heute in Südeuropa, Asien und Mittelamerika verbreitet sind. An Grundfischen kamen Steinbeißer (*Cobitis*), Gründlinge (*Gobius*) und Groppen (*Cottus*) vor. Am Seeboden lebten Mälermuscheln (*Unio*) und Süßwasserkrabben (*Telephusa*); an Pflanzen wuchsen dort Laichkräuter (*Potamogeton*) und Brachsenkräuter (*Isoetes*). Die Uferzone wurde von einem Schilf-Rohrkolben-Gürtel eingenommen (*Phragmites*, *Arundo* und *Typha*). Hier lebten auch Wasserschildkröten (*Chelydopsis*) und Kröten (*Bufo*), Unken (*Bombinator*) sowie der Riesenfrosch (*Latonia*). Auch *Andrias* dürfte hier gelebt haben. In der Uferzone existierte eine reiche Insektenfauna. Auch über Lebensgemeinschaften aus der Umgebung des Sees haben wir Kenntnisse, da viel Material eingeweht oder eingeschwemmt wurde. Weide (*Salix*) und Erle (*Alnus*) standen dort, Pappel (*Populus*) und Ulme (*Ulmus*), aber auch Zimt- oder Kampferbäume (*Cinnamomum*) und Seifenbäume (*Sapindus*) sowie Palmen.

Das Höwenegg ist der nördlichste der Hegau-Vulkane am Südrand der Schwäbischen Alb. Vor etwa 11 Mio. Jahren entstand dort ein vulkanischer Sprengtrichter von 1 km Durchmesser, der sich mit Wasser auffüllte. In seiner Umgebung entstand eine Vegetation mit Ahorn, Pappel, Ulme, Kastanie, Weide und Kiefer. Während den Mitteleuropäern dieses botanische Szenario aus

EXKURS (Fortsetzung)

der Jetztzeit geläufig ist, gilt das nicht in Bezug auf die hier gefundenen großen Säuger: Sie erinnern eher an die Säugerfauna im heutigen Ostafrika. Waldantilopen (*Miotragocerus*), Nashörner (das hornlose *Aceratherium*), Pferde (die dreizehige Gattung *Hippotherium*) sowie Elefanten (*Deinotherium, Mastodon*) und Säbelzahnkatzen (*Smilodon*) kamen damals im Schwäbischen vor. In der Umgebung des Höwenegg müssen große Huftierherden geweidet haben.

Mit Abkühlen des Klimas zogen sich die Höwenegg-Säuger in wärmere Gefilde zurück und starben spätestens im Verlauf der Vereisungen vor etwa 1 Mio. Jahren aus.

Eine umfassende Präsentation der genannten Fossilien findet sich im **Naturkundemuseum am Friedrichsplatz 7, 76133 Karlsruhe**.

Einen weiteren Einblick in die Welt des Miozän offenbart uns Eppelsheim (nahe Mainz; **Abb. 2-74a**). Hier fand man 1835 den ersten Schädel



Abb. 2-74a-d. Eppelsheim (Rheinhessen) und Miozän. **a** Luftbild der Ortschaft, **b** Hydrobienkalk, **c** Wildtränke in den Augen eines Künstlers (Pavel Major). Im Vordergrund Pferde (*Hippotherium*) und Hirsche (*Euprox*), im

Wasser ein Nashorn (*Aceratherium*); im Hintergrund das „Krallentier“ *Chalicotherium* und Rheinelefanten (*Deinotherium*). **d** *Moropus* (*Chalicotheriidae*)

EXKURS (Fortsetzung)

von *Deinotherium* (Abb. 2-72 c). Mittlerweile kennt man von dieser Fundstelle über 20 Säugetiere (Abb. 2-74 c, d), z.B. *Aceratherium* und *Chalicotherium*. Eppelsheim selbst fällt durch einen hier oft verwendeten Baustein auf, den Hydro-

bienkalk (Abb. 2-74 b), der ganz vorwiegend aus den Gehäusen dieser kleinen Schnecken besteht und der vor 16–21 Mio. Jahren entstand. Einige Funde sind im **Dinotherium-Museum, Rathaus, 5523 Eppelsheim**, ausgestellt.

EXKURS

Zeuge einer der größten Katastrophen unseres Planeten: das Steinheimer Becken, in dem man die Evolution „beobachten“ kann

Vor 15 Mio. Jahren schlugen zwei Meteoriten mit einer Geschwindigkeit von 20–50 km/s im Gebiet der Schwäbischen Alb ein, ein größerer mit einem Durchmesser von vielleicht 1000 m und ein kleinerer mit einem Durchmesser von 100 m. Es entstanden Krater von 25 km bzw. 3,5 km Durchmesser, noch heute als Nördlinger Ries und Steinheimer Becken erkennbar. Von den Meteoriten selbst blieb nichts Nachweisbares übrig, aber sie hinterließen zwei Hochdruckmodifikationen des Quarzes, Coesit und Stishovit, die als Beweise für die meteoritische Herkunft von Kratern gelten.

In beiden Kratern entstanden abflusslose Seen, und der See im Steinheimer Becken hinterließ eine artenreiche Lebensgemeinschaft in fossilisierter Form, die uns einen detaillierten Einblick in die Organismenwelt des Miozäns erlaubt. Steinheim am Albuch (nicht mit Steinheim bei Ludwigsburg zu verwechseln, wo der „Steinheimer Mensch“ gefunden wurde, S. 472), ist ein kleiner Ort im Landkreis Heidenheim und beherbergt ein Meteorkrater-Museum, wo die wichtigsten Funde aus den 30–40 m dicken Seesedimenten dargestellt werden.

Die hohe Artenzahl der Fossilien des Steinheimer Beckens hängt damit zusammen, dass hier Organismen ganz unterschiedlicher Lebensräume

zusammenkamen: aus dem See, seiner bewaldeten Uferzone und von der Hochfläche der Alb, die von einem lockeren Wald bestanden wurde. In der Uferzone gab es z.B. Erle (*Alnus*), Gleditschie (*Gleditsia*) und Seifenbaum (*Sapindus*), auf der Hochfläche Eiche (*Quercus*), Scheinakazie (*Robinia*), Zürgelbaum (*Celtis*) und Walnuss (*Juglans*). Das Klima war offenbar durch größere jahreszeitliche Schwankungen gekennzeichnet. Die Durchschnittstemperatur lag über der heutigen.

Eine der paläontologischen Besonderheiten des Steinheimer Beckens ist die sich langsam verändernde Schneckenfauna. Unter den fast 100 beschriebenen Arten von Land- und Süßwasserschnecken dominiert die Tellerschnecke *Gyraulus*. In den etwa 40 m mächtigen Seeablagerungen zeigt sie ganz bestimmte Veränderungen ihres Gehäuses, die schon 1866 – 7 Jahre nach dem Erscheinen von Darwins epochalem Werk – von dem Tübinger Franz Hilgendorf (1839–1904) beschrieben wurden. Das war der erste konkrete Nachweis einer Entwicklungsreihe fossiler Lebewesen! Auch bei Muschelkrebsen (Ostracoda) wurden solche Veränderungen gefunden.

Die Fischfauna des Sees vom Steinheimer Becken ähnelte schon der heutigen mitteleuropäischen: man fand z.B. Barbe (*Barbus*) und Schleie

EXKURS (Fortsetzung)

(*Tinca*). Besonders groß ist die Zahl der Vögel: über 50 Arten wurden bisher identifiziert. Neben vielen, die noch heute hier vorkommen, gab es in dieser Zeit auch Papageien.

Ähnlich artenreich sind die Säuger. Weit verbreitet waren Pfeifhasen, die heute v.a. in Steppen Zentralasiens leben. Unter den Paarhufern dominieren die Hirschverwandten, z.B. der fast

elchgroße *Palaeomeryx*. Unter den Unpaarhufern sind verschiedene Nashörner zu nennen. Raubtiere waren durch 15 Arten vertreten, wobei das marderartige *Rochotherium* besonders häufig war. Größter Carnivore war der etwa löwengroße Bärenhund *Amphicyon*. Aus der Gruppe der Rüsseltiere gab es die Gattung *Gomphotherium*.

Mit zunehmender Kenntnis der Plattentektonik und des Genoms entstehen interessante neue Vorstellungen über die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den einzelnen Säugetierordnungen (Kap. 4.2.2.5). So wurde z.B. die Einrichtung einer Überordnung Afrotheria vorgeschlagen, der die Ordnungen Proboscidea (Elefanten), Sirenia (Seekühe), Hyracoidea (Klippenschliefer), Tubulidentata (Erdferkel), Macroscelidea (Elefantenspitzmäuse) und Afrosoricida (Goldmulle und Tenrecs) angehören. Alle diese Tiergruppen wären demnach in Afrika entstan-

den und zwar zu einer Zeit, als Afrika noch von den anderen Kontinenten isoliert war (Ende der Kreide, Beginn des Tertiär). DNA- und Proteinsequenzdaten stimmen bei diesen Säugetiergruppen in einem Ausmaß überein, welches eine nähere Verwandtschaft möglich erscheinen lässt (Abb. 4-33).

