



MASSEN AUSST ERB EN

Massenaussterben
und Evolution



Universität Zürich
Paläontologisches Institut und Museum

Inhaltsverzeichnis

Kapitel	Titel	Autor	Seite
	Übersicht		4
1	Katastrophen als Katalysatoren der Evolution	Hugo Bucher	6
2	Frühe Massenaussterben	Christian Klug	14
3	Sterben auf Raten	Christian Klug	22
4	Das grösste Massenaussterben der Erdgeschichte	Michael Hautmann	30
5	Das Aussterben der Dinosaurier	Heinz Furrer	40
6	Aussterben im Paläogen und Neogen	Marcelo R. Sánchez-Villagra	48
7	Aussterben in den letzten zwei Millionen Jahren	Marcelo R. Sánchez-Villagra	50
	Glossar		54
	Literatur		57
	Dank		57
	Autoren		58

Impressum:

Furrer, Heinz und Haffner, Marianne (Hrsg.) 2009: Massenaussterben und Evolution

Autoren: Hugo Bucher, Heinz Furrer, Michael Hautmann, Christian Klug und Marcelo R. Sánchez-Villagra

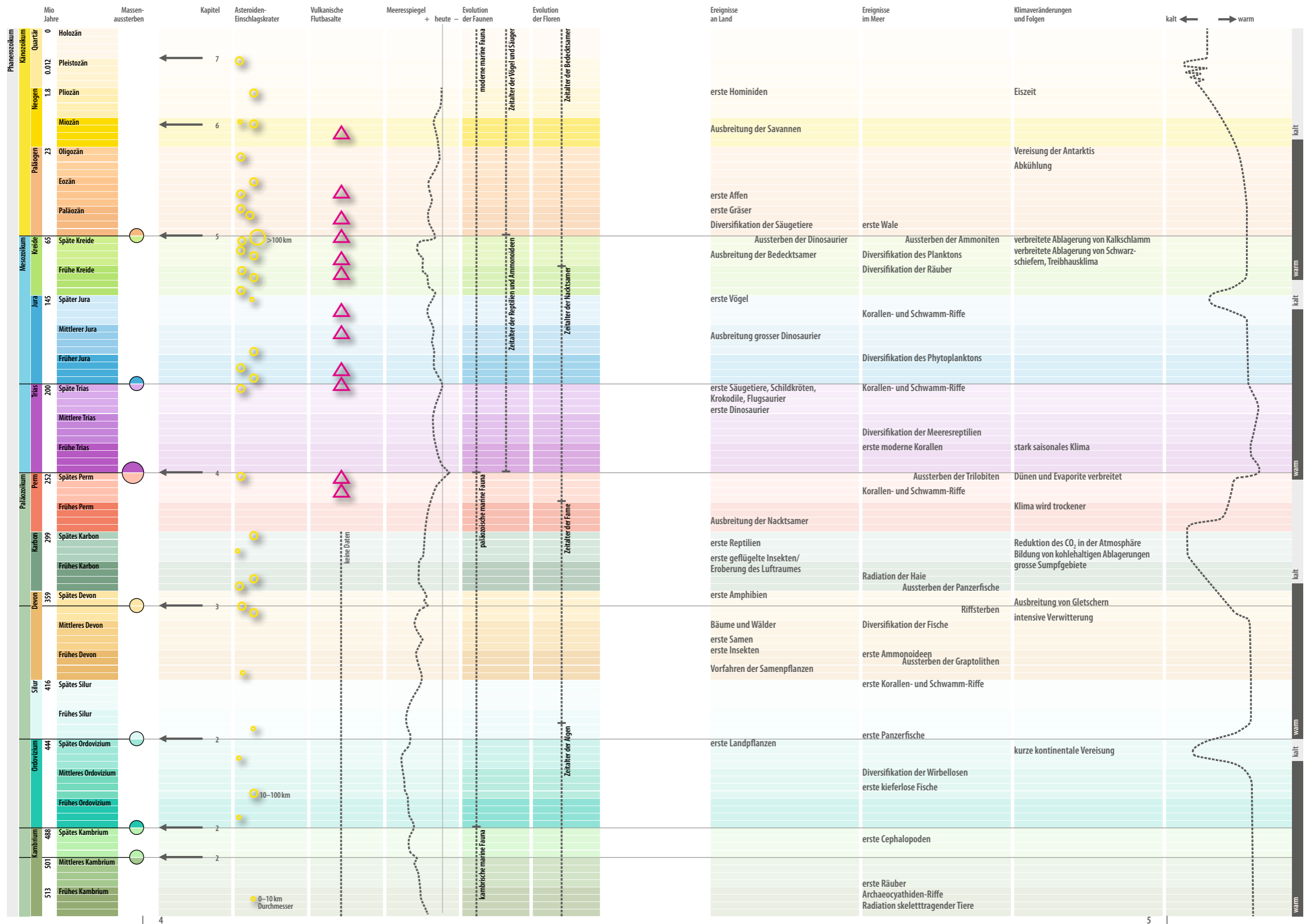
Gestaltung: Erika Schmuki, Zoologisches Museum der Universität Zürich

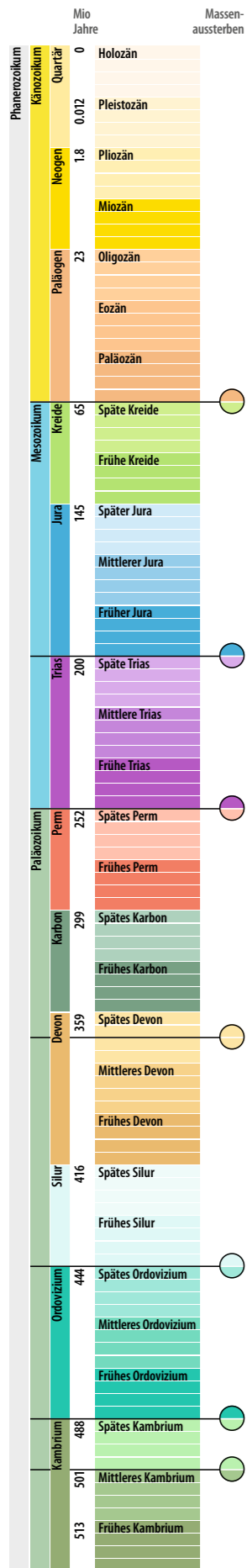
Druck: Druckzentrum Schütz AG, CH-8143 Stallikon

ISBN: 978-3-033-02033-7

© Paläontologisches Institut und Museum und Zoologisches Museum der Universität Zürich, 2009

Diese Broschüre entstand im Rahmen der Sonderausstellung «Massenaussterben und Evolution» des Paläontologischen Instituts und Museums und des Zoologischen Museums der Universität Zürich vom 3.11.2009 – 5.9.2010





1 Katastrophen als Katalysatoren der Evolution

Hugo Bucher

Einleitung

Der Begriff «Aussterben» löst bei den meisten Leuten eine rein emotionale Reaktion aus. Er wird als weit entferntes Phänomen wahrgenommen, welches altertümliche Lebewesen wie Dinosaurier, Ammoniten oder Trilobiten betraf, oder fremde und exotische moderne Arten wie Moa oder Tasmanischer Beutewolf. Dabei findet seit dem Beginn der Industrialisierung eine unverminderte menschliche Expansion statt, die zur Zerstörung natürlicher Habitats und Übernutzung von Nahrungsressourcen führt. Und die beschleunigte Klimaveränderung wird bereits als Hauptgrund für das bevorstehende nächste Massenaussterben genannt. Deshalb löst die heutige Situation ein erhöhtes Interesse in der Wissenschaft aus und führt zu signifikanten Fortschritten in multidisziplinären Untersuchungen von alten und grossen biotischen Krisen oder Aussterbe-Ereignissen, welche die Geschichte des Lebens beeinflussten.

Die Paläontologie hat schon lange festgestellt, dass die relativ gleichmässig verlaufende Veränderung der Arten zwischendurch von Aussterbe-Ereignissen unterbrochen wurde, wovon sieben als Massenaussterben bezeichnet werden. Diese stellen die einzigen «natürlichen Experimente» dar, die mit der heutigen Situation verglichen werden können. Ihre Erforschung trägt bei zum Verständnis des Erscheinens und Verschwindens von Arten und Gemeinschaften, zur Entwicklung von Artenschutzstrategien und zum Vergleich von Modellen, welche die auf die Planetenoberfläche einwirkenden physikalischen und chemischen Veränderungen darstellen. Sie hebt auch die eigentlichen und fundamentalen Beziehungen zwischen der Evolution des Lebens und derjenigen der Erde hervor.

Massenaussterben hatten einen schwerwiegenden und entscheidenden Einfluss auf die Evolution des Lebens. Durch tiefgreifende «Umverteilung der Karten» unter den Arten brachten Massenaussterben einigen von ihnen das Ende, öffneten jedoch neue evolutive Möglichkeiten für andere. So gesehen verdienen Massenaussterben nicht nur eine negative oder katastrophale Bedeutung, sondern sie gehören – in einem grösseren Zeitraum gesehen – zu den grössten Beschleunigungskatalysatoren der Evolution des Lebens. Neben der explosiven Radiation im

Kambrium, während der die meisten Tierstämme erstmals erschienen, oder der Landbesiedlung durch Pflanzen im Devon, führten Massenaussterben und ihre folgenden Erholungsphasen zu evolutionären Schüben, welche die Biodiversität und das Funktionieren der Ökosysteme während der letzten 542 Millionen Jahre des Phanerozoikum förderten.

Historischer Überblick

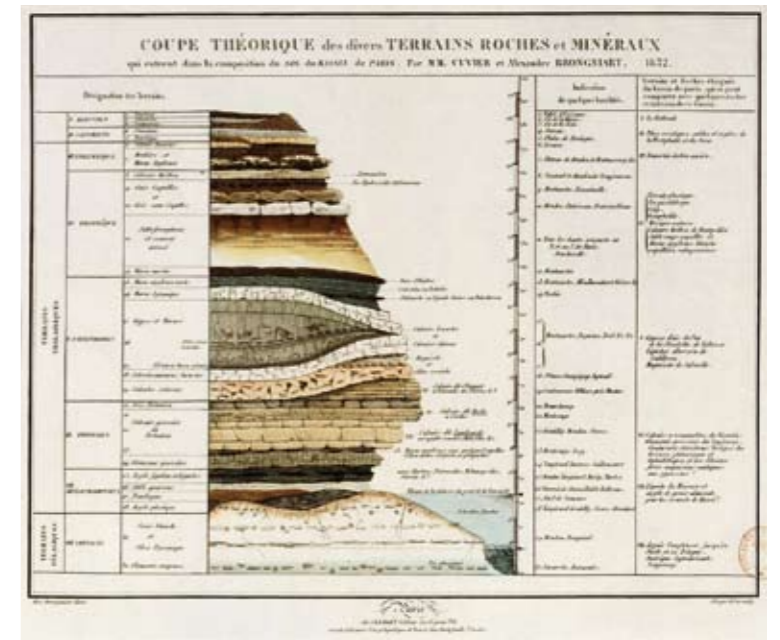
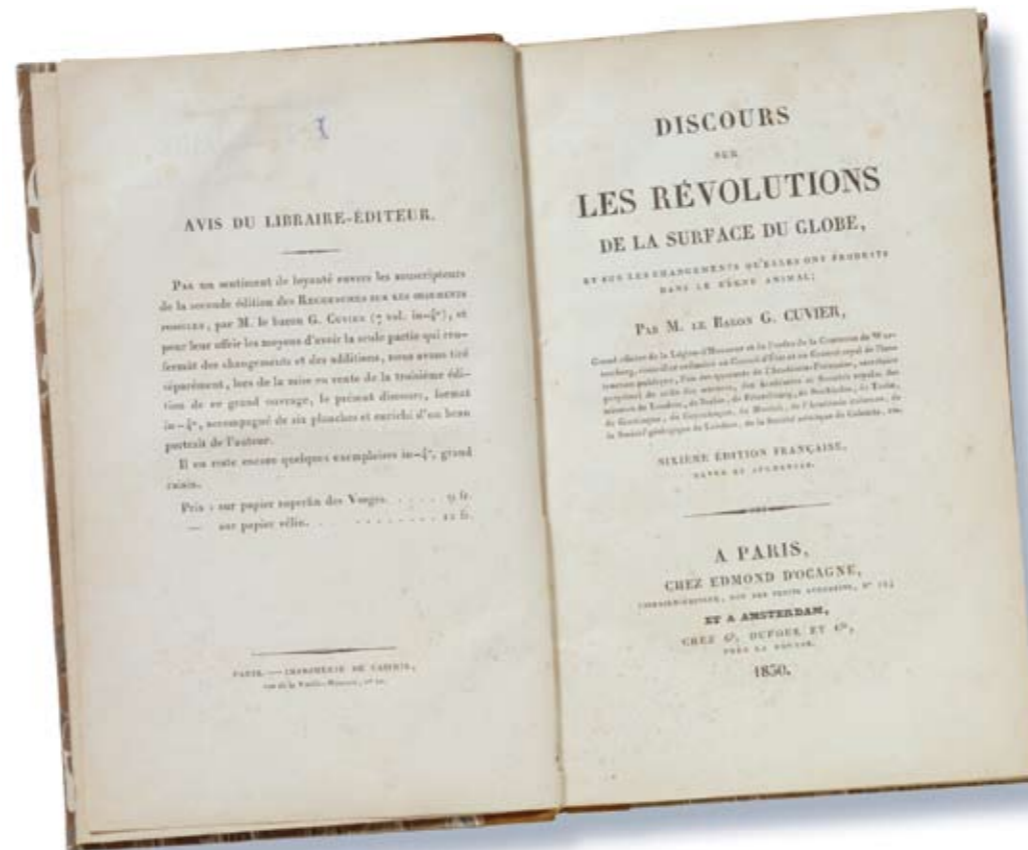
Cuvier und der Ursprung des Katastrophismus

Georges Cuvier (1769–1832) war nicht nur der Begründer der vergleichenden Anatomie und Wirbeltierpaläontologie, sondern er erkannte als Erster die Haupteinbrüche in der Geschichte des Lebens. Seine Ideen stammten hauptsächlich aus seinem Gemeinschaftswerk mit Auguste Brongniart über die geologischen Formationen im Pariser Becken, wovon jede eine unterschiedliche Fauna enthält. Daraus leitete Cuvier ab, dass diese

Faunen durch irdische Ursachen, wie gigantische Überschwemmungen, ausgelöscht wurden. Er stellte fest, dass die Stärke dieser «Revolutionen» viel grösser gewesen sein musste als alle derzeit in der Natur wirkenden Kräfte, und er hob somit die aussergewöhnliche Eigenschaft dieser Katastrophen hervor. Dies führte ihn auch zur Annahme, dass die Erde mehrere Millionen Jahre alt sei. Ähnlichkeiten zwischen ägyptischen Mumien, sowohl von Menschen wie Katzen, und ihren entsprechenden Zeitgenossen überzeugten ihn, dass Arten zwischen zwei solchen Katastrophen unverändert blieben.

1860 definierte John Phillips die drei grossen geologischen Zeitalter (Paläozoikum, Mesozoikum und Känozoikum), indem er sie aufgrund der zwei biotischen Haupteinbrüche abgrenzte, welche ursprünglich Cuvier entdeckte.

Titelseite des Buchs «Discours sur les révolutions de la surface du globe» von Georges Cuvier (6. Auflage, 1830).



Stratigraphie des Pariser Beckens «Coupe théorique des divers terrains, roches et minéraux qui entrent dans la composition du sol du bassin de Paris» (aus Cuvier & Brongniart 1832).

Katastrophismus versus Aktualismus

Der von Cuvier begründete Katastrophismus fand grosses Echo in der geologischen Gemeinschaft, z. B. bei William Buckland in England und Louis Agassiz in Neuchâtel. Allerdings sträubten sich die in Paris auf Buffon (1707–1788) und Lamarck (1744–1829) und in Edinburgh auf Hutton (1726–1797) zurückgehenden Schulen dagegen. Diese schrieben das Ausmass der beobachteten Faunenveränderungen, wie auch der geologischen Prozesse, der Unermesslichkeit der Zeit zu. Lamarck dachte sogar, dass Arten nicht aussterben, sondern sich allmählich durch direkte Nachfahren veränderten, oder sogar in abgelegenen und unentdeckten Weltregionen überlebten. Er stellte ebenso fest, dass die 3000 Jahre seit der Zeit der ägyptischen Mumien unbedeutend waren im Vergleich zu den geologischen Zeiträumen.

Schliesslich wurde der Aktualismus – auch Uniformitätsprinzip genannt – zum dominanten und lange andauernden Paradigma mit dem englischen Geologen Charles Lyell (1797–1875) als Hauptverfechter. In seinem Hauptwerk «Principles of Geology» verwarf er den Katastrophismus, indem er argumentierte, dass sich alle in der Vergangenheit wirkenden Prozesse nicht von den heutigen unterscheiden. Ein Paradigma, das in der geologischen Gemeinschaft über ein Jahrhundert lang bestand. Charles Darwin (1809–1882), der heute gefeierte Autor von «On the origin of species» und enger Freund von Lyell, interpretierte die grossen biotischen Aussterbe-Ereignisse als die Konsequenzen von Lücken in stratigraphischen Daten und missachtete absichtlich jede Beobachtung, welche den Katastrophismus unterstützte.

Erst in den 1970er Jahren begann das Pendel zurückzuschwingen. Zuerst hob die Theorie des Punktualismus von Niles Eldredge und Stephen Jay Gould, basierend auf gut dokumentierten fossilen Evolutionslinien, das plötzliche Entstehen neuer Arten hervor und betonte die morphologische Stabilität von Arten über ihre gesamte Lebensdauer. Dann entdeckte Louis Alvarez mit seinem Team eine abnormal hohe Iridium-Konzentration in der Kreide-Paläogen-Grenzschicht im italienischen Gubbio. Diese Iridium-Anomalie wurde rasch und fast einstimmig als von extraterrestrischer Herkunft anerkannt und später weltweit nachgewiesen. Die Theorie des Asteroideneinschlags war geboren und erzeugte eine massive Renaissance des Katastrophismus. Sie schlug wie eine wissenschaftliche Bombe ein und löste eine frenetische Suche nach Iridiumanomalien für alle anderen bekannten Aussterbe-Ereignisse aus. Ironischerweise wurde nur das Massenaussterben am Ende der Kreide als wenigstens teilweise Folge eines extraterrestrischen Einschlags bestätigt. Trotzdem weckte diese Entdeckung ein enormes Interesse für das Studium von Massenaussterben, welches

zu einem der begehrtesten Problemkreise nicht nur für die Paläontologie, sondern auch für die Erdwissenschaften wurde.

Aussterben: ein normales Phänomen

Aussterben ist das unausweichliche Schicksal aller Organismen, obwohl es in den Aussterberaten als auch in der Lebensdauer einzelner Arten oder Stämme beachtliche Unterschiede gibt. Nach einigen Schätzungen ist die heute noch vorhandene Vielfalt von mehrzelligen Arten bloss 1–2% derjenigen, welche insgesamt über die letzten 600 Millionen Jahre existierte.

Die Paläontologie hat aber schon lange erkannt, dass die relativ gleichmässig verlaufende Veränderung der Arten zwischendurch von schwerwiegenden biotischen Krisen unterbrochen wurde. Dazu gehören sieben grosse Aussterbe-Ereignisse, die üblicherweise als Massenaussterben bezeichnet werden. So basieren auch die grossen Einheiten der internationalen geologischen Zeitskala auf wichtigen Aussterbe-Ereignissen.

Unter den vielen das Aussterben bestimmenden Faktoren, wie beispielsweise Körpergrösse, Fortpflanzungs- und Ernährungsstrategien und Metabolismusraten, wird die Grösse des geografischen Verbreitungsgebietes einer Art als wichtigster Faktor betrachtet. Weitverbreitete Arten sind wahrscheinlich immer aussterbe-resistenter als Arten mit kleinen Verbreitungsgebieten. Während Zeiten mit geringer Aussterberate ist die Verbreitung offensichtlich nur ein signifikantes Merkmal unter vielen. Sie wird jedoch zunehmend wichtiger, wenn die Aussterbeintensität ansteigt.

Die Stärke phanerozoischer Aussterbe-Ereignisse

Eine grafische Darstellung der Aussterberaten mariner wirbelloser Tiere im Verlauf des Phanerozoikum (S. 9) zeigt die grössten Aussterberaten im Paläozoikum und in der Trias auf. Ab der Trias, oder noch deutlicher, vom Jura bis ins Neogen zeichnet sich eine statistisch signifikante, lineare Abnahme der Aussterbe-Intensität ab. Erst mit der Reorganisation des globalen Kohlenstoffzyklus im späten Paläozoikum, angetrieben durch die evolutive Diversifikation der Landpflanzen, oder mit derjenigen in der späten Trias, angetrieben durch die evolutive Diversifi-

kation des modernen Phytoplanktons, ging das hohe Aussterbeniveau deutlich zurück. Beide grossen Evolutionsereignisse hatten entscheidende Auswirkungen auf die Diversifikation mariner Wirbelloser und pufferten das Aussterben durch Zunahme des Nährstoffvorrats in komplexeren Nährstoffketten.