Die Vögel brachten nahe der Kreide-Tertiärgrenze zahlreiche sehr große, flugunfähige Formen hervor, z.B. den schon erwähnten Riesenvogel *Gastornis* (Abb. 4-34b).

2.4.2 Quartär

Das Quartär umfasst die letzten 2,6 (1,8) Mio. Jahre der Erdgeschichte und wird in Pleistozän und Holozän unterteilt. Auf das Pleistozän fällt der bei weitem größere Anteil des Quartärs. Es ist durch mehrere Eiszeiten gekennzeichnet, deren Auswirkungen vor allem die nördlichen Bereiche Nordamerikas, Europas und Asiens betrafen. Das Holozän umfasst nur den ca. 11500 Jahre langen Zeitraum nach dem Ende der letzten Eiszeit und ist durch das zunehmende Eingreifen des modernen Menschen in die Biosphäre gekennzeichnet. Das „Anthropozän“ hat begonnen.

ÜBERSICHT

Die Erdperiode, die dem Pliozän folgte und in der wir heute leben, ist das **Quartär**. Dieses wird unterteilt in das **Pleistozän** (das eigentliche Eiszeitalter, früher Diluvium (Sintflut) genannt) und das **Holozän**, die Zeit nach der letzten Vereisung, die Jetzzeit. Die Abtrennung des Holo-

zäns vom Pleistozän ist ganz willkürlich und historisch bedingt. Es handelt sich um die Warmzeit nach der Würm- (Alpenvorland) bzw. Weichseleiszeit (Norddeutschland). Das **Holozän** begann vor ca. 11500 Jahren und dauert bis heute an. Auch im Holozän gab es durchaus Tem-

peraturoszillationen; bemerkenswert sind die Gletschervorstöße vom 16. bis 19. Jh. n. Chr. („Kleine Eiszeit“).

Die Grenze Tertiär-Quartär wird unterschiedlich angesetzt. Da bereits vor ca. 2,6 Mio. Jahren eine lang dauernde Kältephase einsetzte, welche die bis dahin vorherrschende warmzeitliche Fauna und Flora aus Europa vertrieb, setzen manche Forscher die Grenze Tertiär-Quartär an diesen Zeitpunkt und lassen das Quartär vor 2,6 Mio. Jahren beginnen, und zwar mit einer ca. 800 000 Jahre langen Periode, die v.a. im russischen Sprachraum **Eo(Ältest)pleistozän** genannt wird. Dieser Gliederung folgen wir auch auf den nächsten Seiten. Die Internationale Stratigraphische Kommission jedoch rechnet die 800 000 Jahre noch zum Pliozän und lässt das Quartär vor 1,8 Mio. Jahren beginnen, als kaltzeitliche Foraminiferen das Mittelmeer besiedelten.

Die Gliederung des Quartärs erfolgt in **Eo**-, **Alt**-, **Mittel**- und **Jungpleistozän** sowie **Holozän**. Die Grenze zwischen Eo- und Altpleistozän liegt nach erstgenannter Ansicht bei ca. 1,8 Mio. Jahren vor heute, die zwischen Alt- und Mittelpleistozän bei ca. 780 000 und die zwischen Mittel- und Jungpleistozän bei ca. 130 000 Jahren vor heute. Das Holozän, die Nacheiszeit, begann, wie erwähnt, vor ca. 11 500 Jahren (Abb. 2-75, 2-76).

Die Datierung quartärer kontinentaler Ablagerungen ist mit vielen Problemen behaftet, weil diese Ablagerungen große zeitliche und räumliche Lücken aufweisen. Tiefseesedimente, die langsam und kontinuierlich abgelagert werden, sind im Allgemeinen weniger problematisch. In diesen Meeresablagerungen sind es insbesondere die Sauerstoffisotopen-Signatur und die paläomagnetische Polarität, die in stratigraphischer Hinsicht gut verwertbar sind (Sauerstoffisotopen-Stratigraphie und Magneto-Stratigraphie). Diese stratigraphischen Methoden liefern jedoch noch keine zahlenmäßigen Altersangaben in Jahren. Hierfür lassen sich physikalische Methoden einsetzen, die vor allem auf der Bestimmung der natürlichen Radioaktivität beruhen. Die Klimaveränderungen spiegeln sich deutlich in Änderungen des Pollenspektrums sowie der Fauna wider.

Die kalten Klimaabschnitte des Eo- und Altpleistozäns werden zumeist Kaltzeiten genannt,

während die Kaltzeiten von Mittel- und Jungpleistozän Eiszeiten (Glaziale) heißen, da sie mit umfangreichen Gletscherbildungen und Verschiebungen von Steingeröll (Erratica) und lockeren Sedimenten verbunden waren. Zwischen den Kälteperioden lagen Warmzeiten, die auch als Interstadiale und Interglaziale bezeichnet werden.

Noch im Pliozän breiteten auffallende Tiergruppen wie die echten Pferde (*Equus*), Elefanten (*Mammuthus meridionalis*) und große Rinder (*Leptobos*) ihr Areal nach Europa aus. Im späten Jungtertiär kam es dann zu ersten klimatischen Schwankungen, die zunehmend deutlicher wurden, aber im Allgemeinen noch nicht die Intensität der mittel- und jungpleistozänen Kalt- und Warmzeiten erreichten. Die zwei großen Hauptabschnitte des Eopleistozäns sind **Prätegelen** und **Tegelen** (Abb. 2-75), Bezeichnungen, die sich auf Tonablagerungen bei dem Ort Tegelen in den südlichen Niederlanden beziehen. Der Übergang vom Eo- zum Altpleistozän wird auf das Ende der paläomagnetischen Olduvai-Subchrone vor etwa 1,8 Mio. Jahren gelegt. Biostratigraphisch trat an dieser Grenze erstmals die Wühlmausgattung *Microtus* auf, die durch wurzellose Molaren gekennzeichnet ist. Es handelt sich offensichtlich um einen Einwanderer. In der Florenentwicklung, die durch kombinierte Pollenprofile erschlossen ist, zeichnen sich mehrere kühtere und wärmere Phasen ab, die als **Eburon** (überwiegend kalt), **Waal** (zwei Warmzeiten und ein dazwischenliegender kalter Abschnitt), **Menap** (überwiegend kalt) und **Bavel** (eher warm) beschrieben wurden (Abb. 2-76). In der Fauna lassen sich diese klimatischen Oszillationen nicht nachzeichnen, da noch die klimatisch an kälteres Klima angepassten Arten fehlen. In der Fauna des Altpleistozäns sind der Südelefant (*Mammuthus meridionalis*) und das Etruskische Nashorn (*Stephanorhinus etruscus*) kennzeichnend. Unter den Hirschen fällt *Eucladocerus* wegen seines großen, kammartigen Geweis auf. Daneben lässt sich aber auch der viel kleinere Damhirsch (*Dama rhenena*) nachweisen. Die aus Werra-Sanden bei Untermaßfeld in Südniedersachsen geborgene Warmzeitfauna des Baveliums (Altpleistozän, Abb. 2-76) zeigt den eigenständigen Charakter der Tierwelt vor 1,2 bis

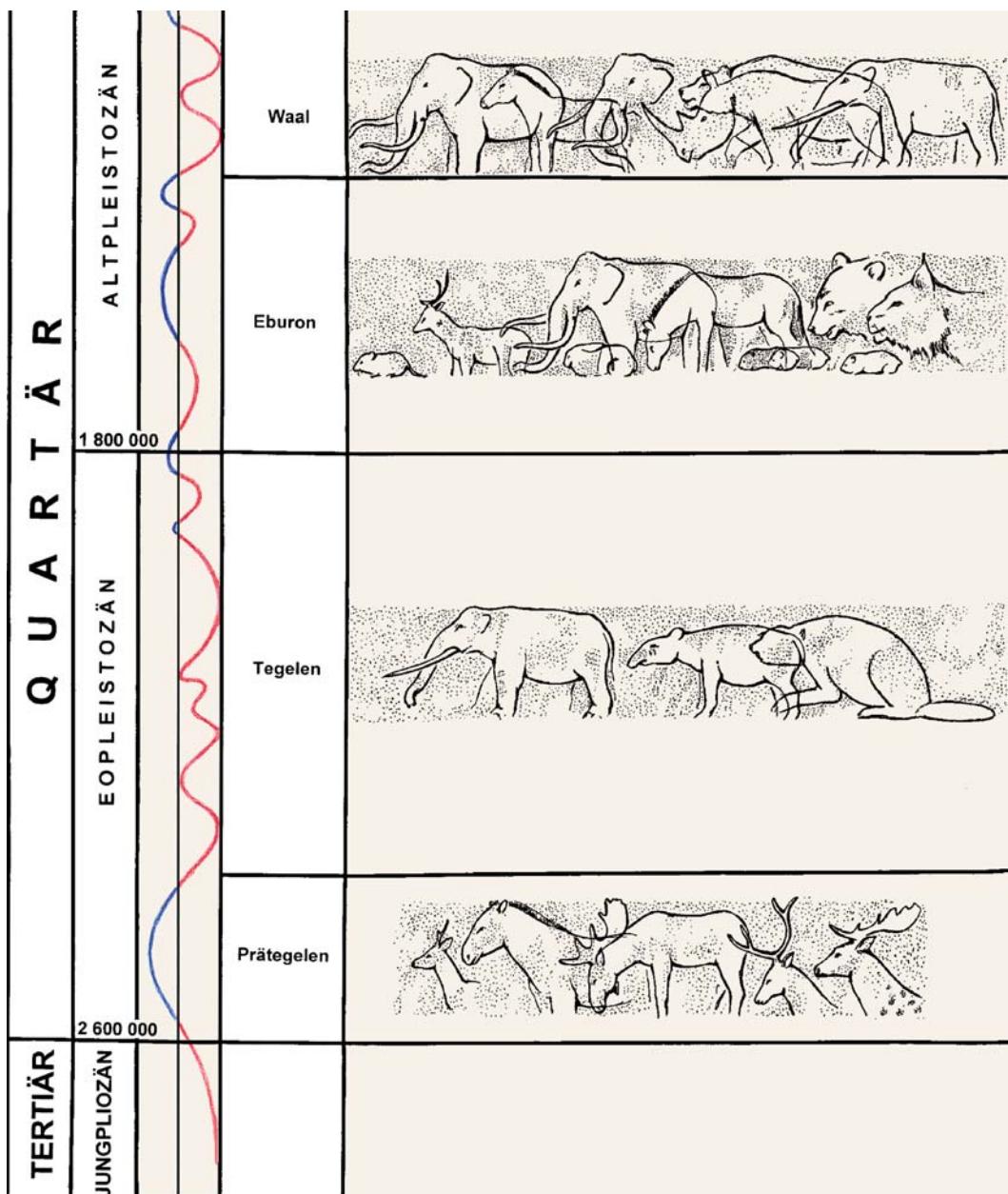
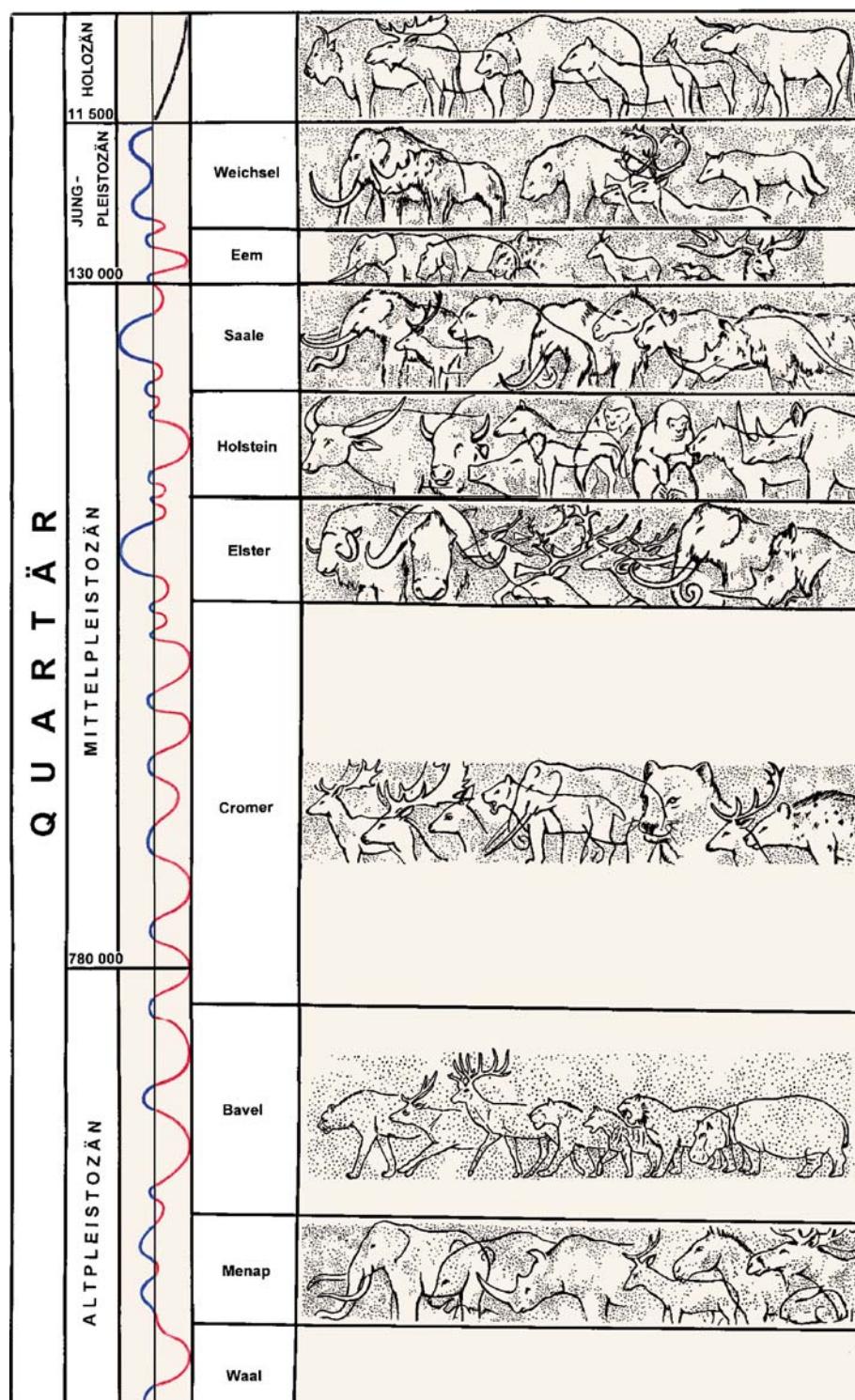


Abb. 2-75. Schematische Darstellung des Ablaufs von Ältest-(Eopleistozän) und unterem Altpleistozän in Europa. Im Prätегelen herrschte ein eher warmes, im Tegelen ein eher kühles Klima vor. Die mittlere Julitemperaturkurve zeigt aber, dass auch in den größeren Zeitabschnitten deutliche Klimaschwankungen vorkamen. Folgende Tiere sind dargestellt: **Prätегelen**: *Capreolus* sp. (Reh), *Equus stenonis* (Pferd), *Alces gallicus* (Elch), *Cervus philisi* (Hirsch) und *Praedama* sp. (Damhirsch). **Tegelen**: *Anancus arvernensis*

(Mastodon), *Tapirus arvernensis* (Tapir) und *Trogontherium cuvieri* (Biber). **Eburon**: *Allophaiomys* sp. (Wühlmäuse), *Cervus philisi*, *Mammuthus (Archidiskodon) meridionalis* (Südelefant), *Hipposideros brachygnathus* (Hase), *Equus stenonis*, *Dicroidium* sp. (Lemming), *Ursus* sp. (Bär), *Lynx issiodorensis* (Luchs). **Waal**: *Mammuthus meridionalis*, *Equus stenonis*, *Stephanorhinus etruscus* (Nashorn), *Ursus* sp., *Anancus arvernensis*



0,9 Mio. Jahren sehr deutlich an. Neben Makaken (*Macaca sylvanus*), Wölfen (*Canis mosbachensis*) und Wildhunden (*Xenocyon lycaonoides*) gab es die frühesten Vertreter der Höhlenbären-Linie (*Ursus dolinensis*), Hyänen (*Pachycrocuta brevirostris*), Säbelzahnkatzen (*Homotherium crenatidens*, *Megantereon cultridens*) und den hier erstmals außerhalb Amerikas nachgewiesenen Eurasischen Puma (*Puma pardoides*). Er wurde in der Alten Welt später durch den Leoparden ersetzt. Auch große Geparde (*Acinonyx pardinensis*) und Eurasische Jaguare (*Panthera onca*) wurden nachgewiesen. Neben verschiedenen Pferden und dem Etruskischen Nashorn (*Stephanorhinus etruscus*) traten Cerviden unterschiedlicher Körpermaße auf. Neben der Großform *Eucladoceros giulii* und dem dam-hirschgroßen *Cervus nestii* gab es Elche (*Alces carinatus*) sowie eine frühe Rehform mit abgeplatteten Geweihstangen (*Capreolus cusanoides*). Typisch ist außerdem der hochbeinige Waldbison (*Bison menneri*). Riesige Flusspferde (*Hippopotamus amphibius*) deuten milde Winter und ganzjährig offene Wasserflächen an.

Das **Mittelpleistozän** beginnt vor ca. 780 000 Jahren und endet mit dem Saale-Komplex (Abb. 2-76). Im Laufe des Mittelpaläozäns beginnt der klassische Zyklus von Glazialen und Interglazialen, der in der Größenordnung von jeweils etwa 100 000 Jahren gelegen haben dürfte. Die Interglaziale waren vergleichsweise kurz. Durch Tiefseebohrungen konnte ein sehr genaues Bild dieser Zyklen aus dem Verhältnis der Sauerstoff-

isotope gewonnen werden. Danach kamen in den letzten 780 000 Jahren wahrscheinlich 10 Zyklen mit Warm- und Kaltzeiten vor. Diese Zahl besagt, dass die klassische Gliederung mit den drei nordischen Vereisungen (Elster-Saale-Weichsel) und den vier alpinen Vereisungen (Günz-Mindel-Riß-Würm) auf jeden Fall unvollständig ist. Hinzu kommt, dass die drei nordischen Vereisungen in Mittel- und Jungpleistozän liegen. Die Günz- und Mindel-Ablagerungen, wenn sie überhaupt Gletschervorstöße belegen, gehören dagegen noch in das Altpaläozän. Damit ist auch die weitverbreitete Korrelation der alpinen und nordischen Vereisungsperioden unhaltbar geworden.