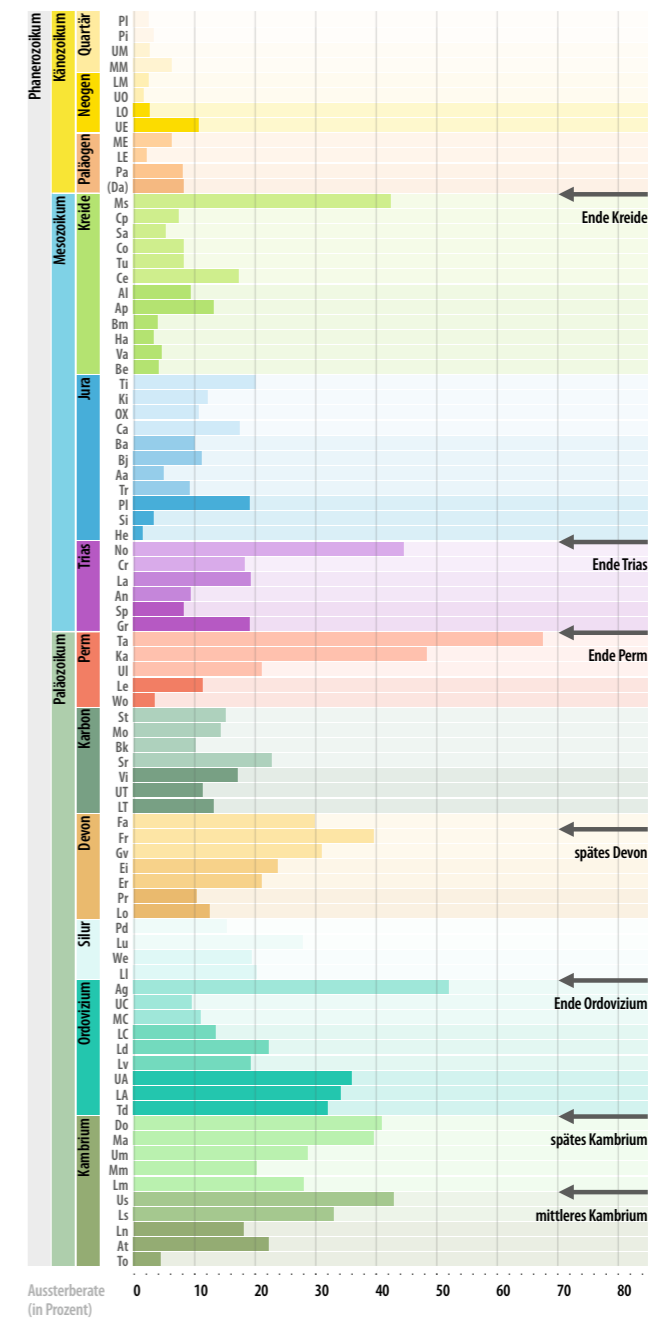
Die weltweiten Veränderungen in der Zusammensetzung von Schwefelstoffisotopen des Meerwassers deuten ihrerseits auf eine langfristige Zunahme der globalen Ozeanzirkulation während des Phanerozoikum hin. Die vergleichsweise schwächere ozeanische Zirkulation im Paläozoikum wird auch untermauert durch das häufigere Auftreten von «black shales», von Gesteinen, die organisches Material enthalten. Schwache Zirkulation und stabile Wasserschichten könnten nährstoffreiche Wässer auf den Grund sauerstofffreier Meeresbecken beschränkt haben. Als Folge davon verhungerten die Lebewesen im Oberflächenwasser und in den Schelfmeeren, was zu der höheren durchschnittlichen Aussterbe-Intensität im Paläozoikum beigetragen hat. Das änderte sich mit der Entstehung grosser Meeresströmungen im Jura, bedingt durch den Zerfall des grossen Superkontinents Pangäa und der Öffnung des Atlantischen Ozeans.

Primäre Ursachen von Massenaussterben

Asteroideneinschlag

Es ist heute unbestritten, dass ein grosser Asteroideneinschlag am Ende des Aussterbe-Ereignisses der späten Kreide als eigentlicher «Gnadenstoss» zum Massenaussterben an der Kreide/Paläogen-Grenze geführt hat. Seine Auswirkungen wurden mit denjenigen eines nuklearen Winters verglichen. Der dazu passende Krater wurde, tief unter jüngeren Gesteinen begraben, im Golf von Mexiko am Nordrand der Halbinsel Yucatan nachgewiesen.

Auch bei anderen Aussterbe-Ereignissen wurden Asteroideneinschläge vermutet, aber es fanden sich bisher keine grossen Einschlagskrater, die zeitlich passen würden. Dagegen sind grosse Einschlagskrater von mehr als 50 km Durchmesser in Zeitabschnitten nachgewiesen, die nicht durch erhöhte Aussterbeintensitäten charakte-



Aussterberate (in Prozent)

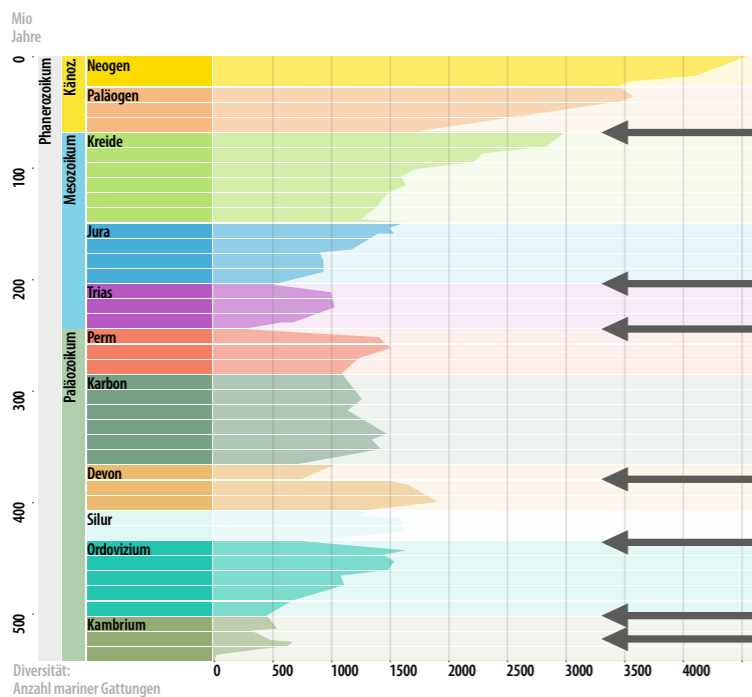
risiert waren. Dies deutet darauf hin, dass Asteroideneinschläge nur vereinzelt eine Rolle bei Massenaussterben spielten.

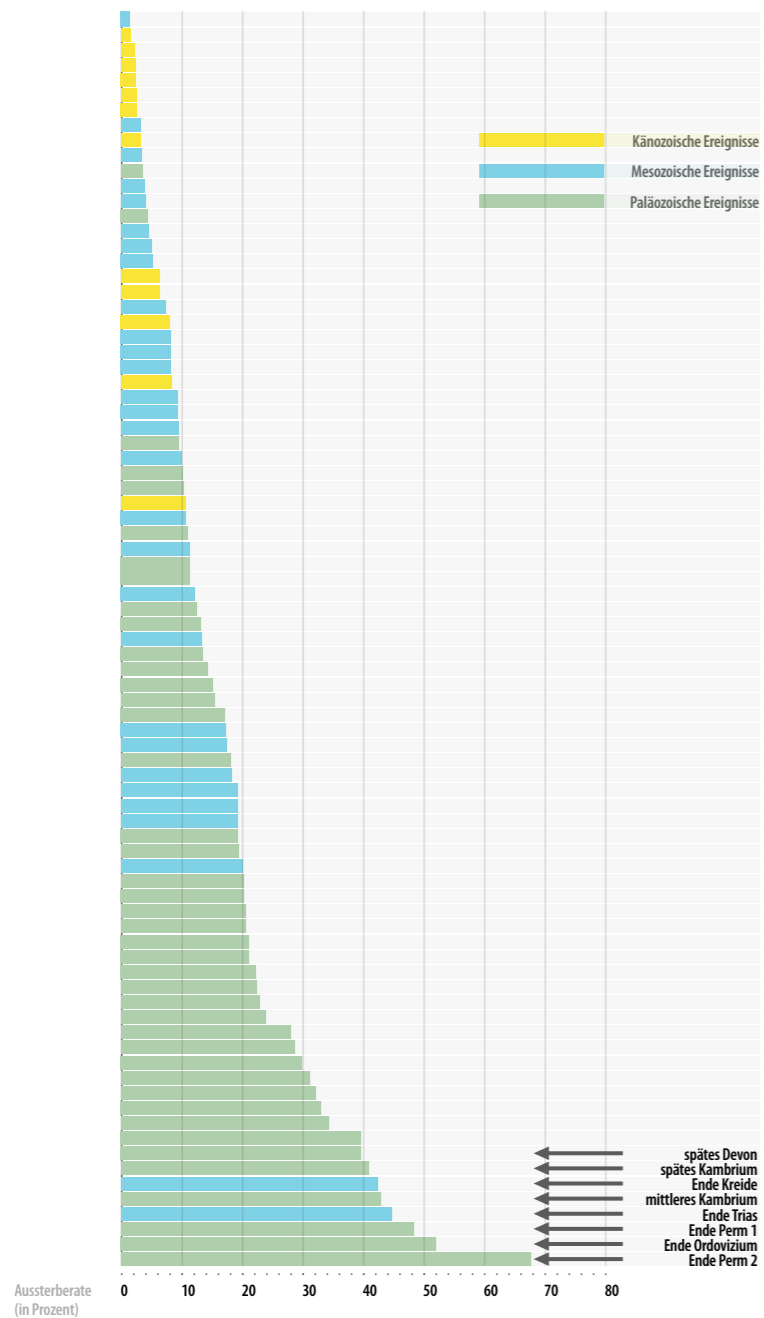
Meeresspiegelschwankungen

Globale Absenkungen des Meeresspiegels wurden schon lange als Ursachen für erhöhte Aussterberaten vermutet. Solche Ereignisse verringerten in den Meeren den Lebensraum vieler bodenlebender Organismen grossflächig. Gleichzeitig wurden auf den teilweise trockengelegten Kontinentalschelfen grosse Mengen organischen Materials oxidiert und viel CO₂ freigesetzt, was globale Klimaveränderungen bewirkte. Tiefe Meeresspiegelstände haben wohl auch die Mee-

Darstellung der Aussterberaten (in Prozent der Gattungen pro Zeiteinheit) im Verlauf des Phanerozoikum. Die sieben Massenaussterben sind mit Pfeilen markiert (nach MacLeod 2003).

Diversität mariner Tiergattungen im Phanerozoikum. Die sieben Massenaussterben sind mit Pfeilen markiert (nach Sepkoski 1995).





Die Gruppierung der Aussterbe-Ereignisse nach ihrer Stärke zeigt eine kontinuierliche Grössenabnahme und lässt keine deutliche Klasse von Massenaussterben erkennen. Grosse Aussterbe-Ereignisse treten hauptsächlich im Paläozoikum und in der Trias auf, während kleine Aussterbe-Ereignisse im Paläogen und Neogen häufiger sind (nach MacLeod 2003).

resströmungen reduziert und damit zu Sauerstoffmangel auf dem Meeresgrund geführt. Dies war problematisch für die dort lebenden Tiere, aber vermutlich auch für bodenlebende Tiere in den Schelfbereichen, weil sauerstoffreiches Wasser, das während einem längeren Tiefstand des Meeresspiegels über dem Meeresgrund entstanden war, zu Beginn des folgenden Meeresspiegelanstiegs in die Schelfbereiche geflossen sein dürfte. Viele Zyklen solcher Absenkungen und Wiederanstiege des Meeresspiegels fallen mit durchschnittlichen und grossen Aussterbe-Ereignissen zusammen. Sie sind jedoch nicht korreliert mit dem Wachstum und Abschmelzen von Eiskappen an den Polen, welche als Hauptmechanismen kurzfristigen globalen Meeresspiegelschwankungen grossen Massstabs zugrunde liegen. Zudem fallen nicht alle wichtigen Meeresspiegelschwankungen mit Aussterbe-Ereignissen zusammen. Rasche Meeresspiegelschwankungen trugen also zu verschiedenen Massenaussterben bei, können aber nicht als wiederholt auslösender Mechanismus angesehen werden.

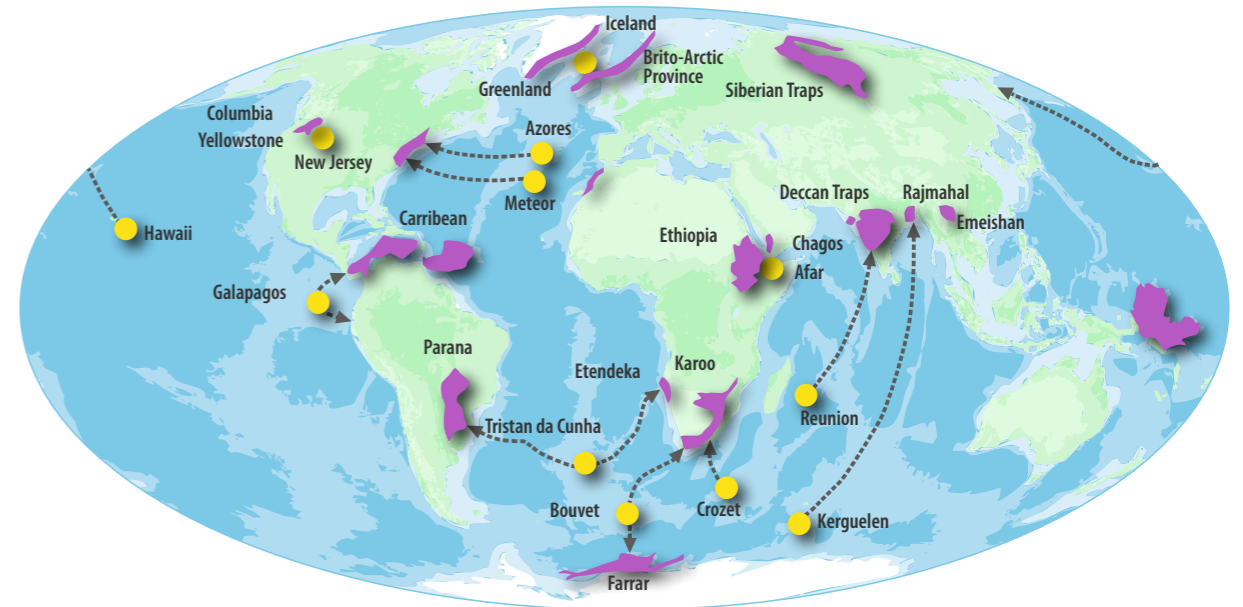
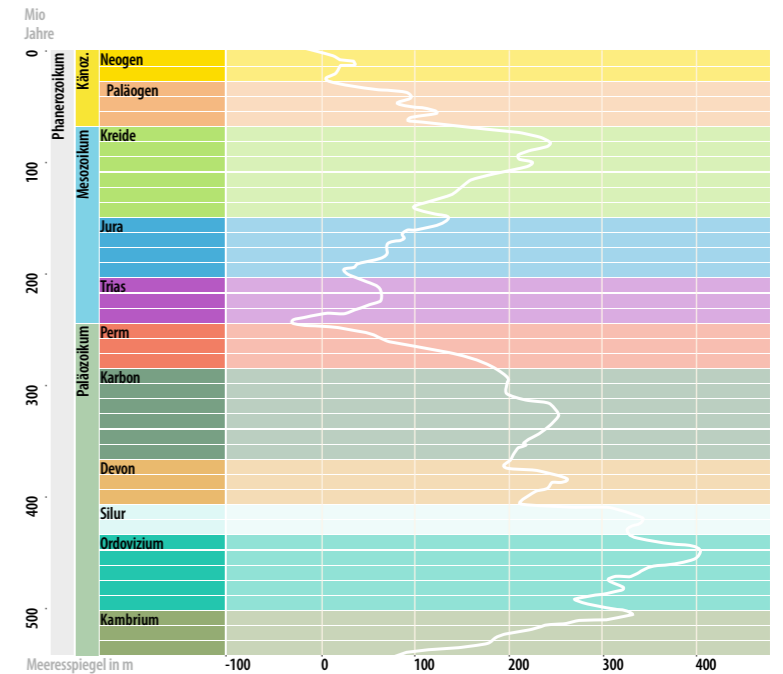
Flutbasalte

An der Erdoberfläche kommen verschiedentlich gigantische Schichten basaltischer Lava vor, die in geologisch gesehen kurzen Zeitintervallen von ca. 1–2 Millionen Jahren ausgeflossen sind. Sie treten entweder als kontinentale Flutbasalte auf, wie z. B. im spätesten Perm von Sibirien und in der spätesten Kreide von Indien (Dekkan), oder als ozeanische Plateaus, wie z. B. im Pazifik bei Ontong-Java. Das Volumen dieser Flutbasalte wird in der Grössenordnung von 2,5 Millionen km³ geschätzt. Es sind katastrophale Ergüsse aus aufsteigenden Magmablasken, die aus dem Grenzgebiet von Erdkern und Erdmantel stammen und die Erdoberfläche im Zeitraum von etwa 20 Millionen Jahren erreichen. Der viel schmalere Schwanz dieser Blasen erreicht erst später die Oberfläche. Weil die kontinentalen und ozeanischen Lithosphärenplatten langsam über die an Ort bleibende Austrittsstelle, den «Hotspot» driften, entsteht eine Reihe jünger werdender Vulkane auf den Platten.

Zum Beispiel stammen die in der späten Kreide an der Oberfläche ausgetretenen Flutbasalte von Dekkan in Indien – sie bedecken eine Fläche von der Grösse Frankreichs – von der Spitze einer

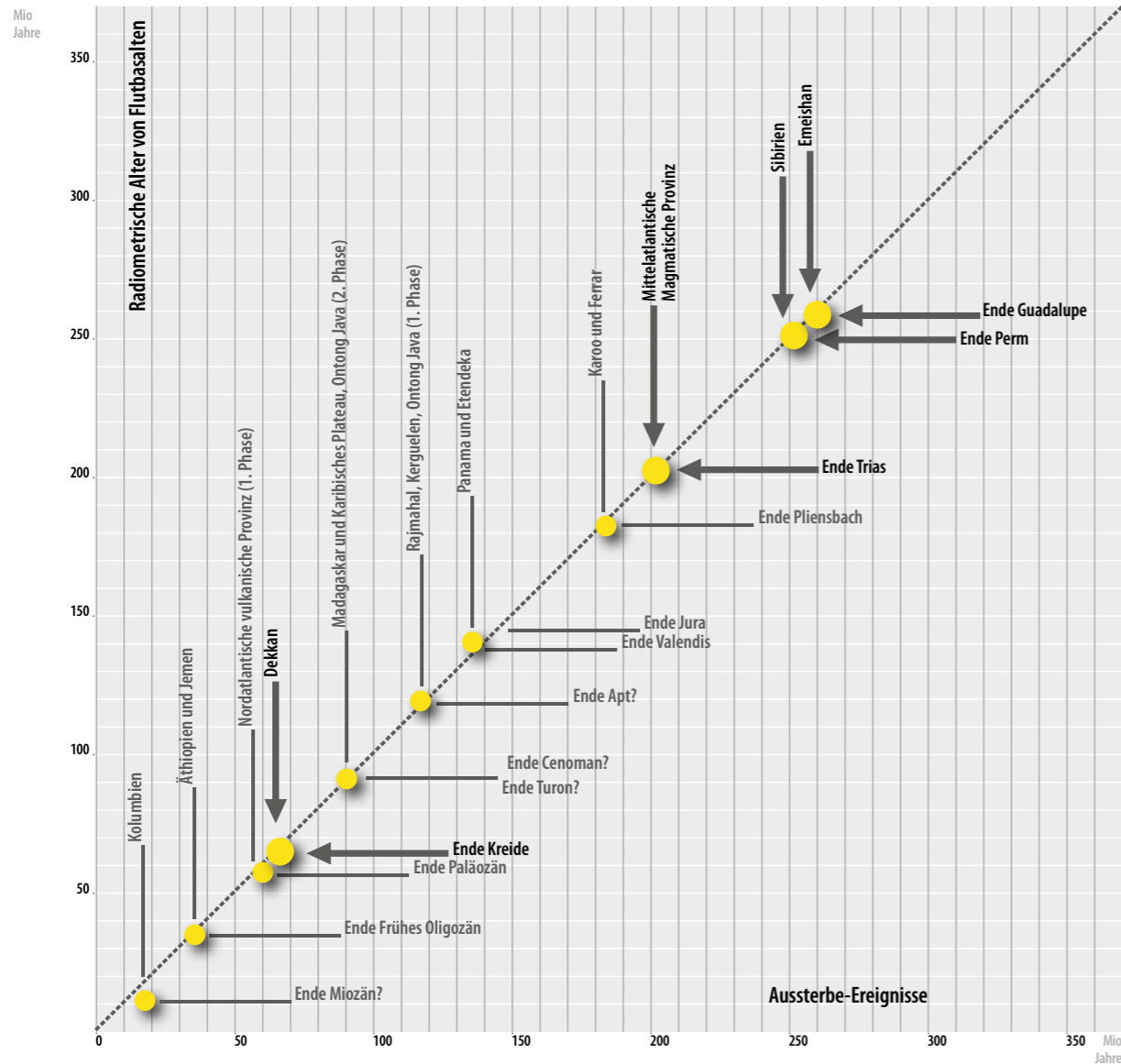
Magmablase, als der indische Subkontinent noch über dem heutigen Hotspot der Vulkaninsel La Réunion lag. Die weiter südlich auf einer Linie liegenden Koralleninseln der Lakkadiven, Malediven und Chagos entstanden auf einer Reihe immer jünger werdender Basaltergüsse. Diese vulkanischen Gesteine stiegen durch Löcher auf, welche der Hotspot durch die nordwärts gleitende ozeanische Platte «brannte», und stammen vom immer noch aktiven Schwanz der Magmablase, der heute die Vulkaninsel La Réunion bildet.