Im frühen Mittelpaläozän treten in Mitteleuropa die ersten Tiere auf, die heute auf den nordischen Lebensraum beschränkt sind, wie Rentier (*Rangifer tarandus*) und der Moschusochse (*Ovis moschatus*). Sie werden als jahreszeitliche Zuwanderer während zunehmend kontinentaler Perioden angesehen. Bei den Elefanten löst der Steppenelefant (*Mammuthus trogontherii*) in den kühleren Phasen den Südelefanten (*Mammuthus meridionalis*) ab. Stammesgeschichtlich hat sich der Steppenelefant zwar sicher aus frühen Formen des Südelefanten entwickelt, aber da beide Arten in Mitteleuropa im Wechsel vorkommen, muss diese Entwicklung in Asien erfolgt sein. Die gesamte Veränderung der Säugetierfauna des Pleistozäns ist in Mitteleuropa in erster Linie durch klimatisch bedingte Arealverschiebungen bestimmt. Während kon-

Abb. 2-76. Schematische Darstellung des Ablaufs von oberem Altpaläozän, Mittelpaläozän, Jungpaläozän und Holozän. Folgende Tiere sind dargestellt: **Menap:** *Mammuthus meridionalis*, *Ursus* sp., *Stephanorhinus etruscus*, *Cervus philipi*, *Equus stenonis*, *Alces* sp., *Hipposideros brachygnathus*. **Ba-vel:** *Acinonyx pardinensis*, *Cervus nestii*, *Eucladoceros giulii*, *Homotherium crenatidens*, *Pachycrocuta brevirostris*, *Megantereon cultridens*, *Hippopotamus amphibius*. **Cromer:** *Praedama* sp., *Capreolus suessendorfensis* (Reh), *Homotherium crenatidens* (Säbelzahnkatze), *Elephas antiquus* (Elefant), *Panthera leo* (Löwe), *Cervus reichenau* (Hirsch), *Crocuta praespelaea* (Hyäne). **Elster:** *Ovis moschata* (Moschusochse), *Praeovibos priscus*, *Rangifer tarandus* (Rentier), *Mammuthus trogontherii*, *Coelodonta antiquitatis* (Fellnashorn). **Holstein:** *Bubalus murrensis* (Wasserbüffel), *Bison schoeteni*

sacki (Wisent), *Sus scrofa* (Wildschwein), *Equus steinheimensis* (Pferd), *Macaca sylvanus* (Makak), *Homotherium crenatidens*, *Stephanorhinus kirchbergensis* (Waldnashorn). **Saale:** *Mammuthus trogontherii*, *Cervus elaphus*, *Ursus spelaeus* (Höhlebär), *Mammuthus primigenius*, *Equus steinheimensis*, *Panthera leo* (Löwe), *Coelodonta antiquitatis*. **Eem:** *Elephas antiquus*, *Hippopotamus amphibius* (Nilpferd), *Panthera pardus* (Leopard), *Crocidura* (Wimpernspitzmaus), *Megaloceros giganteus* (Riesenhirsch). **Weichsel:** *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis* (Fellnashorn), *Ursus spelaeus*, *Rangifer tarandus*, *Canis lupus* (Wolf). **Holo- zän:** *Bison bonasus* (Wisent), *Alces alces*, *Ursus arctos* (Braunbär), *Canis lupus*, *Capreolus capreolus* (Reh), *Bos primigenius* (Auerochse)

tinental geprägter bzw. kaltklimatischer Zeitspannen zogen sich die Warmformen in unterschiedliche Refugialräume z. T. außerhalb Europas zurück. Asiatische Kontinentalregionen wurden zu Entwicklungs- und Ausbreitungszentren für Arten, die an Trockenheit und niedrige Jahresschnittstemperaturen angepasst waren. Mit den Klimadepressionen des Mittelpleistozäns (Elster, Abb. 2-76) entstanden eurasische Mammutfauen (*Mammuthus-Coelodonta*-Faunenkomplex). Sie rekrutierten sich vor allem aus zentralasiatischen Steppenelementen (z. B. *Coelodonta*) sowie aus Bewohnern arktischer Tundren (z. B. *Ovibos* und *Rangifer*). Die Ausformung der so genannten Mammutsteppe ermöglichte es Arten aus beiden Biomen, beträchtliche Arealgewinne zu erzielen, die sich während der Glaziale bis an die Pyrenäen und sogar auf die Iberische Halbinsel erstreckten. Im Zuge der Wiederbewaldungen während der Interglaziale des späten Mittel- und Jungpleistozäns zogen sich die Offenlandarten der Mammutfauen wieder in ihre jeweiligen Herkunftsräume zurück und überlebten dort.

Eine besonders wichtige warmzeitliche Einwanderungsphase, die im Bereich der Interglaziale II und III der Cromer-Zeit lag, ist durch das Auftreten des Waldelefanten (*Elephas antiquus*) gekennzeichnet. Er hat den Südelefanten ersetzt und wird in allen kommenden Warmzeiten mit Ausnahme des Holozäns in Mitteleuropa erscheinen. Der Waldelefant mag im Mittelmeergebiet bereits früher vorgekommen sein, aber sein erstes Auftreten nördlich der Alpen ist in Mauer bei Heidelberg belegt. Diese Warmzeit (wahrscheinlich Interglazial III des Cromer) hatte ein so mildes Klima, dass auch das Flusspferd seinen Lebensraum wieder nach Mitteleuropa ausdehnen konnte. Für die Biostratigraphie ist zwar das Erscheinen der Schermaus (*Arvicola*) von großer Bedeutung, aber für das Verständnis der Geschichte ist weit bedeutender, dass in dieser Warmzeit der Mensch das erste Mal in Mitteleuropa als Sammler und Jäger vorgekommen ist. Er ist durch den berühmten Unterkiefer von Mauer (*Homo heidelbergensis*) belegt. Jagdstationen dieses Menschen sind aus dem Rheingebiet von Miesenheim und Kärlisch zusammen mit Steinwerkzeugen bekannt geworden. Die in Mau-

er belegte Warmzeit gehört in eine der jüngeren warmen Phasen (vermutlich Interglazial III) des Cromer-Komplexes.

Nach der Warmzeit von Mauer beginnt der Zyklus der großen Vereisungen. Während des Hochstandes der ersten nordischen Inland-Vereisung, dem Elster-Glazial (Abb. 2-76), drangen die Gletscher bis nach Leipzig vor und erreichten den Nordrand des Harzes. Zu Beginn des Glazials ist das Wollnashorn (*Coelodonta antiquitatis*) als typisch kaltzeitliches Faunenelement nachzuweisen, aber über die Zeit des Höchststandes der Gletscher gibt es keine Informationen zur Vegetation oder Fauna. Es ist allerdings anzunehmen, dass in dieser Zeit wie auch während der Maxima späterer Glaziale die Charaktertiere der Mammutfauen vorkamen. Der Mensch dürfte in den kältesten Phasen aus Mitteleuropa verschwunden sein, so dass sein Vorkommen in der nächsten Warmzeit (Holstein), etwa in Bilzingsleben, ebenso wie das der warmzeitlichen Fauna und Flora als Neueinwanderung verstanden werden muss.

Die Säugetierfauna der Holstein-Warmzeit, die insgesamt ca. 16 000 bis 17 000 Jahre dauerte, ist gegenüber der des frühen Mittelpleistozäns deutlich verändert. Der großwüchsige Hirsch *Praemegaceros verticornis* fehlt; das Etruskische Nashorn ist durch Waldformen (*Stephanorhinus kirchbergensis*) ersetzt. In der Kleinsäugerfauna sind auch einige Insektenfresser (*Talpa minor* und *Drepanosorex savini*) ausgeblieben. Das Elster-Glazial mit seiner starken Gletscherausbreitung hat offensichtlich die Biodiversität erheblich eingeschränkt. In das Holstein-Interglazial gehören auch die Funde von Bilzingsleben (Thüringen). An größeren Säugern kamen u. a. Wasserbüffel, Wisent, Wildschwein, Reh und Makk vor.

Aus der Holstein-Zeit ist die Abfolge der Vegetation aus Pollenanalysen gut bekannt. Es lassen sich ca. 15 Vegetationsphasen unterscheiden, die belegen, dass auch in einer Warmzeit deutliche Klimaschwankungen vorkamen. Zu Beginn kamen z. B. Zwergbirken und Wacholder vor, es folgten Birken, dann traten Kiefern auf, denen sich nach ca. 1000 Jahren Ulmen anschlossen; in späteren Phasen herrschten für über 2000 Jahre Eiben, Hasel und Fichten vor, in weiteren Phasen

kamen neben Kiefern und Erlen Eichen und Tannen vor.

Die folgende Eiszeit wird als **Saale-Eiszeit** (im Alpenraum auch als **Riß-Eiszeit**) bezeichnet und ist ein über mehrere 100 000 Jahre andauernder Komplex mehrerer Kalt- und Warmphasen. Das skandinavische Gletschereis erreichte die Regionen Sachsen, Ostthüringen sowie Dortmund, Düsseldorf, Kleve und die Niederlande. Das Rote Kliff auf Sylt entspricht einer saalezeitlichen Moräne. Die Alpengletscher erreichten den heutigen Stadtrand von München. Zwischen den Eisrändern breitete sich weitgehend baumlose Tundra aus mit dem Mammút (*Mammuthus primigenius*), Steppenelefanten, Fellnashörnern, Löwen, Riesenhirrschen, Rothirschen, Steppenbisons und den so genannten Steinheimpferden.

Das **Jungpleistozän** beginnt mit der **Eem-Warmzeit**, die wohl nur gut 10 000 Jahre dauerte und im Alpenraum auch **Riß-Würm-Warmzeit** heißt. Nordsee- und Ostseebecken waren mit Meerwasser gefüllt, so dass Skandinavien und Mitteleuropa getrennt waren. Wärmeliebende Meeresmollusken drängten über den Ärmelkanal nach Norden. Typisch ist die Abfolge a) Birken und Kiefern (frühe Eem-Zeit), b) Eichenmischwälder mit Ulmen, Haselnuss, Linden, Eiben und Hainbuchen und schließlich c) Fichten und Kiefern am Ende der Eem-Zeit. Es wanderten wieder wärmeliebende Tiere ein, darunter Flusspferde, Waldelefanten, Waldnashörner, Riesenhirrsche, Damhirsche und die Wimpernspitzmaus.

Die bisher letzte Eiszeit war die **Weichsel-Eiszeit** (im Alpenraum **Würm-Eiszeit** genannt), die vor ca. 115 000 Jahren begann und vor ca. 11 500 Jahren aufhörte. Auch diese Eiszeit ist durch unterschiedliche Klimaphasen gekennzeichnet. Immer wieder kam es zu gemäßigten Klimaperioden mit Waldbildungen. Hocheiszeitliche, trockene Kaltzustände traten vor etwa 22 000 bis 18 000 Jahren auf. Zu dieser Zeit der maximalen Gletscherstände fehlen Faunenbelege weitgehend. Mitteleuropa war wahrscheinlich eine Kältewüste. Schon wenige tausend Jahre danach kam es wieder zur Erwärmung. Die skandinavischen Gletscher drangen nur noch bis Schleswig-Holstein, Mecklenburg, Brandenburg, Westpreußen und das südliche Ostpreußen vor. Durch die Ab-

senkung des Meeresspiegels um bis zu 130 m waren die Flächen der heutigen Nordsee und des Ärmelkanals sowie der Britischen Inseln Bestandteil des europäischen Festlandes. Rhein, Themse und Seine flossen zusammen und mündeten als mächtiger Fluss nördlich der heutigen Bretagne in den Atlantischen Ozean. Die Alpengletscher erreichten eine Linie Bodensee-Salzburg. In den Alpentälern waren die Gletscher bis zu 1500 m Dicke. Wie in früheren Eiszeiten waren auch Schwarzwald und Vogesen vereist. Diese Eiszeit wird oft in drei Perioden gegliedert: Früh-, Hoch- und Spätglazial mit unterschiedlicher Ausprägung der Kälte. In der ersten Phase waren Wölfe, Biber, Braun- und Höhlenbären, Mammuts, Höhlenhyänen, Höhlenlöwen, Elche, Riesenhirrsche, Vielfraß und andere Säuger verbreitet vorhanden. Gamsen kamen bis in den Harz und das Wiehengebirge vor. In dieser Periode lebte auch der Neandertaler, von dem in Deutschland 1856 im Neandertal (Kap. 5) erste Funde gemacht wurden. Typische Pflanzen des Hochglazials waren Silberwurz (*Dryas octopetala*), Zwergbirken, Zwergweiden und Heidekräuter. In dieser Zeit traten u.a. Saiga-Antilopen und Rentiere auf, letztere waren auch für das Spätglazial typisch, ebenso wie Wildpferde. An zahlreichen Stellen Deutschlands sind noch heute Pflanzen aus der ausgehenden letzten Eiszeit zu finden. Typische Spätglazialarten sind *Betula nana*, *Dryas octopetala* und *Hippophae rhamnoides*.

Holozän. Das Holozän, die Jetzzeit, begann vor ca. 11 500 Jahren und ist in Deutschland durch gemäßigtes und relativ trockenes Klima gekennzeichnet. In den deutschen Alpen gibt es heute nur noch einige Gletscherreste, so im Watzmanngebiet und im Zugspitzmassiv.

Die ursprünglich überall verbreiteten Wälder sind erst seit ca. 1000 Jahren durch den modernen Menschen zunehmend gerodet und durch Kulturland ersetzt worden. Kälteliebende Tiere wurden von gemäßigt wärmeliebenden abgelöst. Kennzeichnend sind z.B. Braubär, Luchs, Wildschwein, Elch, Reh, Rothirsch und Auerochs. Viele dieser Tiere verschwanden in Deutschland. Der Auerochs wurde sogar völlig ausgerottet, das letzte Exemplar wurde 1627 südlich von Warschau getötet. Der Steppenwisent starb aus,

der kleinere Waldwisen überlebt bis heute in geschützten Reliktarealen Osteuropas und des Kaukasus. Im Gebiet der Ostsee entstand zunächst ein Eisstausee, der sich dann eine Verbindung zur Nordsee schuf. Vor knapp 10000 Jahren enthielt die Ostsee schon eine marine Fauna (*Yoldia*-Meer, nach der verbreitet vorkommenden Muschel *Yoldia* [*Portlandia*]). Vor 8000 Jahren war sie infolge Hebung des Meeresbodens ein Binnensee (*Ancylus*-See). Vor 7000 Jahren erhielt sie wieder Anschluss ans Meer (*Littorina*-Meer). Seither verengten sich die Verbindungen zum Kattegat und Skagerrak und der Salzgehalt nahm stetig ab. Die Phase des *Littorina*-Meeres, die bis heute andauert, wird weiter untergliedert in eine Reihe von Unterstadien: *Mastogloia*-Meer (niedriger Salzgehalt), *Littorina*-Meer im engen Sinne (hoher Salzgehalt), *Lymnaea*-Meer (zunehmend brackwasserhaltig) und *Mya*-Meer (nach der erst im 16. Jh. eingewanderten *Mya arenaria*).

Während der Eiszeiten war die Nordsee zum größten Teil trocken gefallen. Mit dem nacheiszeitlichen Meeresspiegelanstieg strömte sie wieder in ihr altes Bett. Vor 10000 Jahren wurde die Doggerbank als große Insel abgetrennt, und vor 9000 Jahren wurde auch die Festlandsverbindung nach England unterbrochen. Der heutige Nordseeboden war in dieser Zeit von Wald bedeckt. Später verringerte sich die Anstiegs geschwindigkeit der Nordsee, und ab 5000 vor heute kam es zu mehrfachen Schwankungen, so dass die Küstenlinie hin und her pendelte. Diesen Bewegungen der Uferlinie passte sich die menschliche Besiedlung an.

Das Schicksal der Erde wird in den letzten Jahrhunderten im globalen Maßstab zunehmend vom Menschen beeinflusst. Es wurde daher für diesen Zeitabschnitt der Begriff „Anthropozän“ geschaffen, das mit dem Beginn der Industrialisierung einsetzte. Treibhausgase, Zerstörung riesiger ökologischer Systeme und Gefährdung der Grundlagen allen höheren Lebens auf der Erde kennzeichnen dieses neue Zeitalter.

2.4.2.1

Lebende Fossilien

Als lebende Fossilien bezeichnet man Taxa, die in fast identischer Form schon in weit zurückliegenden Erdzeitaltern existierten. Man kennt sie unter Pflanzen (Kap. 3.5) und Tieren, und die ältesten von ihnen haben ihre äußere Gestalt seit über 500 Mio. Jahren kaum verändert.