Veränderung des Meeresspiegels in Bezug auf die heutige Meereshöhe (nach Hallam & Wignall 1999).



«Hotspot»
Flutbasalt

Heutige Verbreitung verschieden alter Flutbasalte und der zugehörigen «Hotspots» (nach Courtillot 2002).



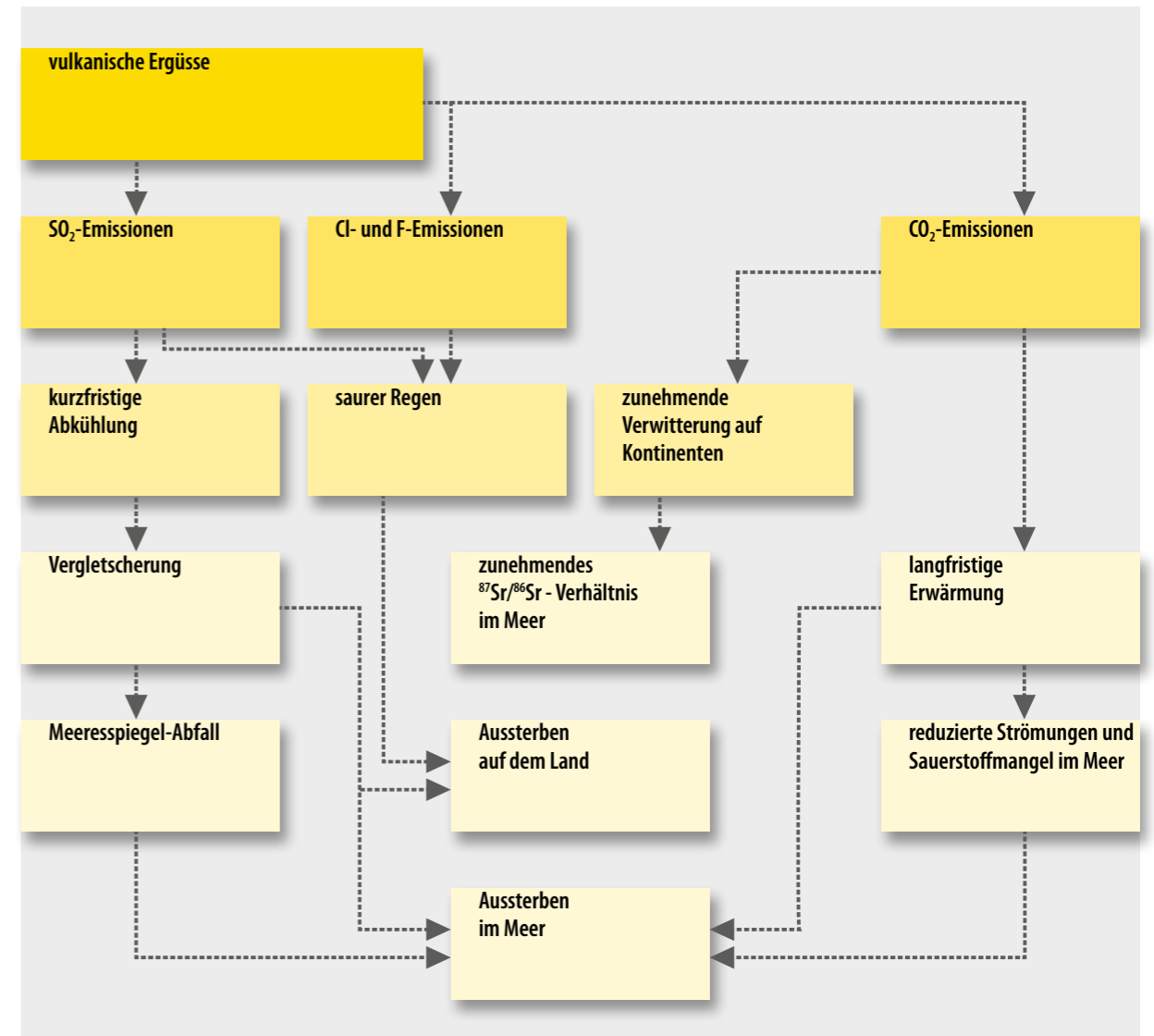
Altersmässige Korrelation zwischen den heute bekannten Flutbasalten und Aussterbe-Ereignissen (nach Courtillot 2002).

Durch moderne radiometrische Datierungen wurde in den letzten Jahren die altersmässige Korrelation zwischen den heute bekannten Flutbasalten und den Aussterbe-Ereignissen immer deutlicher. Insbesondere fallen die drei jüngsten Massenaussterben der Perm/Trias-, Trias/Jura- und Kreide/Paläozän-Grenze mit enormen Ergüssen von Flutbasalten zusammen, sodass solche, mit katastrophalen klimatischen und ozeanischen Störungen verbundenen Ereignisse die wahrscheinlichste Hypothese darstellen. Die unmittelbare Hauptauswirkung von Ergüssen kontinentaler Flutbasalte ist die massive Abgabe von Kohlen- und Schwefeldioxid in die Atmosphäre. SO_2 verbindet sich schnell mit Wasser zu winzigen Tröpfchen von Schwefelsäure, was eine kurzzeitige klimatische Abkühlung, eine teilweise Zerstörung der Ozonschicht und sauren Regen bewirkt. Der Anstieg von CO_2

in der Atmosphäre führt zu einer langfristigen globalen Erwärmung, zu deren Hauptfolgen die Drosselung ozeanischer Zirkulation und die Entstehung von geschichteten, sauerstofffreien Wässern zählen. Eine andere Hauptfolge des massiven vulkanischen CO_2 -Ausstosses ist die Versauerung des ozeanischen Oberflächenwassers, welche ihrerseits wiederum die ozeanische Primärproduktion durch das Phytoplankton beeinträchtigt. Der damit verbundene Zusammenbruch der marinen Nahrungskette kann katastrophale Folgen für viele Ökosysteme haben.

Die katalytische Rolle von Massenaussterben

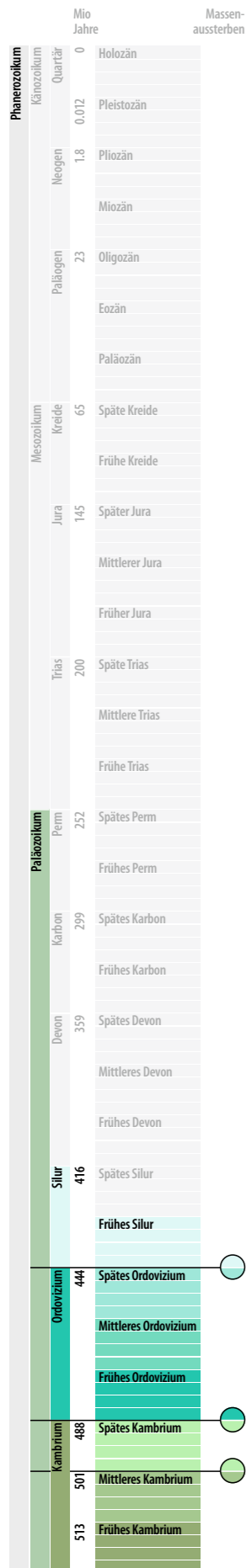
Die Beseitigung etablierter Arten und die anschließende Diversifizierung vorher unbedeutender Vertreter sind wesentliche Elemente der Evolution, die durch grosse Aussterbe-Ereignisse



Schematische Darstellung der kombinierten Effekte beim Erguss von kontinentalen Flutbasalten (nach Wignall 2007).

angetrieben wird. Zu den bekanntesten Beispielen gehören die Ablösung der Brachiopoden durch die Muscheln nach dem endpermischen Massenaussterben und diejenige der Dinosaurier durch Säugetiere nach dem Massenaussterben am Ende der Kreide. Die hohe Produktion von evolutionären Neuheiten während Erholungsphasen deutet darauf hin, dass die Entwicklung nach einem Aussterbe-Ereignis keine sofortige «Rückkehr zum gewöhnlichen Tagesgeschäft» bedeutet. Erholungsphasen sind nicht einfach Staffelläufe zwischen dominanten Gruppen, sie finden nicht simultan auf der ganzen Welt statt, und nicht alle Überlebenden blühen in der Folge von Massenaussterben auf. Ein häufiges Merkmal der allerersten Phase der Erholung ist das Erscheinen von Opportunisten, denen mit der Zeit spezifischer angepasste Lebewesen folgen.

Vereinfachungen in den Nahrungsnetzen sind offensichtlich, währenddem die geografisch unterschiedlichen Auswirkungen von Massenaussterben und Erholungsphasen noch schlecht verstandene Faktoren sind. Im weiteren können überlebende evolutionäre Linien entweder in der Erholungsphase scheitern, indem sie einige Millionen Jahre dahinschwanden, bevor sie ganz aussterben, oder einen Rückschlag erleiden, von dem sie sich schnell erholen. Ökologischer Stress löst im Allgemeinen Grössenreduktionen und kürzere Generationsdauer aus. Doch führen, wie zumindest in ein paar gut dokumentierten Fällen (z. B. Einzeller und Ammonoiten) nachgewiesen, schwere chemische und/oder physikalische Belastungen, wie sie während Massenaussterben vorherrschen, zur Entstehung von neuen, morphologisch vereinfachten Organismengruppen, welche die Basis jeder darauf folgenden neuen Radiation bilden.



2 Frühe Massenaussterben

Christian Klug

Aussterbe-Ereignisse sind stets wiederkehrende Phänomene seit dem Ursprung des Lebens, besonders auffällig aber seit dem Ursprung der Vielzeller. Allerdings wird es mit zunehmendem Alter der betreffenden Ereignisse auch schwieriger, deren Bedeutung, Ursachen und Verläufe zu rekonstruieren. Dies liegt unter anderem daran, dass mit zunehmendem Alter der Gesteine die Wahrscheinlichkeit steigt, dass diese durch Subduktion zerstört oder durch Metamorphose gravierend verändert wurden. Der dabei verloren gehende Informationsgehalt der Gesteine besteht aus Fossilien, Sedimentstrukturen, der mineralogischen und chemischen Zusammensetzung, sowie insbesondere den heute häufig untersuchten Isotopen.

Bei der Bestimmung der Bedeutung von Aussterbe-Ereignissen gibt es weitere Schwierigkeiten: Woran macht man diese Bedeutung fest und wie kann man die einzelnen Ereignisse miteinander vergleichen? Betrachtet man zum Beispiel die Anzahl ausgestorbener Taxa im Verhältnis zu derjenigen vor dem jeweiligen Aussterbe-Ereignis, dann ist der Prozentsatz bei gleicher Anzahl ausgestorbener Taxa umso höher je geringer die Diversität vor dem Aussterbe-Ereignis war. Dies bedeutet, dass Aussterbe-Ereignisse, bei denen vergleichbare Anzahlen von Taxa ausstarben, immer schwächer wurden, weil die Diversität in den letzten 500 Millionen Jahren zunahm.

Im Folgenden werden die wichtigsten frühen Aussterbe-Ereignisse beschrieben. Dazu gehören das Ende der «Gärten von Ediacara» vor ca. 542 Millionen Jahren, mehrere kleinere Ereignisse während des Kambrium vor ca. 500 Millionen Jahren und dann das erste grosse Massenaussterben am Ende des Ordovizium, also vor ca. 444 Millionen Jahren.

Das Ende der Ediacara-Fauna und die kambrische Explosion

Die «Gärten von Ediacara»

Die fremdartig anmutenden Fossilien der Organismen der Ediacara-Fauna wurden schon oft untersucht. Die Zuordnung dieser Reste zu den heutigen Tierstämmen ist meist schwierig und oft sehr umstritten. Manche Paläontologen und Paläontologinnen erkennen in diesen Fossilien

Vorläufer heutiger Metazoen-Stämme wie der Hohltiere, Weichtiere oder Stachelhäuter. Der Tübinger Paläontologe Adolf Seilacher hingegen interpretiert viele dieser Fossilien als Reste eigenartiger Einzeller.

Diese Fauna wurde bereits 1946 vom Geologen Reginald C. Sprigg entdeckt und nach deren erster Fundstelle in den australischen Ediacara Hills benannt. Inzwischen konnten die dortigen präkambrischen Gesteine auf ein Alter von etwa 580 bis 542 Millionen Jahre datiert werden. Ähnliche Formen wurden seit der Entdeckung der Ediacara-Fauna in zahlreichen anderen Ländern gefunden, wie zum Beispiel in Namibia, Kanada,

Zwei typische Elemente der präkambrischen Ediacara-Fauna: *Dickinsonia* (flach auf dem Boden liegend) und der einer Seefeder ähnliche Organismus *Charniodiscus* (Illustration Christian Klug, Universität Zürich).



Schweden und am russischen Weissmeer. Deren weite Verbreitung und lange Existenz von ca. 40 Millionen Jahren führte sogar dazu, dass dieses Zeitalter als Ediacarium benannt wurde.

Heute sind sich viele Fachleute einig, dass wenigstens einige der Ediacara-Lebensformen frühe Vielzeller darstellen, unter anderem die Vorfahren heutiger Weich- und Hohltiere. Hinweise sind anatomische Details mit frappanten Ähnlichkeiten zu heutigen Tiergruppen sowie Spuren, die aktive Bewegungen belegen. Adolf Seilacher rekonstruierte den Lebensraum dieser Organismen als eine Art Garten, dessen Leben auf Mikrobenmatten auf der Sedimentoberfläche basierte, ähnlich unseren Wiesen in der Primärproduktion organischer Verbindungen. Das Vorhandensein dieser Matten lässt sich anhand fein geschichteter Sedimente und anderer Sedimentstrukturen belegen. Die verschiedenen Ediacara-Organismen lebten entweder auf oder direkt unter diesen Mikrobenmatten und manche ernährten sich davon. Gegen Ende des Präkambrium, vor 542 Millionen Jahren, verschwanden die Ediacara-Organismen plötzlich. Es gibt nur noch einzelne fragwürdige jüngere Nachweise von Ediacara-Organismen aus dem Kambrium und sogar aus dem Devon.

Zerstörten grabende Organismen die «Gärten von Ediacara» oder wurden sie vergiftet?

Mit dem Verschwinden der «Gärten von Ediacara» beginnt die Zeit der skelettbildenden Tiere. Bereits im frühesten Kambrium finden sich winzige Skelettreste verschiedenster Organismen wie Schwämme, Armfüsser und Weichtiere. Damit geht eine weitere wichtige ökologische Neuerung einher: Eine rasch zunehmende Anzahl an Tieren begann immer tiefere Abschnitte des Sediments zu bevölkern und die «Gärten von Ediacara» umzupflügen. Die Evolution von Skeletten und von grabenden Organismen lassen sich im Zusammenhang mit der Zunahme der Beweglichkeit der Organismen und der Ausbreitung räuberischer Lebensweise verstehen: Reaktionen auf das Auftauchen früher Raubtiere sind die Flucht in das Sediment und die Bildung von schützenden Schalen und Skeletten. Die Zunahme der Grabtätigkeit ist jedoch wohl nicht der (einzige) Auslöser dieses ersten auffälligen Massenaussterbens.

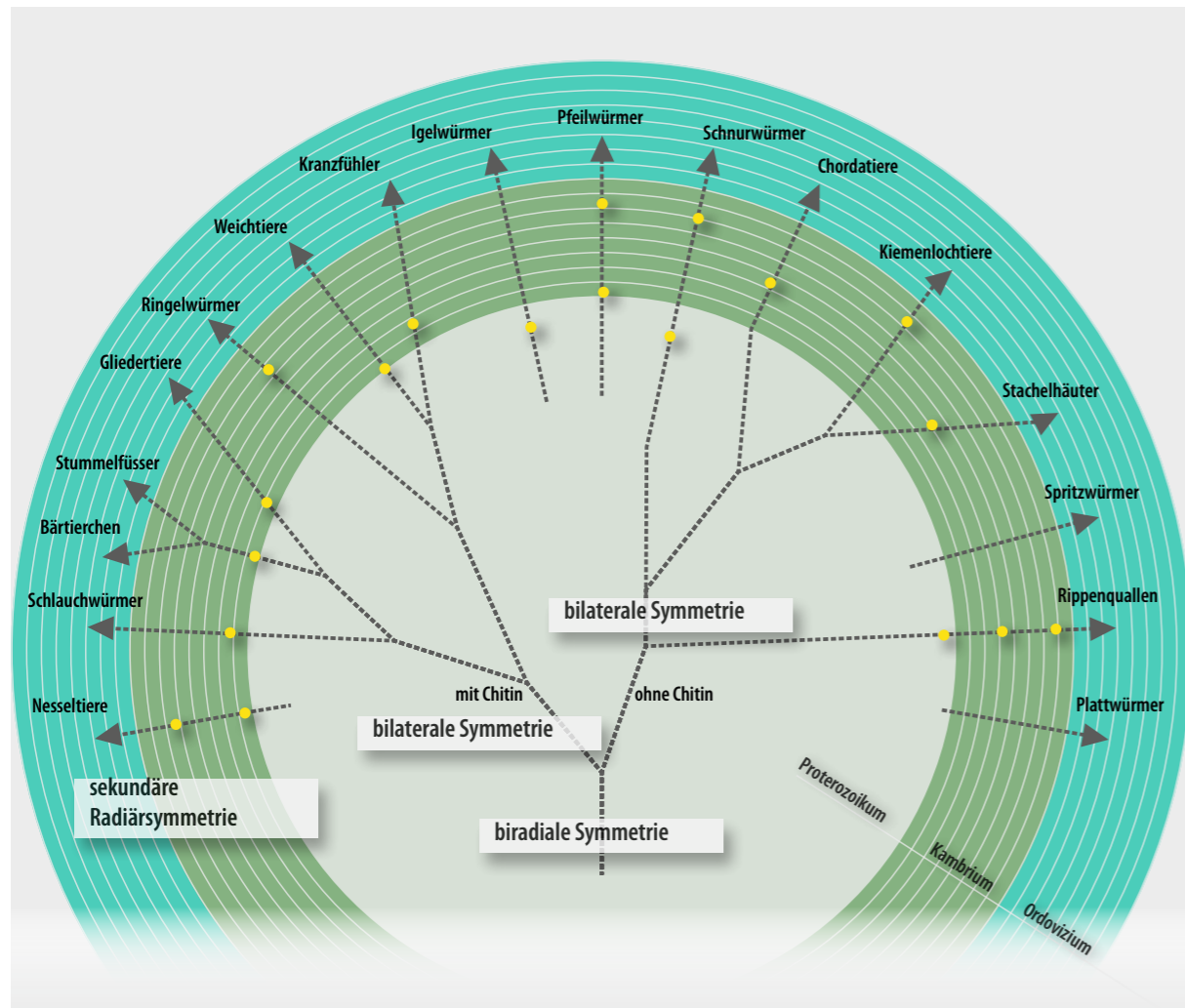


Eine Hypothese für das Ende der Ediacara-Gärten lieferten im Sommer 2008 die Berner Geologen Thomas Nägler und Martin Wille. Sie entdeckten in den entsprechenden Schichten von Oman und China Ablagerungen von Schwarzschiefern mit zunehmenden Gehalten schwerer Molybdän-Isotope. In dieser Veränderung sehen sie eine Zunahme im Schwefelwasserstoff-Gehalt in flacheren Meeresbereichen, welcher tödlich auf die meisten dort lebenden Organismen wirkte. Sie erklärten dies mit zunächst geschichteten Ozeanen, deren obere Wasserschichten sauerstoffreich waren, während in grossen Tiefen das Wasser arm an Sauerstoff und reich an Schwefelwasserstoff war. Am Ende des Präkambrium begann eine Durchmischung der Ozeane, in deren Verlauf schwefelwasserstoffreiche Wasser in flachere Meeresbereiche gelangten und dort den meisten Organismen den Tod brachten. Der Auslöser dieser Durchmischung ist jedoch nicht bekannt.

Skeletttragende Organismen, die Erben der Ediacara-Fauna

Schon früh in der Geschichte der Paläontologie war bekannt, dass erst mit Beginn des Kambrium skeletttragende Organismen eine Rolle spielten. Das plötzliche Auftreten vieler fossiler Skelette führte dazu, dieses Ereignis als «kambrische Explosion» zu bezeichnen. In den Ablagerungen des frühen Kambrium sind diese Vorkommen noch unauffällig, weil die fossilen Skelett- und Schalenelemente winzig sind. Diese «Small shelly faunas» sind aus jener Zeit annähernd weltweit bekannt. Sie enthalten Reste verschiedener Weichtiere, Schwämme und anderer Organismen.

«Small shelly fauna» aus dem frühesten Kambrium. Diese Fauna enthält überwiegend 1–2 mm messende Fossilien, die den Schalen von frühen Muscheln, Schnecken und Monoplacophoren ähneln (nach Skovsted & Peel 2007).



Ursprung und frühe Phylogenie der Tierstämme (nach Dzik 2002).

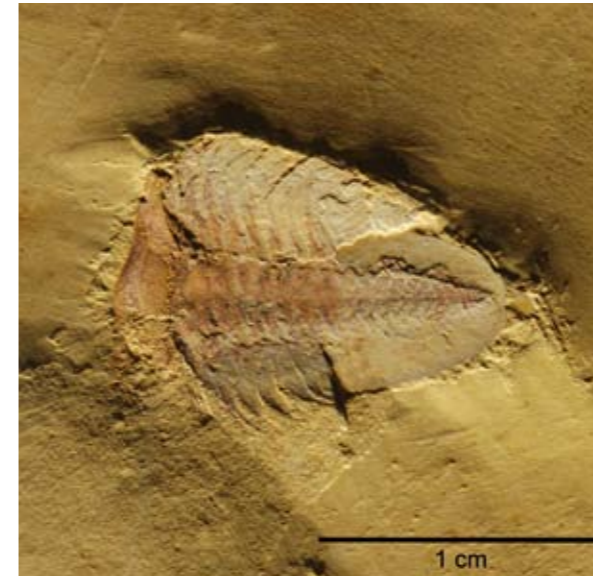
Die «kambrische Explosion» und ihr frühes Ende

Der Ursprung der Tierstämme

Gegen Ende des frühen Kambrium sowie im mittleren Kambrium herrschten günstige Fossilisationsbedingungen, selbst für Organismen ohne Skelette. In diesem Zusammenhang sind je eine Fossil-Lagerstätte in Kanada und China von immenser Bedeutung. Bereits 1909 entdeckte Charles D. Walcott am Burgess Pass in den kanadischen Rocky Mountains einen Ort, der durch die detailreiche Überlieferung verschiedenster Tiere mit und ohne Hartteile berühmt wurde. Diese Fauna enthält nicht nur Reste zahlreicher Gliedertiere, sondern auch wurmartiger Tiere, von Schwämmen, Armfüßern sowie von frühen Chordaten. Diese ungewöhnlich gute Erhaltung ist damit zu erklären, dass sich der Ablagerungsraum vor etwa 505 Millionen Jahren am Rand eines flachen Meeresbereiches befand, von dem durch Rutschungen Tiere in das benachbarte tiefere Meeresbecken gelangten. Dort herrschten sauerstofffreie Bedingungen, was den Abbau orga-

nischer Substanz weitgehend unterband und die Überlieferung anatomischer Details ermöglichte. Eine ähnliche, aber noch etwa 20 Millionen Jahre ältere Faunengemeinschaft von Chengjiang in China erlangte erst jüngst ihre verdiente Beachtung. Damit wurde deutlich, dass sich bereits im frühen Kambrium die Mehrheit der heute bekannten Tierstämme entwickelte.

Aus ökologischer Sicht lässt sich noch eine weitere Neuerung im Kambrium verzeichnen. Zusätzlich zur Evolution der Hartteile und der tieferen Besiedelung des Sediments entwickelte sich ein Stockwerkbau über dem Meeresboden mit Armfüßern, Trilobiten, Hyolithen und anderen Wirbellosen direkt auf dem Sediment, mit in höhere Wasserschichten reichenden Schwämmen und Seelilien, sowie mit bodenbezogen lebenden Schwimmern, die noch etwas höhere Wasserschichten befischen konnten. Dazu kamen kleine Vielzeller, die mehr oder weniger passiv in der gesamten Wassersäule schwebten. Ausgehend von der Sedimentoberfläche besiedelten die Tiere im Kambrium erstmals im grossen Umfang sowohl den Sedimentkörper als auch die Wassersäule.

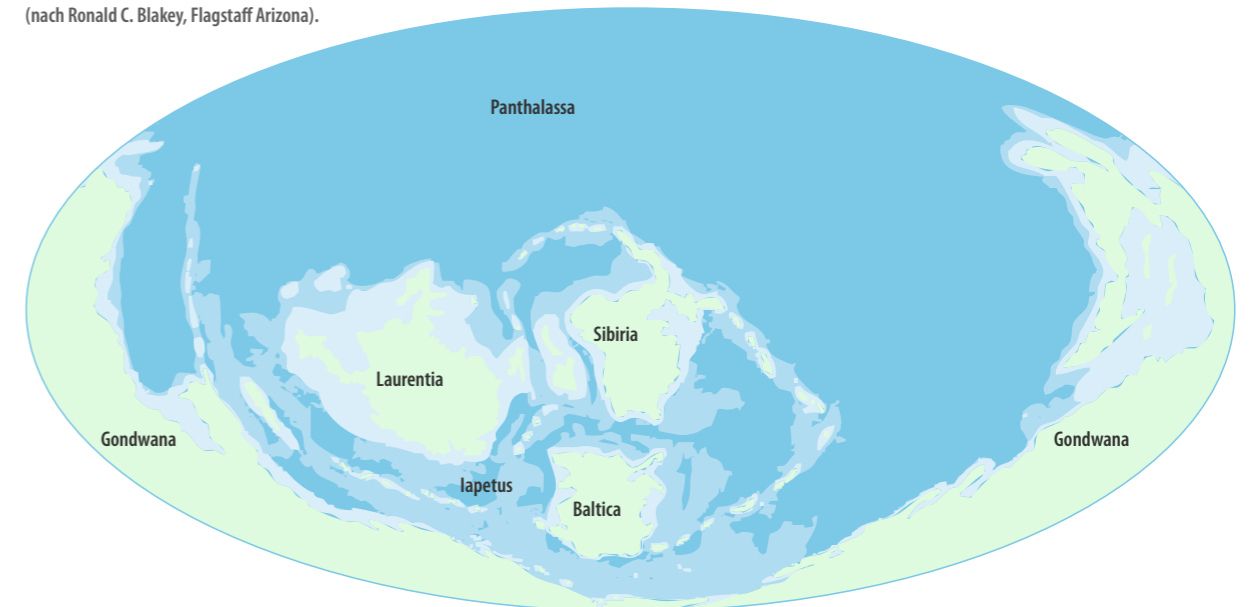


Naraoia, verwandt mit den Trilobiten, ist ein häufiges Fossil aus dem frühen Kambrium von Chengjiang, China. Zu erkennen sind Weichteile wie die fein gegliederten Kiemen (ober- und unterhalb der Bildmitte), der Darm und Darmanhänge (sichtbar entlang der horizontalen Bildmitte) (Foto Christian Klug, Universität Zürich).



Rekonstruktion der Burgess-Fauna aus dem mittleren Kambrium. Auf dem Meeresboden bewegt sich links der stachelige Wurm *Wiwaxia*, in der Mitte liegt ein Hyolith und rechts krabbelt der Trilobit *Paradoxides*. Links und im Hintergrund stehen Schwämme, darüber schwimmt das mit maximal 80 cm Länge grösste Raubtier dieser Zeit, der Arthropode *Anomalocaris*. Das Sediment weist im Gegensatz zum Präkambrium eine reiche grabende Fauna auf (Illustration Christian Klug, Universität Zürich).

Die Weltkarte des Kambrium zeigt die damaligen, hauptsächlich auf der Südhalbkugel konzentrierten Kontinente (nach Ronald C. Blakey, Flagstaff Arizona).





Cambropallas telesto, ein 10 cm langer Olenellide aus dem Kambrium von Tarhoucht bei Alnif (Anti-Atlas, Marokko). Die Olenelliden gehören zu den Trilobiten und starben am Ende des frühen Kambrium aus (Foto Zoologisches Museum, Universität Zürich).

Kambrische Aussterben durch Abkühlung oder Sauerstoffarmut?

Insgesamt wurden die Faunen des Kambrium von vier Aussterbe-Ereignissen heimgesucht. Das erste davon geschah bereits gegen Ende des frühen Kambrium. Dieses Ereignis raffte viele Trilobiten (z.B. die Olenelliden) sowie die wichtigsten riffbauenden Organismen des Kambrium, die Archaeocyathiden, dahin. Im Verlaufe des späten Kambrium kam es zu drei weiteren Aussterbe-Ereignissen, von denen überwiegend Trilobiten, Armfüsser und Conodonten, also Vertreter des Benthos, betroffen waren.

Als Ursache für die kambrischen Aussterbe-Ereignisse werden von amerikanischen Geologen meistens zwei Hypothesen angeführt. James F. Miller aus Missouri ist davon überzeugt, dass eine Abkühlung, begleitet von kontinentaler Vereisung, die Ursache war. Er fand glaziale

Sedimente dieses Alters in Südamerika. Ihm zufolge brachte eine Kombination aus niederen Temperaturen und einem Rückzug des Meeres durch die Bindung von Wasser in kontinentalen Gletschern zahlreichen in flachen Meeresbereichen lebenden Organismen den Tod. Die andere Hypothese stammt von Allison R. Palmer und Michael E. Taylor aus Colorado sowie James Stilt aus Missouri. Sie besagt, dass kalte und sauerstoffarme Wässer aus tiefen ozeanischen Bereichen auf die Schelfe gelangten. Dort «erstickten» dann jene Organismen, die gegenüber diesen Faktoren wenig tolerant waren.

Wie wichtig waren die kambrischen Aussterbe-Ereignisse?

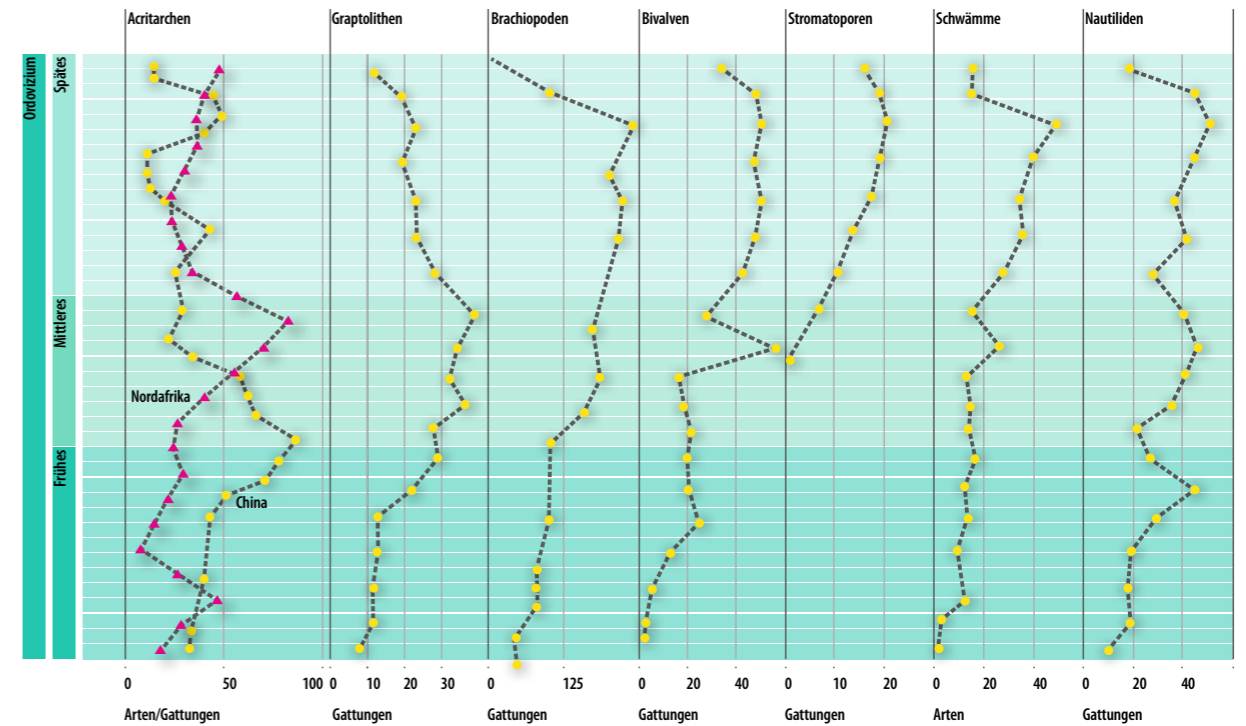
Betrachtet man Diversitätskurven des Paläozoikum, so fällt sogleich die kleine Spitze mit dem anschliessenden Diversitätsrückgang im Kambrium auf. Diese Spitze hat ihren Ursprung in der hervorragenden Überlieferung der kambrischen Fossilagerstätten, welche im späten Kambrium nicht mehr so vorkommt. Es handelt sich bei dem anschliessenden Diversitätsrückgang also um einen Fehler, der durch die besondere Fossil-erhaltung im frühen und mittleren Kambrium entstanden ist.

Profitiert haben die meisten Überlebenden dieser kleineren kambrischen Aussterbe-Ereignisse, denn die meisten Gruppen begannen das Ordovizium mit einer explosiven Zunahme ihrer Diversität. Graptolithen, Trilobiten, Armfüsser und Kopffüsser treten plötzlich in grosser Vielfalt auf und selbst frühe Fische sind im Ordovizium nicht mehr so selten.

Die Entdeckung des pelagischen Lebensraumes und das Massenaussterben Ende Ordovizium

Die explosivste Radiation aller Zeiten?

«Das grosse ordovizische Biodiversifikations-Ereignis», wie auch der Titel eines Buches zu diesem Thema lautet, umfasst die unglaublich rasante Zunahme der Vielfalt der Organismen in dieser Zeit. Eine ganze Reihe von Tiergruppen nahm immens in ihrer Arten- und Formenvielfalt zu: Korallen, Graptolithen, Moostierchen, Seelilien, Schnecken, Muscheln und Kopffüsser, die etwa sechs Meter Länge

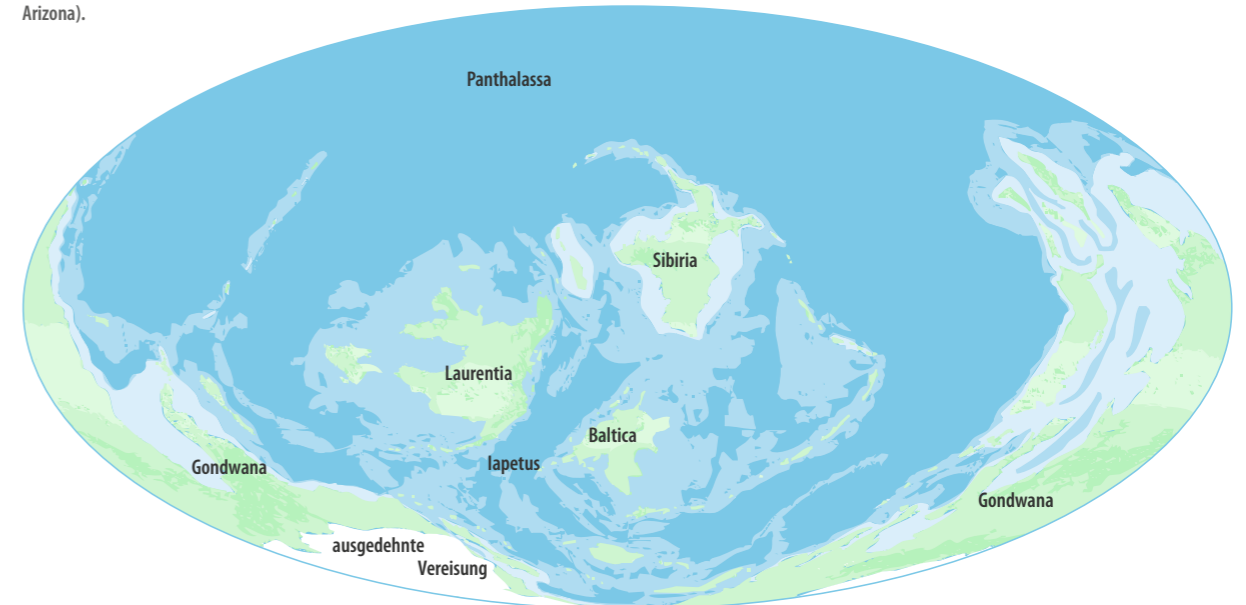


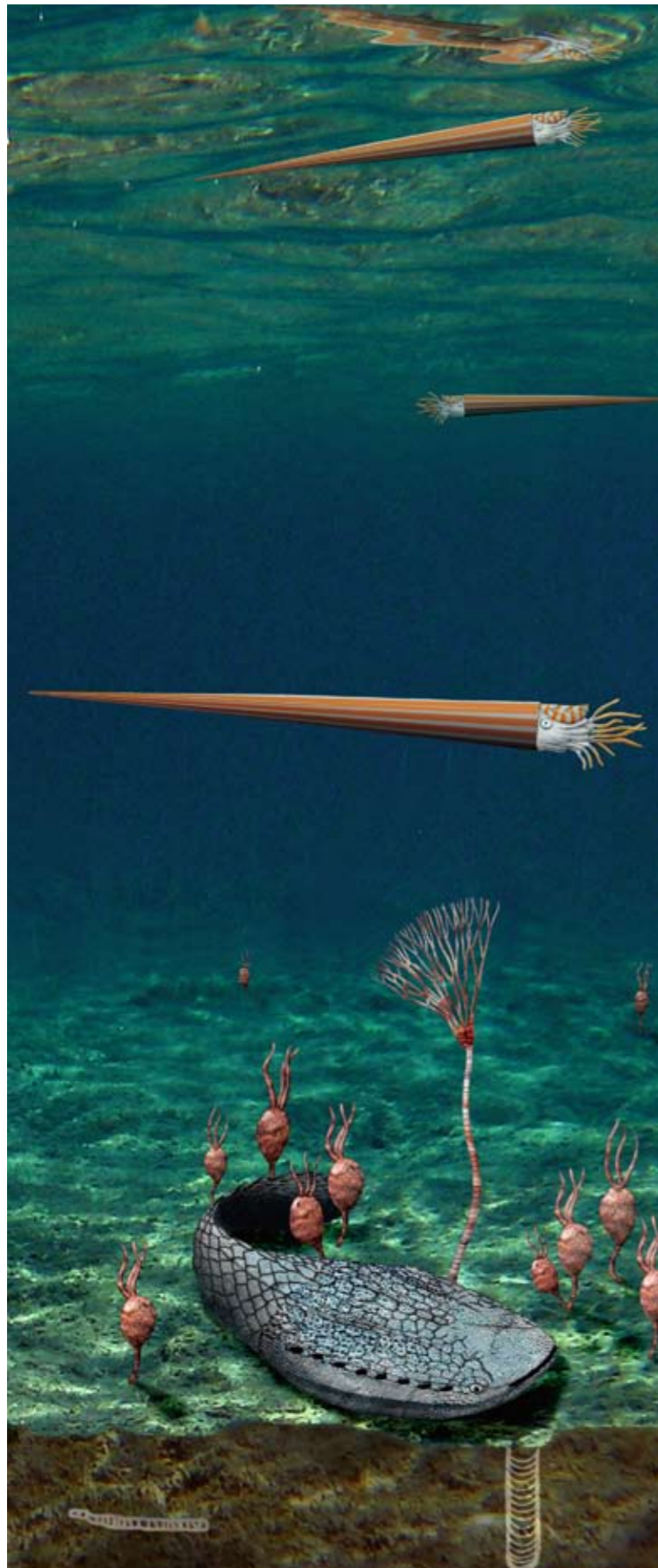
erreichten. Parallel dazu erhöhte sich auch die Vielfalt des Phytoplanktons mit einem explosiven Diversitätsanstieg bei den Acritarchen. Sie stellten in der Nahrungspyramide einen grossen Teil der Primärproduzenten dar, und somit die Nahrungsgrundlage verschiedenster heterotropher Organismen. Dies spiegelt sich in der

Zunahme planktonfressender Schneckenlarven wider. Die Nahrungsbeziehungen waren im marinen Bereich bereits deutlich komplexer als im Kambrium. Im spätesten Ordovizium werden gelegentlich Sporen gefunden, die von den seltenen und winzigen frühesten Landpflanzen stammen.

Die Anzahl der Gattungen nahm bei vielen Gruppen der Wirbellosen im Verlauf des Ordovizium stark zu. Erst gegen Ende des Ordovizium wurde dieser Trend gebrochen (nach Servais et al. 2008).

Gegen Ende Ordovizium bildete sich im Süden Gondwanas eine riesige polare Eiskappe (nach Ronald C. Blakey, Flagstaff Arizona).





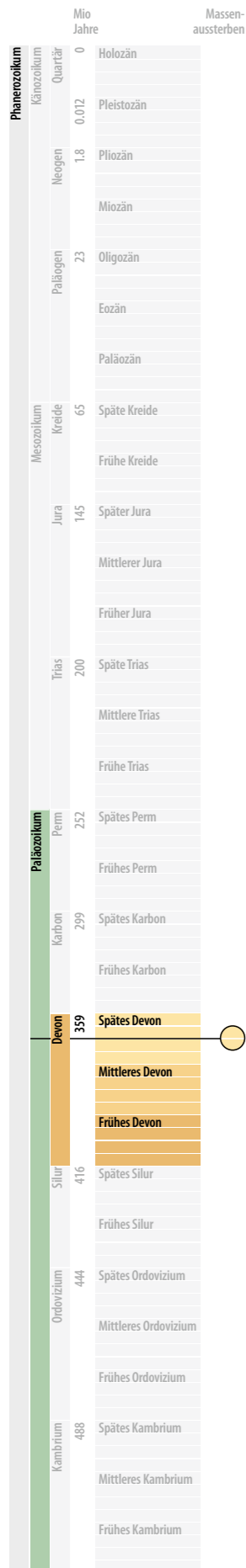
Selbst die grösste Diversifikation hat ein Ende

Ebenso drastisch wie der Anstieg der Diversität zu Beginn des Ordovizium war auch deren Reduktion gegen Ende des Ordovizium. Von diesem ersten grossen Massenaussterben waren vor allem zahlreiche Armfüsser, Moostierchen, Conodonten, Trilobiten und Graptolithen betroffen. Auch das Riffwachstum erfuhr einen schweren Rückschlag in diesem Zeitabschnitt. Fast 400 Gattungen mariner Tiere starben aus.