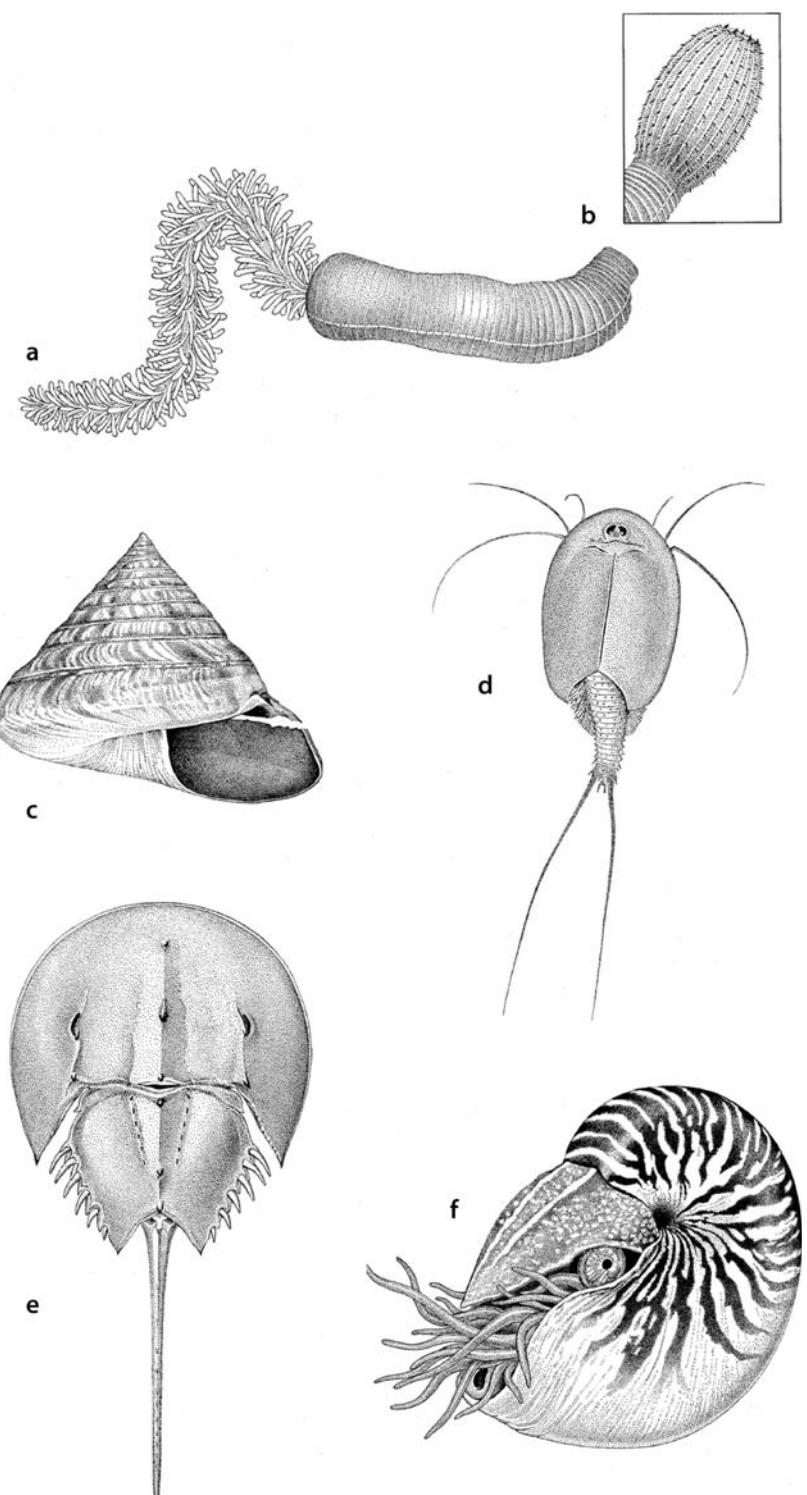
Unter den Tieren stellen die Priapuliden die ältesten lebenden Fossilien. *Ottoia* aus dem Burgess Shale (Mittel-Kambrium) stimmt bis in Einzelheiten der inneren Anatomie mit der rezenten Gattung *Halicryptus* überein (Abb. 2-6). *Ottoia prolifica* weist sogar eine besondere Ähnlichkeit mit der an der Küste Alaskas entdeckten Art *Halicryptus higginsi* auf. Etwas jüngeren Datums ist die Gattung *Priapulites* aus der karbonischen Mazon-Creek-Formation in den USA, die den rezenten Gattungen *Priapulus* (Abb. 2-77 a, b) und *Priapulopsis* ähnelt.

Ebenfalls seit dem Paläozoikum (Silur) hat die Brachiopoden-Gattung *Lingula* ihre äußere Gestalt bewahrt. *Lingula* (Abb. 2-9 a) ist heute in der Gezeitenzone des Indopazifik weit verbreitet und kommt in manchen Gebieten, z.B. in Südostasien, in so hohen Populationsdichten vor, dass sie kommerziell genutzt wird.

Neopilina, zur Mollusken-Gruppe der Monoplacophora gehörend, wurde als rezent Form erst 1952 im Peru-Chile-Graben entdeckt, wo sie bis in 6000 m Tiefe vorkommt. Bis dahin kannte man sie nur fossil. *Neopilina* und die nahe verwandte *Vema* gehen auf eine kambrische Radiation zurück. Damals lebten die Formen auf Fels substrat im Flachwasser und hatten dicke Schalen als die rezenten Tiefseeformen. Ein weiteres Mollusk mit einer besonders langen Geschichte ist die Schnecke *Pleurotomaria* (Abb. 2-77 c). Wir kennen sie seit dem Devon, und auch in ihrem Fall blieb die Gestalt weitgehend konstant.

Seit dem Karbon, also seit mehr als 300 Mio. Jahren, sind die Notostraca bekannt, von denen es heute die beiden Gattungen *Lepidurus* und *Triops* (Abb. 2-77 d) gibt. Es handelt sich um bodenlebende, filtrierende und räuberische Krebse, deren vordere Rumpfextremitäten als Fangbeine entwickelt sind. Die Zahl von Segmenten und

Abb. 2-77 a-f. Lebende Fossilien (Wirbellose): **a** *Priapulus*, vollständiges Tier mit eingezogenem Introvert, **b** *Priapulus*, Vorderende mit ausgestülptem Introvert, **c** *Pleurotomaria*, **d** *Triops*, **e** *Limulus*, **f** *Nautilus*



Rumpfextremitäten ist sehr hoch; es können bis etwa 70 Beinpaare ausgebildet sein, bis sechs Paare stehen auf einem Segment. Notostraca leben in Tümpeln, die nur kurzfristig existieren (ephemere, astatische Gewässer). Lange Trockenperioden überstehen sie in Form von Dauer-Eiern, die Jahrzehnte trocken liegen können. Rasseschärfen, tägliche Häutungen über etwa einen Monat und Parthenogenese ermöglichen die Existenz selbst in Regionen, wo nur kurzfristig Pfützen entstehen, so auf dem Ayers Rock im Zentrum Australiens (*Triops australiensis*).

Zur Verwandtschaft der Phyllopoda (wozu die Notostraca gehören) zählen auch die Anostraca. Sie sind seit dem Jura bekannt. Gemeinsame Vorfahren beider Gruppen (auch als Branchiopoda zusammengefasst) kennt man in vorzüglicher Erhaltung aus dem Oberkambrium Schwedens. Von der Gattung *Rehbachiella* ist die Entwicklung, die mit einem Nauplius beginnt, bis in Einzelheiten bekannt. Diese etwa 500 Mio. Jahre alten Fossilien werden als die ältesten fossil nachgewiesenen Krebse angesehen.

Seit dem späten Paläozoikum sind die Xiphosuren aus marinen Lebensräumen bekannt. *Palaeolimulus* aus dem Perm hatte schon große Ähnlichkeit mit heutigen Formen. *Mesolimulus* kennen wir mit wunderbar erhaltenen Exemplaren zum Beispiel aus dem Jura der Fränkischen Alb. Noch älter ist der Pfeilschwanz *Weinbergingia*, der vor 400 Mio. Jahren lebte und heute im Hunsrückschiefen (Abb. 2-29c) zu finden ist. Heute sind Xiphosuren noch entlang der nordamerikanischen Atlantikküste verbreitet (*Limulus*; Abb. 2-77e), und kommen mit zwei Gattungen (*Carcinoscorpius*, *Tachypleus*) in Südostasien vor, wo sie auch ins Brackwasser eindringen. Es handelt sich also um eine disjunkte Verbreitung und relativ kleine Reliktvorkommen. *Limulus* wurde zeitweise in Wagenladungen zum Düngen von Feldern in Nordamerika eingesetzt, und die anderen genannten Gattungen werden in Südostasien zum Essen auf Märkten angeboten. Heute sind die Bestände rückläufig. Die heutigen Xiphosuren sind Bewohner von Flachmeeren. Die Weibchen legen ihre Eier in Sandgruben, die auf ihnen reitenden Männchen geben das Sperma ins freie Wasser ab. Die Entwicklung erfolgt direkt.

Nautilus (Abb. 2-77f) schließlich ist seit dem Jura bekannt und gehört zu einer ehemals blühenden Tiergruppe, den Nautiloidea, innerhalb der Cephalopoden. Die Nautiloidea erlebten ihre Hauptblütezeit im älteren Paläozoikum. Mit Hunderten von Gattungen waren sie in den Weltmeeren vertreten (Kap. 2.2.2.3). Während die ältesten Formen vorwiegend langgestreckte Gehäuse besaßen, gibt es seit der Trias nur noch spiralig eingerollte Formen mit einfacherem Siphunkel, ähnlich dem rezenten *Nautilus*. Derartige Fossilien dieser Art sind in Südschweden (Schonen), auf den Inseln Öland und Gotland, aber auch in Kiesgruben Norddeutschlands zu finden. Die rezenten Gattung *Nautilus* ist auf Teile des Indo-Westpazifik beschränkt, wo sie in Tiefen von 60–500 m lebt.