Die am weitesten akzeptierte Erklärung des Massenaussterbens am Ende des Ordovizium beruht auf der Vereisung Gondwanas. Dieser Superkontinent erreichte im Verlaufe des Ordovizium die Nähe des Südpols. Durch die damit verbundene Abkühlung bildete sich eine riesige polare Eiskappe. Dies bewirkte eine Senkung des Meeresspiegels und ein Trockenfallen flachmariner Gebiete. Damit verschwanden viele Tiergruppen, die auf diesen Lebensraum angewiesen waren.

Im Silur stieg die Anzahl mariner Tiergattungen wieder auf das gleiche Niveau an. Am Ende des Silur führten vermutlich verschiedene kleinere Aussterbe-Ereignisse, ausgelöst durch weitere Vereisungsphasen sowie wiederholtes Auftreten sauerstoffarmer Wasser auf den Schelfen, zu einem erneuten Einbruch der Biodiversität.

Rekonstruktion eines typischen marinen Lebensraums während des Ordovizium: Die ersten kieferlosen Fische (im Vordergrund) suchten zwischen Stachelhäutern nach Nahrung. Die Stachelhäuter zeichneten sich durch grosse Vielfalt und Häufigkeit aus, insbesondere bei den Beutelstrahlern (Cystoideen) und Seelilien. Riesige, bis 6 m lange Kopffüsser der Gattung *Endoceras* schwammen in der Wassersäule (Illustration Christian Klug, Universität Zürich).



3 Sterben auf Raten

Christian Klug

Im Devon waren schon die meisten Tierstämme vorhanden und die Artenvielfalt im marinen Bereich hatte sich nach dem grossen Massenaussterben Ende Ordovizium im Laufe des Silur wieder auf einem mittleren Niveau eingependelt. Die kiefertragenden Fische erreichten erstmals eine grosse Vielfalt und auch enorme Grössen. Die Besiedlung des Landes hatte zwar bereits im ausgehenden Ordovizium oder Silur begonnen, aber erst im Devon entstanden Wälder. Das erste Auftreten von Tetrapoden (Wirbeltiere mit vier Extremitäten) ist ein weiterer evolutionärer Höhepunkt des Devon.

Im Laufe des Devon stellt man bei der marinen Fauna und Flora mehrere Aussterbe-Ereignisse fest und gegen Ende des Devon fielen 57% der Gattungen einem grossen Massenaussterben zum Opfer.

Die Diversitätskurve aller marinen Gattungen zeigt, dass nach diesem Massenaussterben eine rasche Erholung im Karbon stattfand. Trotzdem wurde die hohe Anzahl Gattungen, wie

sie im Devon vorkam, erst in der Kreide, rund 300 Millionen Jahre später, wieder erreicht.

Das Zeitalter der Fische

Das Devon gilt auch als «Zeitalter der Fische». Die kiefertragenden Fische erreichten eine grosse Vielfalt und enorme Körpergrössen. Bei den kieferlosen Fischen hingegen starben mehrere Gruppen aus. In deren Aussterben spiegelt sich auch eine Veränderung des Lebensraumes und der Lebensweise wider. Während frühe kieferlose Fische eine bevorzugt bodenbezogene Lebensweise hatten und somit Phasen der Sauerstoffarmut der Wässer am Meeresboden ausgesetzt wurden, waren viele kiefertragende Fische aktive Raubtiere, die viele Lebensräume auch weit über dem Meeresboden eroberten, unter anderem im offenen Meer. Als mittelgrosse bis grosse Raubtiere standen sie im Devon an der Spitze der marinen Nahrungsketten. So erreichte der spätdevonische Panzerfisch *Dunkleosteus* eine Körperlänge von deutlich über fünf Metern und war damit das grösste Raubtier seiner Zeit.



Kopf und Rumpf des Panzerfisches *Dunkleosteus* aus dem späten Devon des östlichen Anti-Atlas in Marokko (Foto Martin Rücklin, Bristol).

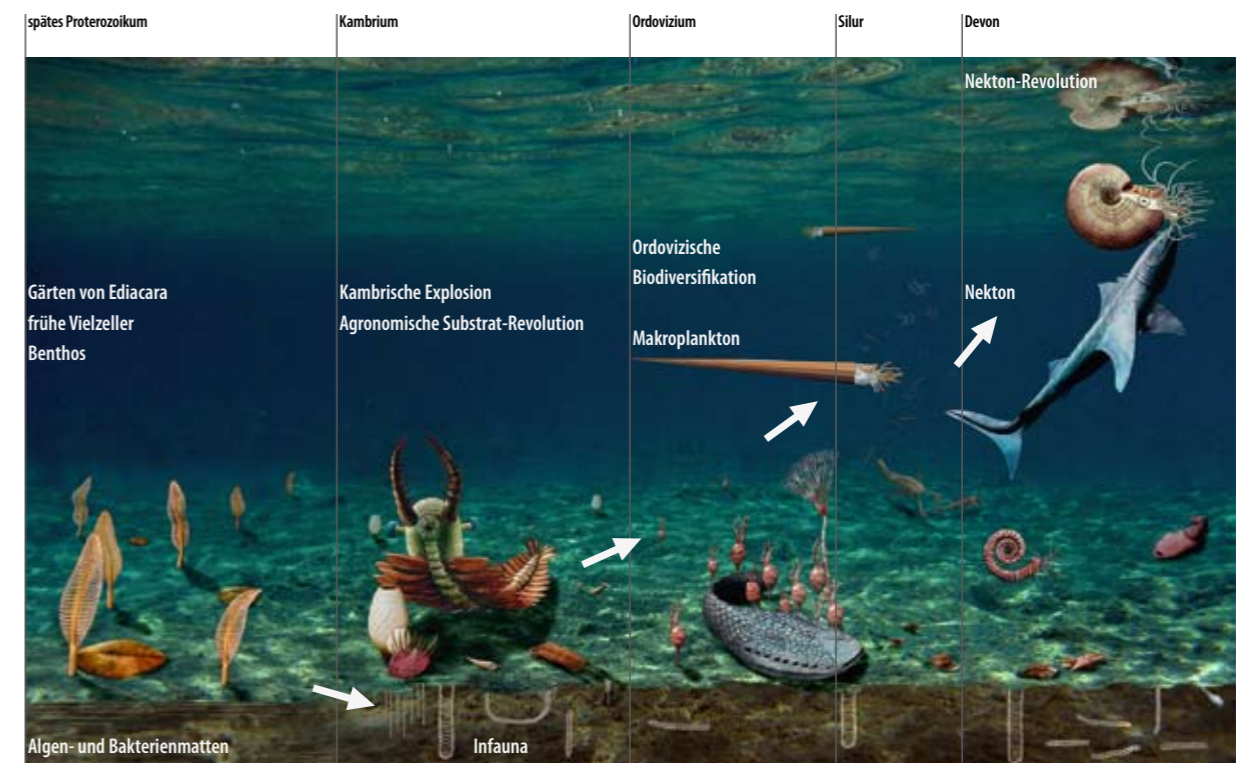
Das pflanzliche Plankton ist durch artenreiche Acritarchen dokumentiert und bot die Nahrungsbasis für das tierische Plankton. Dazu gehörten zu Beginn des Devon die letzten Graptolithen und eine bedeutende Rolle spielten sicher die Dacryoconariden. Sie haben ihren Ursprung im frühesten Devon und starben im späten Devon wieder aus. Im frühen und mittleren Devon finden sich deren winzige, meist weniger als einen Zentimeter lange, spitzkegelförmige Gehäuse geradezu gesteinsbildend. Da sie hohe Evolutionsraten hatten, sind sie teilweise hervorragend für die relative Altersbestimmung geeignet. Ihre Verwandtschaft ist unklar, vermutlich repräsentieren sie jedoch eine frühe Gruppe der Mollusken mit zumindest teilweise planktonischer Lebensweise.

Weitere bedeutende evolutive Ereignisse betrafen die Cephalopoden (Kopffüsser). Im frühen Devon entfalteten sich die Bactriten mit ihren gestreckten oder leicht gekrümmten, spitzkegelförmigen Gehäusen mit bauch-

seitigem Siphon. Sie entwickelten sich aus den Orthoceraten durch Verlagerung des Siphons aus der Gehäusemitte an den Rand und durch eine leichte Asymmetrie der Gehäuseöhre. Aus den Bactriten entstanden bald darauf die Ammonoideen. Im Devon oder Karbon traten ausserdem die Coleoideen auf, also die Tintenfische, zu welchen die Belemniten und die heute weit verbreiteten acht- und zehnarmigen Kopffüsser gehören. Zudem haben wahrscheinlich die Vorfahren des heutigen Perlbootes (*Nautilus*) ihren Ursprung im frühen Devon.

Dieser Trend zur Bildung aufgerollter Gehäuse wird als eine Anpassung an eine schwimmende Lebensweise auf den Schelfen, aber möglicherweise auch im pelagischen Lebensraum gesehen. Dies ist insofern bedeutsam, als dass offenbar mehrere Tiergruppen unabhängig voneinander den pelagischen Lebensraum besetzten, wobei sich deren Schwimmfähigkeit verbesserte und möglicherweise die räuberische Lebensweise effektiver wurde.

Ökologische Veränderungen vom späten Proterozoikum bis ins mittlere Paläozoikum. Im Verlauf der «agronomischen Substrat-Revolution» begannen verschiedene Organismen, tiefere Sedimentschichten als Lebensraum zu erobern. Fast gleichzeitig erschlossen sich andere Tiere neue, immer weiter vom Meeresboden entfernte Lebensräume (Illustration Christian Klug, Universität Zürich).



Wie aus mehreren kleinen Aussterbe-Ereignissen ein Massenaussterben im späten Devon wurde

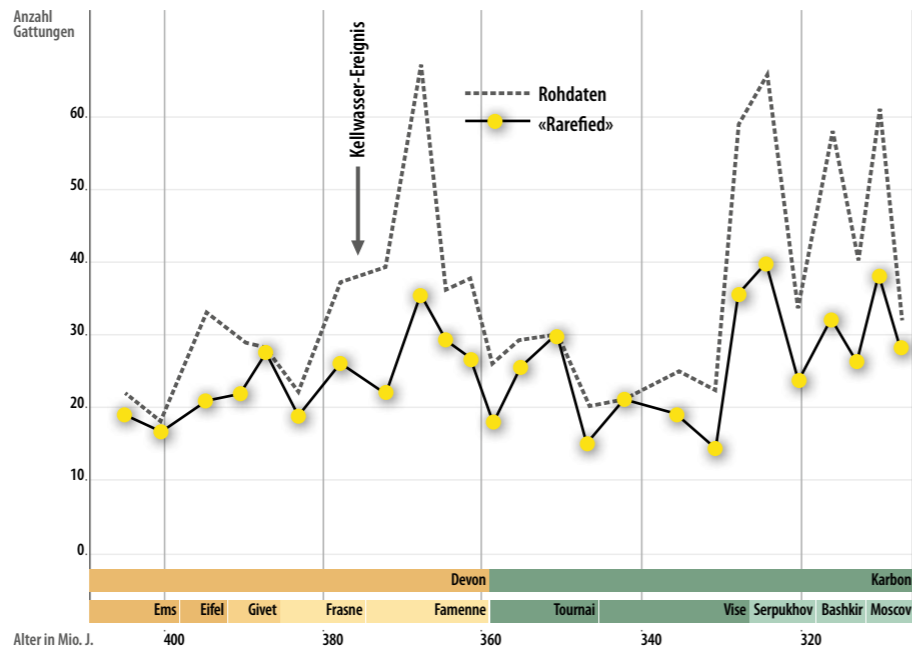
Die Artenvielfalt veränderte sich bei verschiedenen Organismengruppen im Verlaufe des Devon sehr unterschiedlich. Soreagierten Ammonoideen zum Beispiel auf verschiedene Meeresspiegeländerungen mit drastischer Reduktion der Artenzahl. Beim ersten deutlichen Aussterbe-Ereignis am Ende des Mitteldevon verschwand ein Drittel aller Ammonoideen-Gattungen. Gleichzeitig setzte in Nordafrika die Ablagerung dunkler Sedimente ein, die reich an organischer Substanz sind, und in vielen Regionen stoppte das Wachstum von Korallenriffen.

Die nächsten beiden Ereignisse werden meist als das Massenaussterben zusammengefasst, das Kellwasser-Ereignis. Sie hinterliessen annähernd globale Spuren in der Form meist dunkel gefärbter Kalksteine. Zur Zeit der Bildung dieser Ablagerungen starben die Ammonoideen bis auf wenige Gattungen aus, die Dacryoconariden starben ganz aus, nur die nahe verwandten Homocteniden überlebten noch kurz. Bodenbezogen lebende kieferlose und kiefertragende Fische verzeichneten massive Diversitätseinbrüche. Die Korallen verschwanden weitgehend aus den Riffen und wurden teilweise von Stromatoporen ersetzt.

Nach dieser dritten Krise nahm die Artenvielfalt der Ammonoideen, Knochenfische und Knorpelfische (Haie und Verwandte) schnell wieder zu. Erstmals finden sich vermehrt fossile Hölzer (Nord-Gondwana und Euramerika). Im Verlauf des späten Devon ereigneten sich weitere kleinere Aussterbe-Ereignisse, die wohl häufig an Meeresspiegelschwankungen gebunden waren. Am Ende des Devon kam es schliesslich zu einem zweiten, einschneidenden Aussterben, der Hangenberg-Krise. Zu diesem Zeitpunkt verschwanden viele Panzerfische, viele kieferlose Fische und viele Ammonoideen. Drastisch war auch der Einbruch bei den Acritarchen: Die Zahl der Gattungen und Arten nahm um je etwa zwei Drittel ab, was tiefgreifende Veränderungen im Plankton widerspiegelt.

Das gesamte späte Devon litt also unter wiederholten Aussterbe-Ereignissen unterschiedlicher Intensität, die der Lebewelt jeweils wenig Zeit liessen, sich wirklich zu erholen. Je nach Lebensweise der Organismen brachte entweder schon die Kellwasser-Krise oder erst die Hangenberg-Krise das Ende. Deshalb ist es für das Verständnis der ökologischen Entwicklung der Meere im Paläozoikum wichtig, diese Ereignisse im Zusammenhang zu untersuchen. Jedes hatte andere Folgen und in der Gesamtheit waren diese Aussterbe-Ereignisse den grössten Massenaussterben ebenbürtig.

Gattungs-Diversität von Ammonoideen im Devon und Karbon. «Rarefied» bedeutet, dass die Anzahl Gattungen pro stratigraphischer Einheit normiert wurde, basierend auf weltweiten Vorkommen. Damit soll vermieden werden, dass sich Fehler durch unterschiedliche Bearbeitungsstände einschleichen und ein falsches Bild der Diversität vermitteln.



Mögliche Ursachen

Auch beim devonischen Massenaussterben wurde jede denkbare und undenkbare Ursache als Erklärung vorgeschlagen. So durfte der beliebte, weil dramatische, Meteoriteneinschlag nicht fehlen, allerdings glaubt das für das Devon kaum jemand. Am meisten diskutiert werden Prozesse, in denen Abkühlung, Meeresspiegelrückgang und sauerstofffreie Verhältnisse an den Meeresböden angeführt werden. Für alle drei Phänomene gibt es gute Indizien. Aber wie kam es dazu? In jüngerer Zeit wurden Flutbasalte aus Sibirien bekannt, die allerdings etwas älter sind. Sicher spielte die Anordnung der Kontinente und Ozeane eine wichtige Rolle hinsichtlich ökologischer und klimatischer Prozesse. Dazu gehören die Ausbreitung von Wäldern entlang der Küsten Euramerikas und Nord-Gondwanas sowie die Vereisung im Süden Gondwanas.

Öffnung und Schliessung von Ozeanen: Folgen für den Meeresspiegel und das Klima

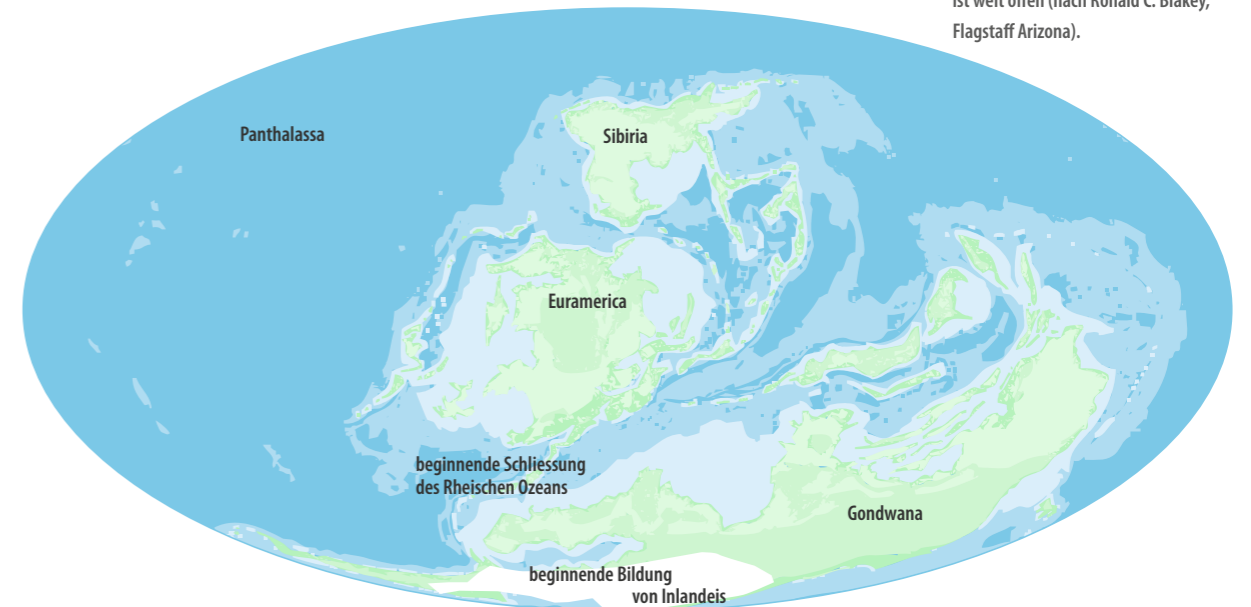
Im frühen Devon befanden sich die heutigen Südkontinente zu dem Superkontinent Gondwana vereint auf der Südhalbkugel. Im Verlauf des Devon erreichten grosse Teile dieser Landmasse den Südpol. Nach Nordwesten trennte der Rheische Ozean Gondwana von



Der Experte für devonische Ammonoideen, Kenneth De Baets, mit einem ausgewachsenen *Manticoceras* aus dem marokkanischen Tafilalt. Manticoceraten waren im späten Devon sehr häufig und weit verbreitet. Sie erreichten Gehäusedurchmesser bis 60 cm (hier 40 cm) (Foto Christian Klug, Universität Zürich).

Euramerika (das heutige Nordamerika mit Teilen des heutigen Europas). Dominiert wurde die Erde jedoch von dem riesigen Ozean Panthalassa. Im Verlaufe des Devons näherte sich Euramerika Gondwana und reduzierte damit die südliche Strömung warmer tropischer Wässer entlang der Westküste Gondwanas. Die gleichzeitige Bewegung Gondwanas Richtung Südpol bewirkte eine beginnende Vereisung der südwestlichsten Teile Gondwanas. Euramerika war an drei Seiten umgeben von Subduktionszonen. Dadurch hob sich entlang dieser Zonen Gebirge, welche das Inland gegen die Feuchtigkeit spendenden Passatwinde abschirmte. Gleichzeitig bildete sich in Küstennähe ein Waldgürtel.

Lage der Kontinente im frühen Devon. Noch liegen die Landmassen nicht auf dem Südpol und der Rheische Ozean ist weit offen (nach Ronald C. Blakey, Flagstaff Arizona).





Lage der Kontinente im frühen Karbon. Gondwana liegt teilweise in südpolaren Gefilden und Eiskappen haben sich gebildet. Der Rheische Ozean ist fast geschlossen und südwestliche Meeresströmungen sind stark reduziert (nach Ronald C. Blakey, Flagstaff Arizona).

Meistens herrschte im Devon ein warmes, ausgeglichenes Klima mit einem schmalen tropischen und einem breiten subtropischen und gemässigten Gürtel. Eine boreale Zone entwickelte sich erst mit der Abkühlung gegen Ende des Devon im Bereich des Südpols. Im frühen und mittleren Devon stieg der Meeresspiegel kontinuierlich an, während im späten Devon die Abkühlung zu einer deutlichen Meeresspiegelsenkung führte.