Das Wachstum dieser Formen erfolgt im Gegensatz zu dem der modernen Kalmare, die im Laufe eines Jahres geschlechtsreif werden können, außerordentlich langsam. Es dauert 20 Jahre, bis eine Schale, die aus 30–35 Kammern besteht, ausgebildet ist. In 300 m Tiefe dauert allein das Absaugen der Flüssigkeit aus einer neu gebildeten Kammer wenigstens ein halbes Jahr. Die Kopulation ist mit einer stundenlangen Ummarmung verbunden, und ein Weibchen legt nur etwa zwei Dutzend Eier pro Jahr.

Unter den lebenden Fossilien wird vielfach auch die mittelkambrische Gattung *Aysheaia* (Abb. 2-51) abgehandelt und mit den rezenten Onychophoren in Zusammenhang gebracht. Auch *Xenusion* (Abb. 2-27) nennen viele Autoren in diesem Zusammenhang. Dieser Interpretation schließen wir uns nicht an. *Aysheaia* war ein mariner Organismus, der wohl auf Schwämmen lebte, die rezenten Onychophoren sind strikt terrestrische Formen, die gegen Meerwasser sehr empfindlich sind. Morphologisch sind beide im Kopfbereich grundsätzlich verschieden: *Aysheaia* hat eine terminale Mundöffnung, die Onychophoren besitzen einen subterminalen, ventral gelegenen Mund, der mit speziellen Extremitäten assoziiert ist (Mundhaken und Oralpapillen), so dass von einer morphologischen Gleichheit keineswegs ausgegangen werden kann. Fossile Onychophoren als terrestrische Formen sind nicht bekannt.

Vielfach ist die Frage gestellt worden, warum es überhaupt Formen gibt, die ihre Gestalt über so lange Zeiten bewahrt haben. Eine Antwort bemüht den konkurrenzarmen Lebensraum als Erklärung. Das mag für die Tiefsee gelten (und damit z.B. für *Neopilina*), aber auf keinen Fall für andere Formen wie *Lingula* und *Limulus*, die in der turbulenten und wechselhaften Gezeitenzone leben. Eine weitere Antwort berücksichtigt Extrembedingungen (z.B. eine hohe Konzentration von Schwefelwasserstoff), unter denen nur wenige Organismen zu existieren vermögen. Das gilt für einige Priapuliden, jedoch nicht für die anderen genannten Formen.

Die richtige Antwort liegt vermutlich im genetischen Polymorphismus. Untersuchungen von Priapuliden haben gezeigt, dass homologe Blutproteine bei Formen, die sich strukturell kaum unterscheiden, bei Arten einer Gattung stärker unterschieden sind als vergleichbare Blutproteine verschiedener Säugetierordnungen. Hinter identischen oder sehr ähnlichen Strukturen muss sich also nicht ein entsprechender identischer oder sehr ähnlicher „Chemotyp“ oder Genotyp (Kap. 3) verbergen.

Seit dem frühen Mesozoikum sind Lungenfische (Dipnoi) bekannt. Man kennt sie beispielsweise aus triassischen Sedimenten Helgolands. Die Gattung *Ceratodus* hat sich in leicht abgewandelter Form bis heute in Australien gehalten (*Neoceratodus*, Abb. 2-78 a). Ähnliche Formen, allerdings in eine andere Gattung (*Conchopoma*) gestellt, lebten z.B. im permischen Rümmelbach-Humberg-See, der vor 290 Mio. Jahren weite Gebiete der heutigen Pfalz einnahm (Kap. 2.2.6.1).

Quastenflosser (Crossopterygii), wie die Lungenfische zu den Choanichthyes (= Sarcopterygii) innerhalb der Knochenfische gehörend, waren schon seit langem fossil bekannt (vom Devon bis zur Kreide mit einer Blütezeit in der Trias), als 1938 völlig überraschend die kaum abgewandelte, bis 2 m lange *Latimeria chalumnae* (Abb. 2-78 b) vor der südafrikanischen Küste für die Wissenschaft entdeckt wurde. *Latimeria* gehört innerhalb der Crossopterygii zu den Actinistia, deren Existenz schon seit dem Devon belegt ist. Ihre Lunge wurde im Laufe der Evolution zu einer Schwimmblase. Wie sich später

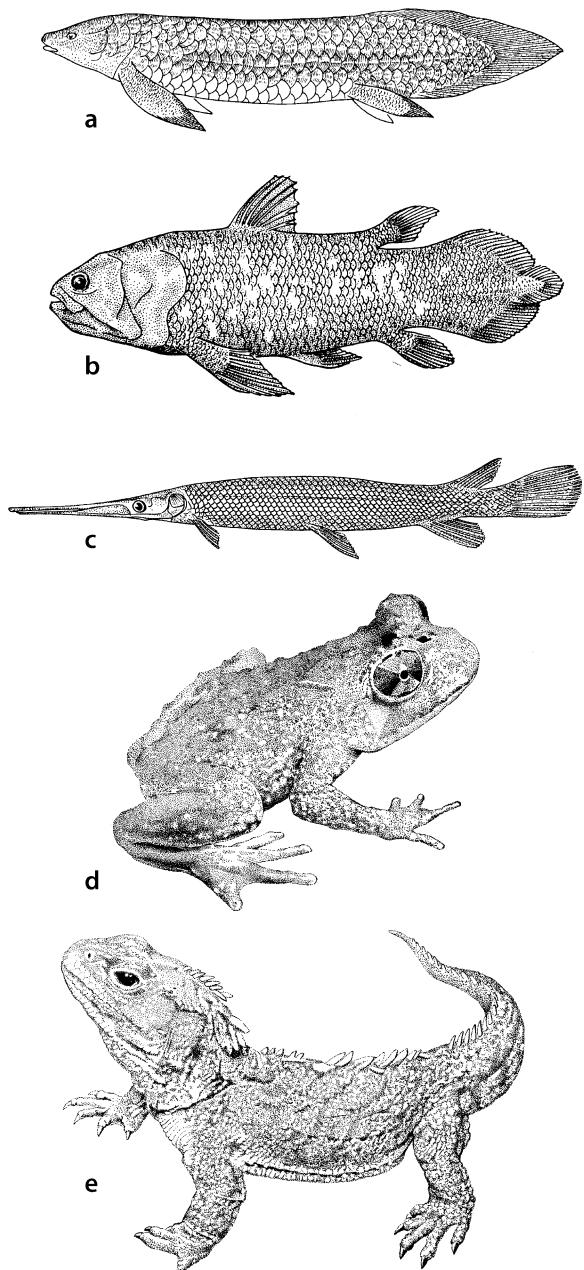


Abb. 2-78 a–e. Lebende Fossilien (Wirbeltiere): a *Neoceratodus*, b *Latimeria*, c *Lepisosteus*, d *Leiopelma*, e *Sphenodon*

herausstellte, war *Latimeria* der Bevölkerung der Komoren schon lange bekannt. Mit dem freien Teil der bestachelten Cosmoideschuppen rauhnten sie die zu beklebenden Flächen von defekten Fahrradschlüchen auf. Seit Ende der 80er Jahre wissen wir, wie sich *Latimeria* in einer Tiefe von 150–300 m auf Felsböden vor der südafrikanischen Küste fortbewegt: langsam schwimmend, Brust- und Bauchflossen im Kreuzgang bewegend. Seit Ende der 90er Jahre kennen Wissenschaftler *Latimeria* auch aus Meeresgebieten nördlich von Sulawesi (Celebes). Auch dort war die Art den Einheimischen seit langem bekannt; in der Wissenschaft wird sie jetzt als *L. menadoensis* geführt. In ihrer inneren Anatomie weist *Latimeria* einige Besonderheiten auf: Das Gehirn nimmt nur ein Hundertstel des Volumens der Schädelhöhle ein, der übrige Raum wird von einer fettreichen Substanz ausgefüllt. Auch das Schwimmblasenorgan stellt eine Fettmasse dar. Die Eier sind mit 300 g die größten aller Knochenfische. Die Jungtiere sind bei der Geburt bereits 30 cm lang.

Auch die Actinopterygii unter den Knochenfischen enthalten lebende Fossilien. *Lepisosteus* (Abb. 2-78c) ist seit der Kreide bekannt und lebt heute noch in Süßgewässern Nord- und Mittelamerikas, kann aber auch ins Salzwasser vordringen. In Mitteleuropa sind aus seiner nächsten Verwandtschaft Formen aus der Grube Messel (Kap. 2.4.1.1) nachgewiesen. Vor 50 Mio. Jahren lebten diese Stoßräuber mit ihrem Panzer aus rhombischen, aneinandergrenzenden Schuppen in dem dortigen Seengebiet.

Unter den Amphibien verdient wohl am ehesten der Frosch *Leiopelma* (Abb. 2-78d) das Prädikat „lebendes Fossil“. Die Gattung ist aus Neuseeland bekannt und weist erhebliche Übereinstimmungen mit den jurassischen *Montsechobatrachus* auf.

Unter den Reptilien bietet die Brückenechse (*Sphenodon*, Abb. 2-78e) ein Beispiel für lebende Fossilien. Die beiden rezenten Brückenechsenarten leben tagsüber in selbstgegrabenen Erdlöchern oder in Höhlen von Sturmvögeln; nachts gehen sie auf Nahrungssuche (Insekten, Vogelei-er und Küken). Sie kommen auf einigen kleinen Inseln vor der Nordinsel Neuseelands vor. Im Mesozoikum war die Gruppe der Rhynchocepha-

lia dagegen weit verbreitet. Man kennt sie u.a. aus dem Jura Solnhofens (*Homoeosaurus*, Kap. 2.3.2.1).