Können Bäume töten?

Die Eroberung des Landes durch verschiedene Organismen stellt eines der bedeutendsten ökologischen Ereignisse des Devon dar. Vor allem hinsichtlich der landlebenden Pflanzen könnten die Veränderungen dramatischer kaum sein. Zu Beginn des Devon vor etwa 416 Millionen Jahren gab es nur bis 2 cm grosse Landpflanzen, die wohl in feuchten Niederungen lebten. Bereits im späten Devon, also 40 Millionen Jahre später, waren einige Regionen mit Wäldern bedeckt. Viele dieser Bäume werden der Gattung *Archaeopteris* zugeordnet, deren Stämme wohl Längen bis über 30 Meter erreichten.

Mit der zunehmenden Vegetation stieg natürlich auch das Nahrungsangebot an Land für verschiedene Tiergruppen an. So sind aus dem schottischen Rhynie Chert, einer der berühmtesten Lagerstätten für verkieselte Landpflanzen des frühen Devon, bereits eine ganze Reihe früher landbewohnender Gliedertiere bekannt. Zu nennen wären hier die ältesten Insekten, Weberknechte, Milben sowie andere Spinnenartige. Die ältesten Kriechspuren von Tetrapoden stammen aus Flachwasser-Ablagerungen Schottlands und Australiens. Gut erhaltene Skelettreste früher Tetrapoden stellen die berühmten Gattungen *Acanthostega* und *Ichthyostega* dar. Beide stammen aus dem späten Devon Grönlands und wurden um 1930 von den Schweden Gunnar Säve-Söderbergh und Erik Jarvik entdeckt. Nach neueren Untersuchungen sprechen einige Merkmale des Skelettes wie z. B. die Anatomie der Fussgelenke, der Kiemenstützen sowie des Gehörs dieser Amphibien dafür, dass deren Lebensweise noch voll aquatisch war. Die eigentliche Eroberung des Landes durch Wirbeltiere erfolgte erst im Karbon.



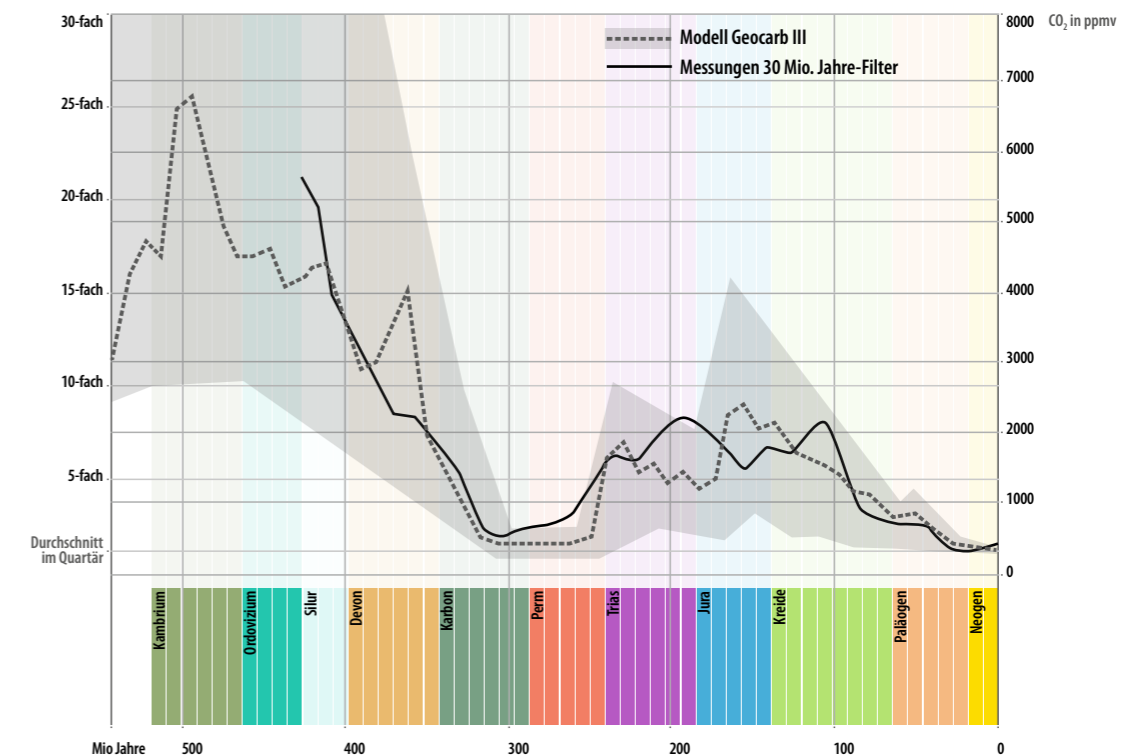
Die ersten Tetrapoden waren Amphibien, wie z. B. die 70 cm lange *Acanthostega gunnari* aus dem späten Devon von Grönland, und lebten vermutlich noch ganz im Wasser (Lebensmodell Richard Hammond, Harpur Hill).

Im Laufe des Devon breiteten sich die Landpflanzen immer mehr aus und wurden immer grösser. Mit dem Wissen, dass ein grosser Baum mehrere Tonnen wiegt (heute mit bis zu 1000 t die schwersten Lebewesen) und viel Kohlenstoff enthält, ist es leicht vorstellbar, welchen Einfluss die rapide Ausbreitung von Wäldern auf den CO₂-Gehalt der Atmosphäre hatte. Zusätzlich wurde Kohlendioxid der Atmosphäre entzogen durch die erhöhten Erosionsraten, bei denen die immer tiefer wurzelnden Pflanzen eine zentrale Rolle spielten.

Die Bestimmung des CO₂-Gehalts der Atmosphäre vor 300 bis 400 Millionen Jahren ist je-

doch schwierig und die existierenden Modelle weichen stark voneinander ab. Die meisten Modelle haben jedoch eines gemeinsam: Im Verlauf des Devon hat der CO₂-Gehalt besonders drastisch abgenommen vom fast 20-fachen des heutigen Werts auf etwa das 5-fache. Diese atmosphärische Veränderung hat höchstwahrscheinlich zur Abkühlung beigetragen. Gemeinsam mit den plattentektonischen Prozessen ist es also durchaus vorstellbar, dass die globale Abkühlung, die im späten Devon begann und sich im Karbon weiter fortsetzte, auch massgeblich von der wachsenden Landvegetation mit verursacht wurde.

CO₂-Gehalt im Phanerozoikum. Die schwarze Kurve wurde nach Behandlung der stark divergierenden Messresultate mit einem 30 Millionen-Jahre-Filter erstellt. Die gestrichelte Kurve zeigt das Resultat einer Modellrechnung (Geocarb III) (nach Berner & Kothavala 2001).

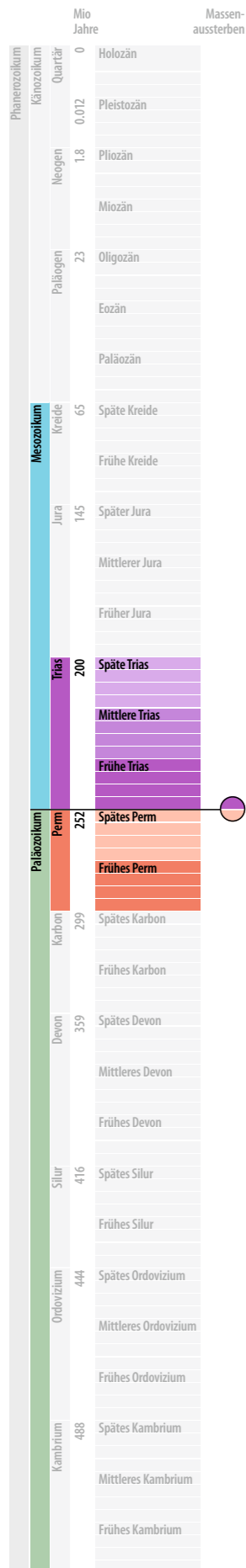


Was bedeutete dies jedoch für die Lebewelt? Organismen, die Temperaturänderungen gegenüber weniger tolerant waren, könnten allein dadurch schon in Mitleidenschaft gezogen worden sein. Ein wichtiger Effekt für die marinen Lebewesen war jedoch die Bindung von Wasser im Inlandeis, was eine Absenkung des Meeresspiegels zur Folge hatte. Flache Meeresbereiche fielen trocken, was verheerende Auswirkungen auf die Vielfalt der dortigen Lebewesen hatte.

Ein weiterer Mechanismus war die Eutrophierung der Meere durch die stetig zunehmende Menge organischer Substanz, die von der sich ausbreitenden Vegetation in die Meere geliefert wurde. Dies bewirkte verstärktes Pflanzenwachstum (Algen, Phytoplankton). Weiter sammelte sich die organische Substanz auf den Meeresböden an. Bakterien bauten diese Substanz unter Verbrauch von Sauerstoff ab, bis kaum mehr Sauerstoff am Meeresboden vorhanden war. Dies brachte den Tod jenen Lebewesen, die im, auf oder knapp über dem Meeresboden lebten und auf Sauerstoff angewiesen waren (viele kieferlose Fische, Panzerfische, Korallen und Trilobiten).

Blüte des Nektons

Dem Nekton bescherte das Devon seine erste Blüte, aber auch seine ersten Aussterbe-Ereignisse. Im Gegensatz zu vielen benthonischen Organismen machten viele schwimmende Organismengruppen im Karbon eine rapide Radiation durch. So erreichten sowohl Ammonoiten als auch manche Knorpelfische eine vorher unerreichte Diversität. Das Karbon ist berühmt als die Zeit der Kohle, worin sich das üppige Gedeihen pflanzlichen Lebens an Land widerspiegelt. Ausgedehnte und artenreiche Wälder besiedelten vor allem tiefer gelegene Landbereiche und boten die Nahrungsgrundlage für riesenwüchsige, bis 40 cm lange Schaben, Libellen mit bis 80 cm Flügelspannweite, hundertfüßerartige, bis zwei Meter lange Gliedertiere, sowie verschiedene frühe Amphibien und Reptilien. So hatten vor allem die bodenlebenden Meerestiere unter den Aussterbe-Ereignissen gelitten, während die schwimmenden Organismen und Landbewohner langfristig von den spätdevonischen Krisen profitierten.



4 Das grösste Massenaussterben der Erdgeschichte

Michael Hautmann

Das mit Abstand gravierendste Massenaussterben der Erdgeschichte fand an der Perm/Trias-Grenze statt, die gleichzeitig die Grenze Paläozoikum/Mesozoikum markiert. Es wird geschätzt, dass 95% aller Arten in den Weltmeeren dieses Ereignis nicht überlebten. Die Auswirkungen für Landlebewesen sind schwerer abzuschätzen, scheinen aber ebenfalls dramatisch gewesen zu sein. Über den reinen Verlust an Artenvielfalt (Biodiversität) hinaus bewirkte das endpermische Massenaussterben auch einen fundamentalen Wechsel in der Struktur der Biosphäre. Die Beschaffenheit unserer heutigen Lebewelt ist zu einem grossen Teil das Resultat der Ereignisse vor rund 250 Millionen Jahren.

Nicht alle Tiergruppen waren gleich stark betroffen

Wie andere Aussterbe-Ereignisse betraf auch das endpermische Massenaussterben verschiedene Gruppen unterschiedlich stark. So wurden mehrere altertümliche Gruppen eliminiert, deren Diversität bereits seit längerem im Rückgang begriffen war. Ausserdem fand das Aussterben in mehreren Phasen statt, wobei insbesondere ein Ereignis ca. neun Millionen Jahre vor der Perm/Trias-Grenze globale Bedeutung hatte.

Marine Einzeller erlitten starke Verluste

Erhaltungsfähige Mikrofossilien, die dem Phytoplankton zugeordnet werden, sind bereits lange vor dem Ende des Perm so selten geworden, dass man von einem spätpaläozoischen «Phytoplankton-Blackout» spricht. Die Radiolarien, heterotrophe Einzeller mit kieseligem Skelett, waren zwar im späten Perm noch häufig, erlitten dann aber die grösste Krise ihrer Stammesgeschichte. Bezeichnenderweise fehlen Radiolarite (Gesteine, die grösstenteils aus Radiolarien bestehen) noch mehr als sieben Millionen Jahre nach der Krise.

Auch die zweite bedeutende Gruppe mariner Einzeller, die Foraminiferen, erlitten grosse Verluste. Bei ihnen ist ausserdem ein selektives Muster im Aussterben zu beobachten, das vom Lebensraum und der Beschaffenheit des Gehäusematerials abhing. So waren Gruppen, die ihr Gehäuse durch die Verkittung von Sandkörnern bildeten, nur relativ gering betroffen, während solche mit kalkigen Gehäusen deutlich höhere Verluste erlitten.

Am stärksten traf das Aussterben die Fusulinen, extrem grosswüchsige Foraminiferen mit einem kalzitischen Gehäuse, die in Warmwasserregionen des ausgehenden Paläozoikum eine grosse Vielfalt erreicht hatten. Die vorhandenen Daten deuten auf ein zweiphasiges Aussterben hin, mit einer ersten Krise im späten Perm und dem endgültigen Verschwinden der Fusulinen an der Perm/Trias-Grenze.

Ganze Gruppen wirbelloser Tiere verschwanden für immer

Die Häufigkeit und Artenvielfalt der wichtigsten paläozoischen Korallen (Rugosa und Tabulata) ging bereits vor der Perm/Trias-Grenze deutlich zurück. Lokal konnten rugose Korallen allerdings bis ins späteste Perm hinein noch wichtige Faunenbestandteile bilden, bevor sie, wie auch die Tabulata, vollständig ausgelöscht wurden.

Extreme Verluste erlitten auch die Brachiopoden, zweiklappige, muschelähnliche Tiere, die in der Regel mit einem Stiel am Untergrund befestigt sind und sich durch das Herbeistrudeln von Plankton ernähren. Brachiopoden dominierten im Paläozoikum in Lebensräumen, die heute von bestimmten Muscheln eingenommen werden. Das endpermische Massenaussterben führte zwar nicht zum vollständigen Erlöschen dieses Tierstammes, aber der Verlust von ca. 90% der Gattungen bewirkte die Verdrängung der Brachiopoden aus zahlreichen Biotopen. Auch die mit den Brachiopoden verwandten Moostierchen (Bryozoa) erlitten während des Übergangs vom Perm zur Trias die grösste Krise ihrer Geschichte.

Bei den Stachelhäutern (Echinodermata) starb die einstmalige bedeutende Gruppe der Knospenstrahler (Blastoidea) vermutlich bereits im späten Perm aus. Die Seelilien (Crinoidea), die im Jungpaläozoikum eine Blütezeit erlebten, verloren an der Perm/Trias-Grenze besonders abrupt an Diversität. Bei den Seeigeln (Echinoidea) überlebte nur eine einzige Gattung (*Miocidaris*), sowie eventuell eine verwandte Linie, die aber fossil nicht direkt belegt ist.

Als weiteres Opfer des endpermischen Massenaussterbens sind die Trilobiten zu nennen. Trilobiten, die wie die Krebse und Insekten zu den Gliedertieren (Arthropoda) zählen, herrschten im frühen Paläozoikum in zahlreichen Biotopen vor, verloren dann aber zunehmend an Artenvielfalt. Im späten Perm lebten nur noch vier Gattungen dieser einst so reichen Tierklasse. Zu Beginn der Trias waren die Trilobiten dann endgültig aus den Meeren verschwunden.



pen vor, verloren dann aber zunehmend an Artenvielfalt. Im späten Perm lebten nur noch vier Gattungen dieser einst so reichen Tierklasse. Zu Beginn der Trias waren die Trilobiten dann endgültig aus den Meeren verschwunden.

Weichtiere, Fische und Conodonten waren weniger betroffen

Zu den relativ gering betroffenen Gruppen gehörten die Weichtiere (Mollusca). Muscheln und Schnecken erlitten zwar auch spürbare Verluste, aber fast alle Grossgruppen innerhalb dieser beiden Klassen überlebten die Krise und konnten sich in der Trias wieder entfalten. Die Ammonoiten waren zwar relativ stark betroffen, erholten sich in der frühen Trias aber schneller als die meisten anderen Tiergruppen. Auch die Fische waren vom endpermischen Ereignis nur gering betroffen. Dies gilt ebenfalls für die Conodonten. Diese rätselhaften Tiere sind nur durch kleine, zahnartige Gebilde aus Kalzium-

phosphat überliefert, die heute meist als Überreste eines Reusenapparates primitiver Fische gedeutet werden.

Verarmung von Fauna und Flora an Land

Das Aussterben von Landwirbeltieren lässt sich wegen eines viel lückenhafteren Fossilberichtes nur schwer quantifizieren. Es wurde geschätzt, dass ¾ aller Familien von Landwirbeltieren ausstarben, was dem Aussterben in den Meeren in etwa entspricht. Daten aus Russland belegen, dass die resultierende ökologische Verarmung auch 15 Millionen Jahre später noch nicht überwunden war.

Die Bedeutung des endpermischen Ereignisses für die Pflanzen ist erst vor relativ kurzer Zeit deutlich geworden, aber noch nicht in globalem Massstab quantifiziert. Die beste Evidenz kommt aus der Untersuchung von fossilen Sporen und Pollen. Hier zeigen sich ein rapider Rückgang von Koniferenpollen und das massenhafte Auf-

Die Perm/Trias-Grenze von Qubu, Südtibet (Mount Everest Region). Der Aussterbe-Horizont liegt an der Basis der Gesteinsschichten im Vordergrund. In den Schichten darüber findet sich eine verarmte Fauna, die von Ammonoiten und Muscheln dominiert wird (Foto Michael Hautmann, Universität Zürich).

treten von Pilzsporen in Perm/Trias-Grenzschichten. Das Massenvorkommen von Pilzen ist als Hinweis auf ein katastrophales Ereignis gewertet worden, durch das in kurzer Zeit eine grosse Masse an totem organischem Material verfügbar wurde, welches den Nährboden für die Pilze lieferte.

Lebensraumverlust, Temperaturanstieg und Vulkanismus

Eine Erklärung für das endpermische Massenaussterben muss zwei Bedingungen erfüllen: Sie muss aufzeigen, weshalb dieses Ereignis wesentlich schwerwiegender war als die anderen, und sie muss ein Szenario liefern, das mit der beobachteten Selektivität des Aussterbens in Einklang steht. Auch wenn die existierenden Modelle diese beiden Krite-

rien nicht vollständig erfüllen, wurden in den letzten Jahren doch grosse Fortschritte in Teilaspekten erzielt. So kennt man heute zumindest einige der Faktoren, die beim Aussterben eine Rolle gespielt haben.

Massiver Lebensraumverlust im Meer

Das ausgehende Erdaltertum war eine Zeit wichtiger plattentektonischer Veränderungen. Durch das Zusammenstossen der Kontinentalplatten hatte sich ein einziger Grosskontinent gebildet, der in der Fachsprache Pangäa genannt wird. Dabei wurde die Trennung zwischen biogeographischen Provinzen aufgehoben und die Lebewelt entsprechend einheitlicher und somit artenärmer. Im marinen Bereich hatte die Verkürzung der Küstenlinie das Verschwinden vieler Schelf-

meere zur Folge. Die erlahmende plattentektonische Aktivität Ende Perm führte zur Absenkung der Ozeanböden und damit zu einem Abfall des Meeresspiegels bis unterhalb der Schelfkante. Da der daran anschliessende Schelfabhang wesentlich steiler abfällt, kam es zu einer zusätzlichen Verringerung der Fläche der Schelfmeere. Somit wurde der Lebensraum der meisten Meerestiere stark verringert.

Temperaturanstieg und Zunahme von Kohlendioxid in der Atmosphäre

Fossile Gletscherablagerungen im Bereich des ehemaligen Südpols belegen für das frühe Perm noch ein kaltes Klima. Für das spätere Perm zeigen fossile Klimazeugen jedoch eine stetige Zunahme der Temperatur an. Im Inneren von Pangäa kam es zur Bildung ausgedehnter Wüsten, und in eindampfenden Meeresbecken entstanden riesige Salzlager. In hohen nördlichen und südlichen Breiten bildete sich Kohle, was auf reiche Vegetation und entsprechend gemässigte Temperaturen in den Polbereichen hinweist. Verbreitet finden sich auch bestimmte Böden, die nur bei heissem Klima entstehen können. Der Temperaturanstieg im Laufe des Perm ist möglicherweise eine Folge ansteigender CO₂-Konzentrationen in der

Atmosphäre. Eine Theorie geht davon aus, dass durch die zurückgegangene plattentektonische Aktivität keine frischen Silikatgesteine gebildet wurden, deren Verwitterung der Atmosphäre üblicherweise Kohlendioxid entzieht.

Führte Vulkanismus zur Katastrophe?

Es herrschten somit gegen Ende des Perm bereits ungünstige Lebensbedingungen, als das möglicherweise entscheidende Ereignis stattfand: eine grossflächige vulkanische Aktivität im Bereich des heutigen Sibiriens. Die gefördert Laven bedeckten eine Fläche von ungefähr 1,5 Millionen Quadratkilometern bis zu einer Höhe von 3 km. Altersdatierungen, die auf dem Zerfall radioaktiver Elemente beruhen, belegen eine gute zeitliche Übereinstimmung von Vulkanismus und dem Perm/Trias-Übergangsbereich. Negative Auswirkungen des Vulkanismus ergaben sich vor allem aus der Freisetzung des im Magma gelösten Kohlendioxids, das über den Treibhauseffekt das Klima weiter aufheizte. Möglicherweise wurden durch die rasant ansteigenden Temperaturen auch die in den Meeren lagernden Methanhydrate instabil und entliessen noch zusätzliches Kohlendioxid. Das Klima zu Beginn der Trias könnte das heisseste im gesamten Phanerozoikum ge-

Opfer des Massenaussterbens:

links oben – Fusulinen (hier *Triticites*) kamen im späten Paläozoikum oft in gesteinsbildender Häufigkeit vor, bevor sie am Ende des Perm ausstarben (der Durchmesser der einzelnen Gehäusequerschnitte beträgt ca. 0,5 cm).

rechts oben – Kelch einer rugosen Koralle (*Lophophyllidium*) des späten Paläozoikum. Im Mesozoikum treten die modernen Korallen (*Scleractinia*) an die Stelle dieser ausgestorbenen Ordnung (Höhe 3 cm).

links unten – Der Tierstamm der Brachiopoden (abgebildet *Streptorhynchus*, Breite 4 cm) starb zwar nicht vollständig aus, erlitt aber enorme Verluste.

rechts unten – Ein permischer Ammonoid (*Uraloceras*, Durchmesser 3 cm). Die Ammonoiten erlitten sehr starke Verluste, konnten sich aber zu Beginn der Trias erstaunlich schnell wieder erholen. (Fotos Paläontologisches Institut und Museum, Universität Zürich)



Opfer des Massenaussterbens: Die letzten Trilobiten (abgebildet: links – *Neoproetus* und rechts – *Ditomopyge*) starben am Ende des Perm aus (Bildhöhe entspricht 4 cm bzw. 3 cm) (Fotos Robert M. Owens, Cardiff).

wesen sein. In den Meeren bewirkten die gleichmässig hohen Temperaturen eine Reduktion der Ozeanzirkulation und der Sauerstofflöslichkeit im Wasser, während an Land die Wüstenbildung fortschritt. Die Lösung von Kohlendioxid im Meerwasser bewirkte ausserdem eine Versauerung der Ozeane und damit eine stark reduzierte Kalksättigung, welche die hohen Verluste bei Tieren mit kalkigen Skeletten zumindest teilweise erklären könnte.

490 Millionen Jahren. Geochemische Analysen weisen darauf hin, dass auch in der frühen Trias noch ungünstige Lebensbedingungen herrschten. Insbesondere gibt es Anzeichen dafür, dass der globale Kohlenstoffkreislauf gestört war, was auf Unregelmässigkeiten in der Bioproduktion schliessen lässt. Typisch für die Lebewelt nach dem Massenaussterben ist die Dominanz weniger Arten wie der Muschel *Claraia* in den Meeren und des Reptils *Lystrosaurus* an Land.

Der Tiefpunkt der Artenzahl ist erreicht

In der frühen Trias, also im Zeitabschnitt unmittelbar nach dem Massenaussterben, war die Artenzahl so niedrig wie zuletzt kurz nach dem ersten Auftreten von Organismen mit erhaltungsfähigen Hartteilen im Kambrium, vor 540-

Massenaussterben als Chance für Überlebende

Auch wenn es bereits im Verlauf der frühen Trias zu einer gewissen Erholung der Lebewelt kam, dauerte es noch mehr als 100 Millionen Jahre, bis die Erde wieder von einer ähnlichen Artenvielfalt besiedelt wurde wie vor der Ka-

Mächtige vulkanische Ablagerungen in Sibirien belegen einen intensiven Vulkanismus am Ende des Perm und zu Beginn der Trias, der möglicherweise das Massenaussterben ausgelöst hatte (Foto Henrik Svenson, Oslo).



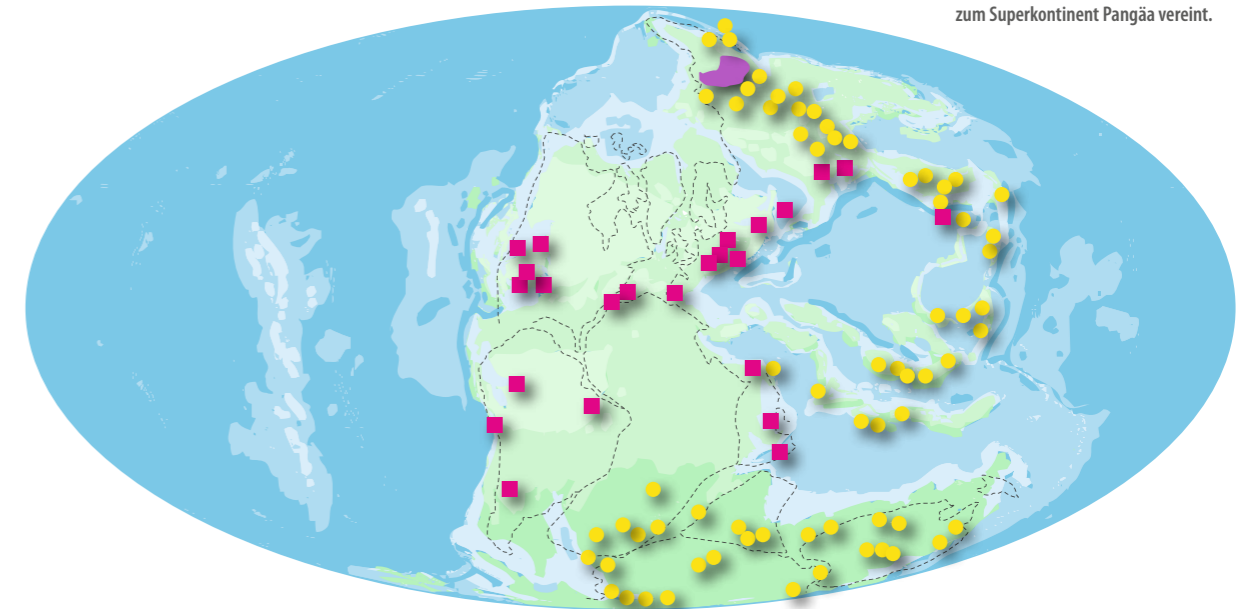
tastrophe. Dennoch war die Welt auch nach dieser Zeit nicht mehr dieselbe. Bedeutende Gruppen des Paläozoikum waren entweder verschwunden oder bis zur Bedeutungslosigkeit reduziert. Die heute in den Weltmeeren vorherrschenden Tiere wie Muscheln, Schnecken, Krebstiere und die modernen Korallen hatten die Plätze der Opfer eingenommen. An Land entwickelten sich ab der späten Trias die Dinosaurier und wenig später auch die Säugetiere. Die Frage, ob das endpermische Massenaussterben diese Wechsel verursacht oder aber vorhandene Tendenzen nur beschleunigt hat, gehört zu den grössten Kontroversen der modernen Evolutionsforschung. Unabhängig von der Antwort auf diese umstrittene Frage können Einzelbeispiele Hinweise auf die verschie-

denen evolutiven Möglichkeiten und Zwänge geben, die sich als Folge von Massenaussterben für die Lebewelt ergaben. Vier solcher Beispiele sind im Folgenden herausgegriffen.

a) Schnelle Evolution als Erfolgsrezept

Tiergruppen mit hohen Evolutionsraten besitzen einen Vorteil bei der Neubesetzung von ökologischen Nischen, die bei Massenaussterben frei geworden sind. Das klassische Beispiel für eine solche Tiergruppe sind die Ammonoiten. Trotz hoher Verluste gehörten sie auf Grund ihrer schnellen Evolution bereits zu Beginn der frühen Trias wieder zu den artenreichsten Tiergruppen. Ebenso konnte ein weiteres Aussterbe-Ereignis ca. zwei Millionen Jahre nach der Perm/Trias-Grenze rasch

Die Welt zur Zeit der Perm/Trias-Grenze vor ca. 250 Millionen Jahren. Die Landmassen waren grösstenteils zum Superkontinent Pangäa vereint.



- Salzlagerstätte
- Kohle
- Vulkanite

Salzlagerstätten in niedrigen Breiten und Kohlebildungen bis in polare Gebiete hinein belegen ein heisses Klima am Ende des Perm. In dieser Zeit beginnen in Sibirien vulkanische Eruptionen riesigen Ausmasses, die zurzeit als wichtigste Auslöser des endpermischen Massenaussterbens gelten (nach Ronald C. Blakey, Flagstaff Arizona).

Die Muschel *Claraia* überlebte das endpermische Massenaussterben und konnte sich in der frühesten Trias rasant ausbreiten (Bildausschnitt 15x20 cm; Foto Paläontologisches Institut und Museum, Universität Zürich).



Eine ähnliche Dominanz wie *Claraia* im Meer wies in der frühen Trias das Reptil *Lystrosaurus* auf dem Festland auf.

oben – Skelettfragment aus Südafrika (Länge ca. 60 cm, Foto Jennifer Botha-Brink, Bloemfontein).

unten – Rekonstruktion (Illustration John Sibbick, Bath).



Miocidaris aus dem späten Perm Deutschlands. Diese Gattung überlebte als einziger Vertreter der Seeigel das endpermische Massenaussterben.

Den Gehäuseaufbau aus zehn Doppelreihen Kalkplatten haben die heutigen Seeigel von dieser Gattung ererbt (Grösse ca 0,5 cm; Foto Silvio Brandt, Halle).



überwunden werden. In beiden Fällen kam es zunächst zu einer Vereinfachung der Gehäuseform, bevor wieder komplexere Muster entwickelt wurden.

b) Durch «Neuerfindung» altbewährter Baupläne zur Artenvielfalt

Zu den an der Perm/Trias-Grenze vollständig ausgestorbenen Organismengruppen gehören die paläozoischen Korallen. Etwa fünf Millionen Jahre nach dem Massenaussterben erscheinen Korallen erneut in der fossilen Überlieferung. Auf den ersten Blick sehen diese neuen Korallen, die als Scleractinia bezeichnet werden, der ausgestorbenen Gruppe der Rugosa sehr ähnlich. Detaillierte Untersuchungen zeigen jedoch, dass der Einbau der Septen (Scheidewände) bei den Scleractinia anderen Gesetzmässigkeiten folgt, was eine direkte Abstammung von den Rugosa ausschliesst. Der erfolgreiche Bauplan der Rugosa wurde also nach dem endpermischen Massenaussterben gewissermassen neu erfunden. Unsere heutigen Korallenriffe sind das Ergebnis dieses zufällig geglückten Neuanfangs.

c) Neuer Artenreichtum, aber Verlust an morphologischer Vielfalt

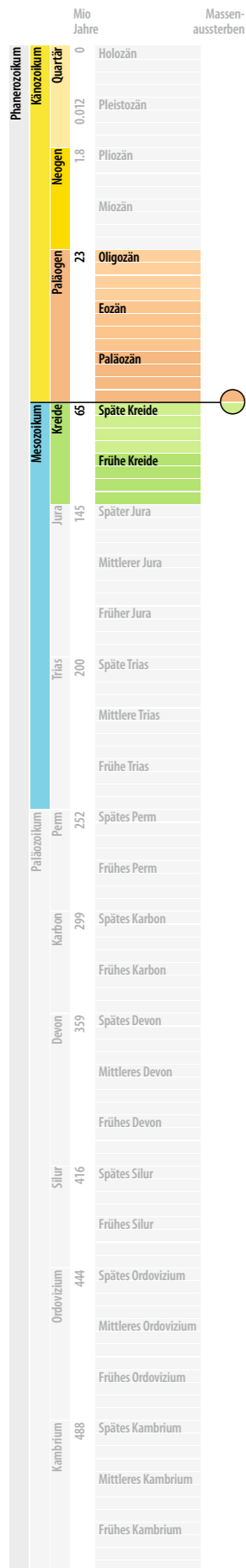
Das Aussterben bei den Seeigeln (Echinoidea) ist ein eindrucksvolles Beispiel für den Einfluss von Massenaussterben auf die nachfolgende Evolution. Im Paläozoikum waren die Seeigel recht verschiedengestaltig, wobei insbesondere die Anzahl der Kalkplatten, welche das Gehäuse aufbauten, stark verschieden sein konnte. Das endpermische Ereignis überlebte nur die Gattung *Miocidaris*, die ein streng gesetzmässig aufgebautes Gehäuse aus zehn Doppelreihen von Kalkplättchen besass. Da sich alle nachfolgenden Seeigel von dieser Gattung (sowie möglicherweise einer weiteren Gattung mit dem gleichen Gehäuse-

bau) ableiten, blieb der Bauplan aller späteren Seeigel auf dieses Muster beschränkt. Obwohl Seeigel heute wesentlich artenreicher sind als im Paläozoikum, weisen sie deshalb in Bezug auf den Gehäusebau eine geringere morphologische Variabilität als ihre Vorfahren auf.

d) Übernahme freigewordener Lebensräume

Entgegen einer Klischeevorstellung über Evolution scheint das kontinuierliche Zurückdrängen einer Organismengruppe durch überlegene Konkurrenten nur selten vorzukommen. Die Ursache dafür liegt vermutlich in einem gewissen Bonus, den etablierte Gruppen aufgrund ihrer bestehenden ökologischen Einnischung besitzen. Massenaussterben mit ihren unvorhersagbaren Umweltveränderungen können diesen Bonus aufheben oder sogar umkehren. Ein schönes Beispiel für diesen Effekt liefern die Muscheln und Brachiopoden. Beide Gruppen überschneiden sich in ihren ökologischen Ansprüchen, aber in den besonders wichtigen flachmarinen Lebensräumen herrschten im Paläozoikum die Brachiopoden vor. Muscheln gewannen zwar stetig an Artenvielfalt, doch dieser Zuwachs fand hauptsächlich in küstenferneren Bereichen mit weichem Meeresboden statt, wo Brachiopoden keine nennenswerte Rolle spielten. Das endpermische Massenaussterben traf nun Brachiopoden aus noch unbekanntem Gründen wesentlich härter als Muscheln, die seit der Trias die dominierende Rolle übernahmen. Es bleibt zwar unklar, ob die Muscheln nach dem Rückgang der Brachiopoden eine bestehende Überlegenheit besser ausnutzen konnten oder aber der blosse Vorteil einer höheren Artenvielfalt ihren Erfolg ermöglichte. Unabhängig davon zeigt dieses Beispiel aber, dass Erfolg und Misserfolg in der Geschichte des Lebens nicht vorgezeichnet waren.

Das endpermische Massenaussterben verhalf vielen der heute vorherrschenden Tiergruppen zu ihrem Erfolg, vernichtete aber gleichzeitig alternative Möglichkeiten, die sonst zur Entfaltung gekommen wären. Diese ambivalente Rolle ist vielleicht der faszinierendste Aspekt der grössten Katastrophe, die sich in der Geschichte des Lebens ereignet hat.

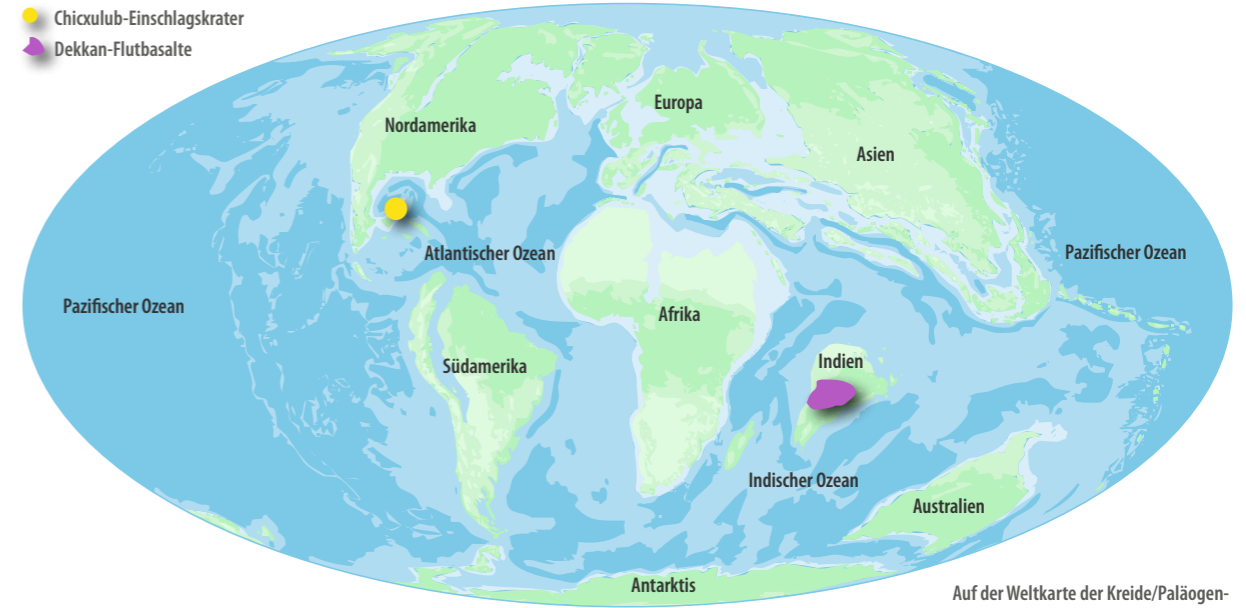
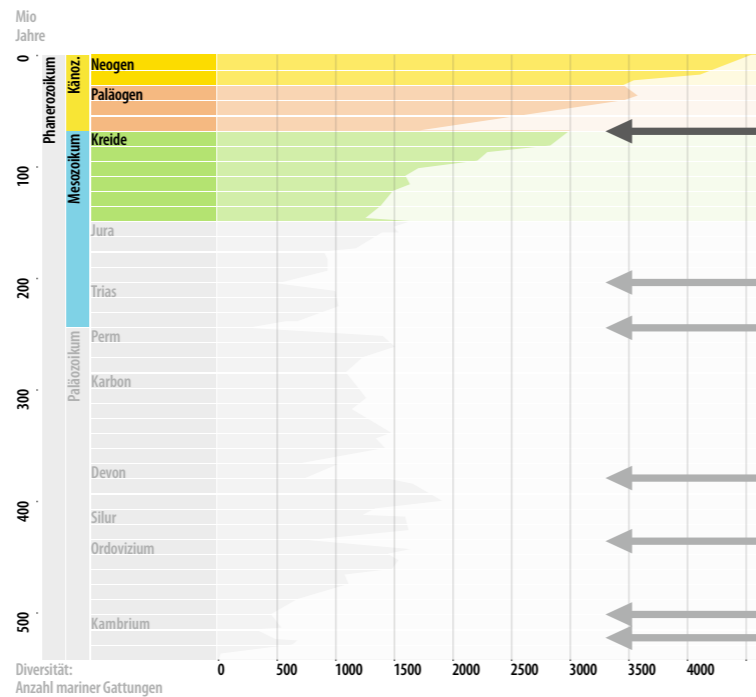


5 Das Aussterben der Dinosaurier

Heinz Furrer

Das wohl am meisten beachtete Massenaussterben der Erdgeschichte ist das Aussterben vieler Tiergruppen an der Kreide/Paläogen-Grenze vor 65 Millionen Jahren. 47% aller im Meer lebenden wirbellosen Tiere starben aus, darunter die wohl bekanntesten Fossilien, die Ammoniten. Aber auch marine Reptilien wie die Fisch- und Mosasaurier verschwanden vollständig. Doch insbesondere das Aussterben der Dinosaurier faszinierte das breite Publikum wie auch die Fachleute seit langem. Zu den Ursa-

chen wurden in den vergangenen 150 Jahren verschiedenste Theorien aufgestellt. Zurzeit glaubt man in wissenschaftlichen Kreisen, dass grosse Umweltveränderungen durch intensiven Vulkanismus bereits in der spätesten Kreide viele Tiergruppen dezimiert hatten, bevor dann der dramatische Einschlag eines grossen Asteroiden, eines extraterrestrischen Körpers, im Flachmeer bei Mexiko viele der bereits angeschlagenen Gattungen im Meer und an Land auslöschte.



Auf der Weltkarte der Kreide/Paläogen-Grenze sind die heutigen Kontinente schon gut erkennbar. Die katastrophalen Vulkanergüsse in Indien und der Asteroiden-Einschlag bei Mexiko werden heute als Hauptursachen für das Massenaussterben angesehen (nach Ronald C. Blakey, Flagstaff Arizona).