Unter den Säugern hat sich offenbar *Didelphis*, das Opossum, besonders lange gehalten. Schädelteile sind aus der Kreide bekannt.

Literatur

- Aldridge RJ, Donoghue RJ (1998) Conodonts: a sister group to hagfishes? In: Jorgensen JM, Lomholt JP, Weber RE, Malte H (eds) The biology of hagfishes. Chapman & Hall, London
- Bartels C, Briggs DEG, Brassel G (1998) The fossils of the Hunsrück slate. Marine life in the devonian. Cambridge Univ Press, Cambridge
- Bell PB, Hemsley AR (2000) Green Plants: their origin and diversity. University, Cambridge Univ Press, Cambridge
- Chin K, Tokaryk T, Erickson GM, Calk LC (1998) A king-sized theropod coprolite. Nature 395:680–682
- Christner J, Kühner G (1989) 400 Millionen Jahre Landpflanzen. Führer zur Ausstellung von Pflanzenfossilien im Geologischen Institut der Eberhard-Karls-Universität Tübingen. Attempto, Tübingen
- Conway Morris S (1998) The crucible of creation. The Burgess Shale and the rise of animals. Oxford Univ Press, Oxford
- Daeschler EB, Shubin NH, Jenkins FA (2006) A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. Nature 440:757–763
- Ehlers J (1994) Allgemeine und historische Quartärgeologie. Enke, Stuttgart
- Eliason S (2000) Fossilien auf Gotland. Gotlands Fornsal, Visby
- Erickson GM, Van Kirk SD, Su J, Levenston ME, Caler WE, Carter DR (1996) Bite-force estimation for *Tyrannosaurus rex* from tooth-marked bones. Nature 382:706–708
- Etter W (1994) Palökologie. Birkhäuser, Basel
- Fastovsky DE, Weishampel DB (2005) The Evolution and Extinction of the Dinosaurs. Cambridge Univ Press, Cambridge
- Faupl P (2000) Historische Geologie. UTB, Stuttgart
- Forey P (1998) A home from home for Coelacanths. Nature 395:319–320
- Franzen JL (2007) Die Urpferde der Morgenröte – Ursprung und Evolution der Pferde. Spektrum, Heidelberg
- Gliemeroth AK (1995) Paläökologische Untersuchungen über die letzten 22000 Jahre in Europa. Fischer, Stuttgart
- Gould SJ (1993) Das Buch des Lebens. Verlagsgesellschaft, Köln
- Gradstein FM, Ogg JG, Smith AG (2004) A Geologic Time Scale 2004. Cambridge Univ Press, Cambridge
- Grauvogel-Stamm L (2005) Recovery of the Triassic land flora after the end-Permian life crisis. Compte Rendu Pale 4:525–540

- Gravesen P (1993) Fossiliensammeln in Südkandinavien. Goldschneck, Korb
- Hagdorn H (2004) Muschelkalkmuseum Ingelfingen. Lattner, Heilbronn
- Hansch W (Hrsg) (2003) Katastrophen in der Erdgeschichte. Städtische Museen, Heilbronn
- Hauschke N, Wild V (Hrsg) (1999) Trias. Pfeil, München
- Heizmann EPJ (1998) Vom Schwarzwald zum Ries. Pfeil, München
- Jansen U, Königshof P, Steininger FF (Hrsg) (2004) Zeugen der Erdgeschichte. Schweizerbart, Stuttgart
- Jungheim HJ (1996) Die Eifel: Erdgeschichte, Fossilien, Lebensbilder. Goldschneck, Korb
- Kahlke RD (Hrsg) (1997, 2001 a, b) Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 1-3. Monograph des Röm German Zentralmuseu, Mainz
- Kahlke RD (1999) The History of the Origin, Evolution and Dispersal of the Late Pleistocene *Mammuthus-Coelodonta* Faunal Complex in Eurasia (Large Mammals). Fenske, Rapid City
- Kahlke RD, Mol D (2005) Eiszeitliche Großsäugetiere der Sibirischen Arktis. Die Cerpolex/Mammuthus-Expeditionen auf Tajmyr. Schweizerbart, Stuttgart
- Keupp H (2000) Ammoniten. Thorbecke, Stuttgart
- Koenigswald W von (2002) Lebendige Eiszeit. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt
- Koenigswald W von, Meyer W (1994) Erdgeschichte im Rheinland. Pfeil, München
- Koenigswald W von, Storch G (Hrsg) (1998) Messel – ein Pompeji der Paläontologie. Thorbecke, Sigmaringen
- Küster H (1996) Die Geschichte der Landschaft in Mitteleuropa. C.H. Beck, München
- Kump LR, Kasting JF, Crane RG (2004) The Earth System. Prentice Hall, Upper Saddle River/NJ
- Lammerer B (2006) Alpen. Geologischer Bau und Erdgeschichte. Spektrum, Heidelberg
- Lehmann U, Hillmer G (1997) Wirbellose Tiere der Vorzeit. Enke, Stuttgart
- Leins P (2000) Blüte und Frucht. Schweizerbart, Stuttgart
- Meischner D (Hrsg) (2000) Europäische Fossilialagerstätten. Springer, Heidelberg
- Meyer-Berthaud B, Scheckler SE, Wendt J (1999) *Archaeopteris* is the earliest known modern tree. Nature 396:700–701
- Meyer RKF, Schmidt-Kaler H (1997) Wanderungen in die Erdgeschichte. Auf den Spuren der Eiszeit südlich von München, westlich und östlicher Teil. Pfeil, München
- Moosleitner G (2004) Fossilien sammeln im Salzburger Land. Goldschneck, Wiebelsheim
- Narbonne GM (2005) The Ediacara biota: Neoproterozoic origin of animals and their ecosystems. Ann Rev Earth Planet Sciences 33:421–442
- Nestler H (2001) Die Fossilien der Rügener Schreibkreide. Spektrum, Heidelberg
- Nielsen C (2001) Animal evolution. Oxford Univ Press, Oxford
- Probst E (1999) Deutschland in der Urzeit. Orbis, München
- Reich M, Frenzel P (2002) Die Fauna und Flora der Rügener Schreibkreide. Archiv für Geschiebekunde 3:73–284
- Richter AE (1999) Handbuch des Fossilien-Sammlers. Weltbild, Augsburg
- Rössner G, Heissig K (Hrsg) (1999) The Miocene Land Mammals of Europe. Pfeil, München
- Sander PM, Mateus O, Laven T, Knötschke N (2006) Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur. Nature 441:739–741 (2006)
- Schopf JW (1999) Cradle of Life. Princeton Univ Press, Princeton/NJ
- Schulz W (2003) Geologischer Führer für den norddeutschen Geschiebesammler. CW Verlagsgruppe, Schwerin
- Schweitzer H-J (1987) Einführung in das pflanzenführende Unterdevon und seine Flora im Rheinland. Bonner Paläobotanische Mitteilungen, 17–94, Bonn
- Scotese CR, McKerrow WS (1990) Revised world maps. Geol Soc London Mem 51:1–21
- Sitte P, Ziegler H, Ehrendorfer F, Bresinsky A (1998) Strasburger-Lehrbuch der Botanik. Spektrum, Heidelberg
- Skelton PW, Spicer RA, Kelley SP, Gilmour I (2003) The Cretaceous World. Cambridge Univ Press, Cambridge
- Stanley SM (2001) Historische Geologie. Spektrum, Heidelberg
- Steininger FF, Maronde D (1997) Städte unter Wasser. Senckenberg, Frankfurt a M
- Storch V, Welsch U (2004) Systematische Zoologie. Fischer, Stuttgart
- Sun G, Dilcher DL, Zengh S, Zhou Z (1998) In search of the first flower: A Jurassic Angiosperm, *Archaeofructus*. From Northeast China. Science 282:1692–1695
- Thenius E (2000) Lebende Fossilien. Pfeil, München
- Thenius E, Vávra N (1996) Fossilien im Volksglauben und im Alltag. Kramer, Frankfurt a. M.
- Turek V, Marek J, Benes J (1991) Fossilien. Weltbild, Augsburg
- Unwin DM (2006) The Pterosaurs from deep time. PI Press, New York
- Urlichs M, Ziegler B (2003) Farbatlas Fossilien. Ulmer, Stuttgart
- Welfer G (Hrsg) (2006) Expedition Erde. Marum, Bremen
- Weidert WK (Hrsg) (1995) Klassische Fundstellen der Paläontologie I-IV. Goldschneck, Korb
- Wellnhofer P (1993) Die große Enzyklopädie der Flugsaurier. Mosaik, München
- Werneburg R (2003) 300 Millionen Jahre Thüringen. Frankenschwelle, Hildburghausen
- White ME (1990) The flowering of Gondwana. Princeton Univ Press, Princeton/NJ
- Ziegler B (1998) Einführung in die Paläobiologie Bd 1ff. Schweizerbart, Stuttgart