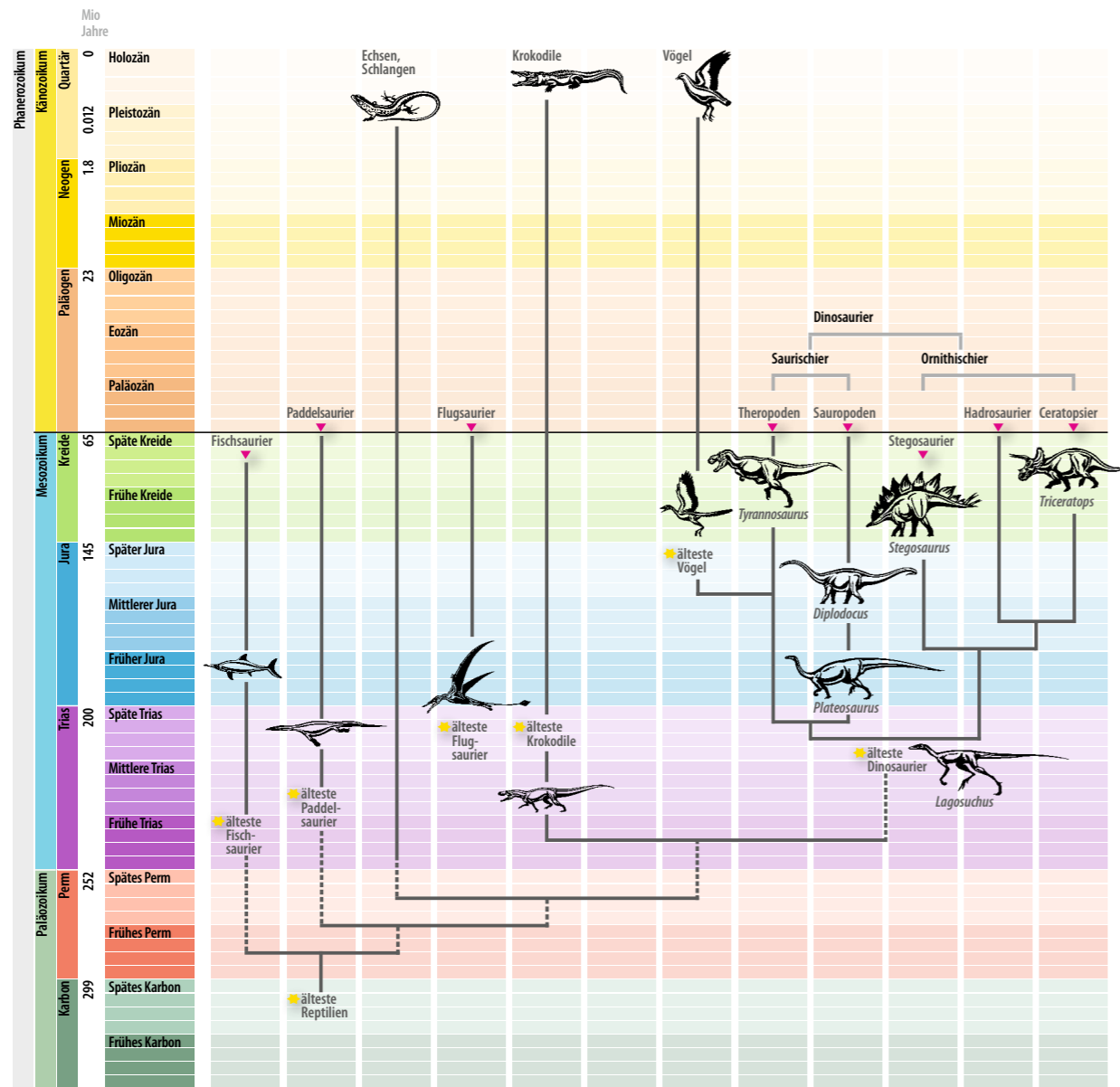
Das Ende der grossen Echsen

In der Kreide zerbrach der Superkontinent Pangäa in viele einzelne Blöcke. Der Atlantik hatte sich bereits weit geöffnet und der indische Subkontinent driftete, schon weit entfernt von Afrika, im Pazifik gegen Nordosten. Das Klima war überdurchschnittlich warm und es herrschte ein Treibhausklima. Die Eiskappen an den Polen waren geschmolzen und der Meeresspiegel lag bis zu 300 m höher als heute. Die wenigen verbleibenden Landflächen waren von grossen flachen Schelfmeeren umgeben. Die in den Kreidesedimenten häufigen Erdöl-Muttergesteine deuten auf eine hohe Produktion organischen Materials hin, das nur unvollständig abgebaut werden konnte. Ein hoher CO₂-Gehalt in der Atmosphäre und das tropisch-feuchte Klima ermöglichten starkes Pflanzenwachstum auf dem Land und führten zu einem massiven Eintrag von Nährstoffen in die Ozeane.

Die Reptilien hatten im Jura und in der Kreide eine enorme Artenvielfalt erreicht. In den Meeren lebten die Fische, Plesiosaurier und Mosasaurier und in der Luft dominierten die Flugsaurier, die mit dem *Quetzalcoatlus* bis 12 m Flügelspannweite erreichten. Bei den landleben-

den Echsen existierten neben den Schildkröten und Schlangen die Krokodile sowie die Dinosaurier. Zu den Dinosauriern gehören die Saurischier und die Ornithischier, die sich hauptsächlich im Bau der Beckenknochen unterschieden. Aus grazilen Theropoden hatten sich auch schon im späten Jura die Vögel entwickelt. Bereits im Verlauf der späten Kreide verschwand auf dem Festland mit den Stegosauriern die erste Dinosaurier-Gruppe, bevor dann am Ende der Kreide alle übrigen ausstarben. Nur die Vögel, die sich im späten Jura aus nicht fliegenden Dinosauriern entwickelt hatten, überlebten dieses Massenaussterben. Auch die Schildkröten, Krokodile und weitere Reptilgruppen kamen ohne allzu grosse Verluste davon. Die noch im Schatten der Dinosaurier stehenden kleinwüchsigen Säugetiere, die schon einen hohen Evolutionsstand erreicht hatten, wurden ebenfalls nur wenig betroffen. Auch die landlebenden Pflanzen, die bei den Blütenpflanzen bereits einen grossen Formenreichtum entwickelt hatten, zeigten praktisch keine Einbussen.

In den Ozeanen verschwanden im Verlauf der späten Kreide einige Gattungen bei den Fische, Sauriern, Plesiosauriern und Mosasauriern, bevor

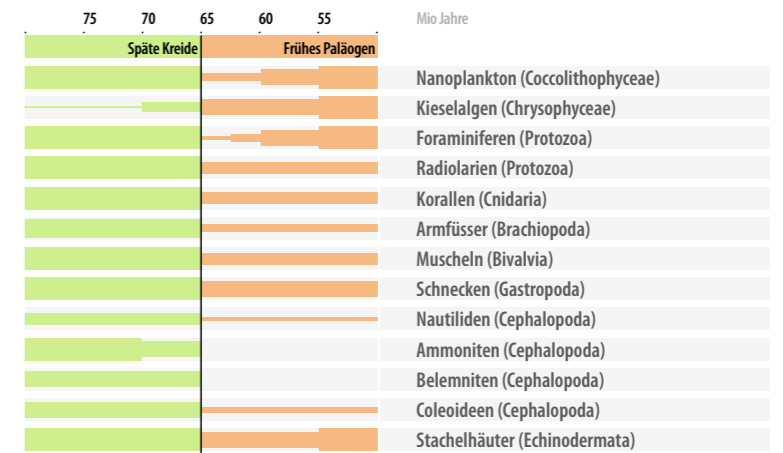


Zeitliches Vorkommen der wichtigsten Reptilgruppen (nach Schoch 2007).

alle diese bis 12 m langen räuberischen Meeresreptilien am Ende der Kreide vollständig ausgelöscht wurden. Weitere spektakuläre Opfer waren die zu den Cephalopoden gehörenden Ammoniten und Belemniten. Die Ammoniten hatten in der späten Kreide eine grosse Arten- und Formenvielfalt erreicht und stellten mit dem in Norddeutschland gefundenen, 1,8 m messenden Gehäuse des Riesenammoniten *Parapuzosia* einen Grössenrekord auf, kurz bevor sie Ende Kreide plötzlich ausstarben. Dagegen überlebten die Nautiliden knapp und sind heute nur noch mit der einen Gattung *Nautilus*, dem Perlboot, vertreten. Unter den Mikroorganismen des Planktons waren vor allem die kalkschaligen Foraminiferen, wie z. B. die Globotruncanen, stark betroffen. Ebenso wurden die Coccolithophoriden, einzellige Algen des Nano-

planktons mit einer Hülle aus winzigen Kalkplättchen, die in der Kreide eine grosse Blüte erreicht hatten, dezimiert. Auch bei den bodenlebenden Tieren der Schelfmeere waren grosse Opfer zu verzeichnen. Bei den Muscheln waren es z. B. die grossen Inoceramen oder die Rudisten, die mit ihrer korallenartigen Wuchsform offensichtlich auf den Flachwasserbereich spezialisiert waren. Die Rudisten hatten eine bis 30 cm hohe konisch-zylindrische Klappe sowie eine deckelartige zweite Klappe. Diese auffallenden Muscheln hatten im Laufe der Kreide eine grosse Vielfalt erreicht und in der späten Kreide den Lebensraum der Korallen eingenommen, wo sie mit artenarmen aber individuenreichen Populationen grossflächige Rudistenbänke bildeten.

Zeitliches Vorkommen der wichtigsten vom Kreide/Paläogen-Massenaussterben betroffenen Tier- und Pflanzengruppen (nach diversen Autoren).



Parapuzosia, der mit 1,8 m Durchmesser grösste je gefundene Ammonit aus der späten Kreide von Norddeutschland (Foto Naturmuseum Olten).

Sphenodiscus, die letzte weit verbreitete Ammonitengattung (Durchmesser 8 cm, Foto Zoologisches Museum, Universität Zürich).



Vulkanergüsse und ein Asteroideneinschlag als Auslöser

Das spektakuläre Aussterben der Dinosaurier am Ende der Kreide fasziniert ein breites Publikum seit der Prägung des Namens «schreckliche Echschen» durch den englischen Paläontologen Richard Owen im Jahr 1841. Aber auch das Interesse vieler Fachleute aus der Naturwissenschaft und Medizin war geweckt. Sie publizierten in den vergangenen 150 Jahren mehr als 100 Theorien zum Aussterben dieser landlebenden Reptilien. Am häufigsten wurden biologische Ursachen aufgeführt, z.B. organische Probleme an Skelett oder Weichteilen, genetische Defekte, dünner werdende Eischalen, Parasiten, Epidemien oder Nahrungsmangel. Da neben den Dinosauriern viele andere Tier- und auch einige Pflanzengruppen an Land und im Meer von diesem globalen Massenaussterben betroffen waren, standen lange Zeit Hypothesen im Zusammenhang mit der generellen Abkühlung des Klimas gegen Ende der Kreide im

Vordergrund. Der mit erneuter Eisbildung an den Polen verbundene Meeresspiegelabfall verkleinerte den Lebensraum der bodenlebenden Schelfbewohner. Das könnte, zusammen mit dem Aufsteigen von sauerstoffreichem Bodenwasser, zu einer dramatischen Verkleinerung der Populationen bodenlebender und planktonischer Organismen geführt haben. Die moderne Erforschung dieses Massenaussterbens begann 1980 mit der Publikation des Artikels «Extraterrestrische Ursache für das Kreide/Tertiär-Aussterben» in der internationalen wissenschaftlichen Fachzeitschrift «Science». Autoren waren Luis Alvarez, ein Nobelpreisträger der Physik, und sein Team aus den USA. Sie hatten bei Gubbio in Italien in einer dünnen Tonschicht an der Kreide/Paläogen-Grenze eine Anreicherung des seltenen Metalls Iridium festgestellt. Iridium kommt auf unserem Planeten üblicherweise nur in geringen Mengen vor, ist jedoch charakteristisch für Meteoriten und Kometen. Die Autoren erklärten diese Anrei-

cherung mit dem katastrophalen Einschlag eines grossen ausserirdischen Körpers, der auch zum bekannten Massenaussterben geführt hätte. Die für die damalige Wissenschaft ketzerische Hypothese erregte enormes Aufsehen und löste neben einem riesigen Medienecho eine Flut von Forschungsarbeiten aus. Die Iridium-Anomalie wurde in vielen anderen Grenzprofilen der Nord- und Südhalbkugel nachgewiesen. Dazu kamen Mikrotektite, kleine glasartige Kügelchen aufgeschmolzenen Gesteins, und «geschockte» Quarzkörner, die nur unter dem enormen Druck eines einschlagenden Asteroiden von etwa 10 km Durchmesser entstanden sein können. Geologische Detektivarbeit führte schliesslich zur Entdeckung einer 800 m tief unter jüngeren Sedimenten begrabenen Ringstruktur bei der Halbinsel Yucatan in Mexiko. Mit geophysikalischen Methoden und Bohrungen konnte gezeigt werden, dass dieser Chicxulub genannte Krater mit 180 km Durchmesser von einem extrem grossen extraterrestrischen Asteroiden stammen musste, der im Bereich der Kreide/Paläogen-Grenze im flachen Meer tief in die Erdkruste einschlug und zum explosionsartigen Auswurf von teilweise aufgeschmolzenem Gestein führte. Nach dem zeitlich und regional begrenzten, katastrophalen Ereignis des Feuerballs und der Druckwelle bewirkte der in die höhere Atmosphäre geschleuderte Staub und Wasserdampf eine mehrere Monate oder sogar Jahre dauernde Verdunkelung und Abkühlung. Diese Kältephase tötete, mindestens auf der Nordhalbkugel, viele Tiere und Pflanzen entweder direkt oder dann indirekt durch Nahrungsmangel.

Einige Fachleute waren von dieser Hypothese nicht überzeugt. Man kannte ja schon frühere erdgeschichtliche Einschlagskrater, die offensichtlich kein Aussterbe-Ereignis provoziert hatten. Ein bekanntes Beispiel ist das Nördlinger Ries in Süddeutschland, ein grosser Meteoritenkrater des mittleren Neogen. Obwohl auch bei früheren Massenaussterben intensiv nach Anzeichen von Asteroideneinschlägen geforscht wurde, konnten keine eindeutigen Korrelationen erbracht werden. Neuerdings wird auch behauptet, dass der Chicxulub-Krater etwa 300 000 Jahre vor der Kreide/Paläogen-Grenze entstanden und das Massenaussterben durch einen zweiten, späteren Asteroideneinschlag verursacht worden sei.

In neuerer Zeit hat der französische Geologe Vincent Courtillot die Bedeutung grosser vulkanischer Ereignisse bei den Aussterbe-Ereignissen in den Vordergrund gerückt. Radiometrische Altersdatierungen haben gezeigt, dass die «Deccan traps» Indiens – über Hunderte von Quadratkilometern verbreitete und 3 500 m dicke vulkanische Gesteine – im Bereich der Kreide/Paläogen-Grenze ausgeflossen sind. Diese Flutbasalte setzten etwa 400 000 Jahre vorher ein, erreichten ihr Maximum zur Zeit des Massenaussterbens und hörten etwa 400 000 Jahre später auf. Solche extremen und jeweils einige tausend Jahre dauernden vulkanischen Ereignisse gaben enorme Mengen an Staub, aber auch Schwefel- und Kohlendioxid in die Atmosphäre ab. Eine Verdunkelung durch Staub löste eine Abkühlung aus, die durch SO_2 verstärkt wurde; ein hoher CO_2 -Gehalt hingegen führte längerfristig zu einer Erwärmung. Dazu kam noch verbreiteter saurer Regen durch das gelöste SO_2 . Viele landlebende Tiere starben wegen Nahrungsmangel und grosser Temperaturschwankungen aus, während die meisten Landpflanzen dank lange keimfähiger Samen überlebten. Auch das im Oberflächenwasser lebende Plankton und viele frei schwimmende Tiere wurden durch das fehlende Sonnenlicht, die Abkühlung und durch die im Meerwasser löslichen Gase CO_2 und SO_2 hart getroffen. Da insbesondere Organismen mit kalkigen Hartteilen wie Algen, Foraminiferen und Cephalopoden ausstarben, dürfte eine lang anhaltende Versauerung der Meere durch CO_2 eine entscheidende Rolle gespielt haben.

Die flach liegenden Basaltschichten der «Deccan traps» Indiens sind 3 500 m dick (Foto Thierry Adatte, Lausanne).



Zurzeit nimmt man in wissenschaftlichen Kreisen an, dass bereits in der spätesten Kreide grosse Umweltveränderungen wie starke Klimaschwankungen, eine generelle Abkühlung, ein Abfall des Meeresspiegels und die Versauerung der Ozeane durch den intensiven Vulkanismus die normale Aussterberate erhöht hatte. Der dramatische Einschlag eines grossen Asteroiden verstärkte dann an der Kreide/Paläogen-Grenze kurzfristig den Umweltstress und löschte viele der bereits betroffenen Gattungen an Land und im Meer aus.

Der Siegeszug der Säugetiere

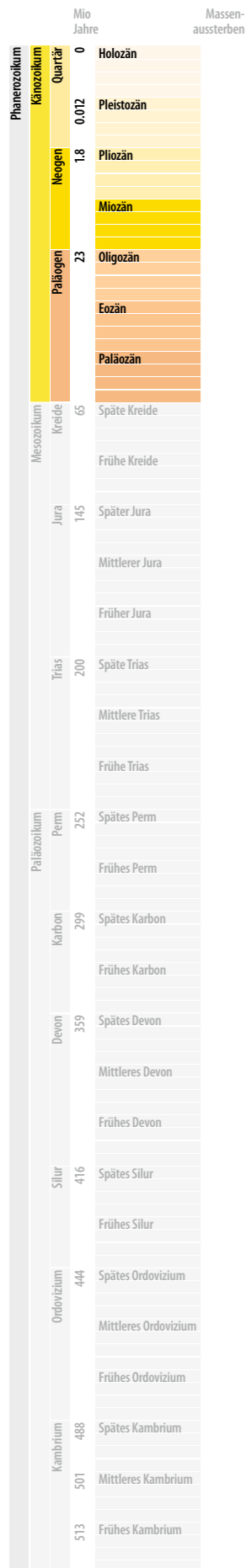
Das Aussterben der formenreichen Dinosaurier am Ende der Kreide ermöglichte es den bisher versteckt oder im Schutz der Dunkelheit lebenden Säugetieren, viele neue ökologische Nischen zu besetzen. Die seit der späten Trias bekannten Säuger hatten bereits im späten Jura und in der Kreide mehrere Entwicklungssprünge gemacht, abgesehen von wenigen Ausnahmen aber nur

geringe Körpergrössen erreicht. Offensichtlich wurden die verschiedenen Säugetiergruppen von den Ereignissen an der Kreide/Paläogen-Grenze unterschiedlich stark betroffen. Beuteltiere wurden dezimiert, während praktisch alle plazentalen Säugetiere überlebten. Leider kennt man aus dem frühesten Paläogen nur wenige Säugetierfunde. Die seltenen Fundstellen in Europa zeigen noch eine urtümliche Säugerfauna. Erst etwa 10 Millionen Jahre nach der Kreide/Paläogen-Grenze ist eine «moderne» Säugerfauna nachweisbar, deren Grundlage vermutlich durch eine Invasion aus Nordamerika und Afrika gelegt wurde. Neben Nagetieren und Primaten sind erstmals Paarhufer, Unpaarhufer und Fledertiere vertreten. Einige passten sich sogar in kurzer Zeit an ein mehr oder weniger vollständiges Leben im Wasser an und nutzten die nach dem Verschwinden der Meeresreptilien gewachsenen Fischbestände. Das bekannteste Beispiel sind die Wale, die im frühen Paläogen die Meere eroberten.

Bei den Fischen konnten die seit dem Paläozoi-
kum erfolgreichen Knorpelfische mit den Hai-
en und Rochen ihre Bedeutung in der marinen
Nahrungskette vergrössern. Die modernen Kno-
chenfische wurden vom Massenaussterben kaum
betroffen und erreichten im Paläogen und Neo-
gen eine nie gekannte Artenvielfalt im Meer-
und Süsswasser. Auch einige stark dezimierte
Gruppen von Pflanzen und Tieren mit kalkigen
Hartteilen in den Meeren sind nach einer Über-
lieferungslücke von knapp 10 Millionen Jahren
wieder arten- und individuenreich vertreten.
Dazu gehören z.B. Kalkalgen, Foraminiferen
und Riffforallen. Bei den Cephalopoden sind es
die modernen Tintenfische mit einem mehr oder
weniger reduzierten Innenskelett.

Einige Reptilgruppen wie die Krokodile, Schild-
kröten, Schlangen und Eidechsen hatten die Ka-
tastrophe relativ gut überstanden. Das gilt auch
für die auf das Süsswasser beschränkten Am-
phibien. Warum wurden diese Gruppen nicht
ausgelöscht? Waren sie weniger spezialisiert und
wurden darum von den katastrophalen Umwelt-
veränderungen weniger betroffen?

Ebenso rätselhaft bleibt das Überleben der Vögel,
die nach dem Aussterben der Flugsaurier einen
grossen Artenreichtum mit kleinen und grossen
Formen entwickelten. Die Vögel hatten sich im
Jura aus zweibeinig laufenden Dinosauriern, den
Theropoden entwickelt, die schon ein einfaches
Federkleid trugen, das wohl hauptsächlich der
Isolation diente. Ein neuer spektakulärer Fund
aus dem späten Jura von China zeigt sogar vier
lange Schwanzfedern. Allerdings gilt immer
noch der 1861 im bayerischen Solnhofen ent-
deckte *Archaeopteryx* aus dem spätesten Jura als
erster Vogel, der mit seinen kräftigen Federn an
den Vorderbeinen als flügel-schlagender Zwei-
beiner, als Gleitflieger oder sogar als aktiver Flieger
den Luftraum erobert hatte. Vielleicht schützten
die weite geografische Verbreitung und das gut
isolierende Federkleid die warmblütigen Vögel –
also eigentlich die «flugfähigen Dinosaurier» –
vor dem Aussterben?



6 Aussterben im Paläogen und Neogen

Marcelo R. Sánchez-Villagra

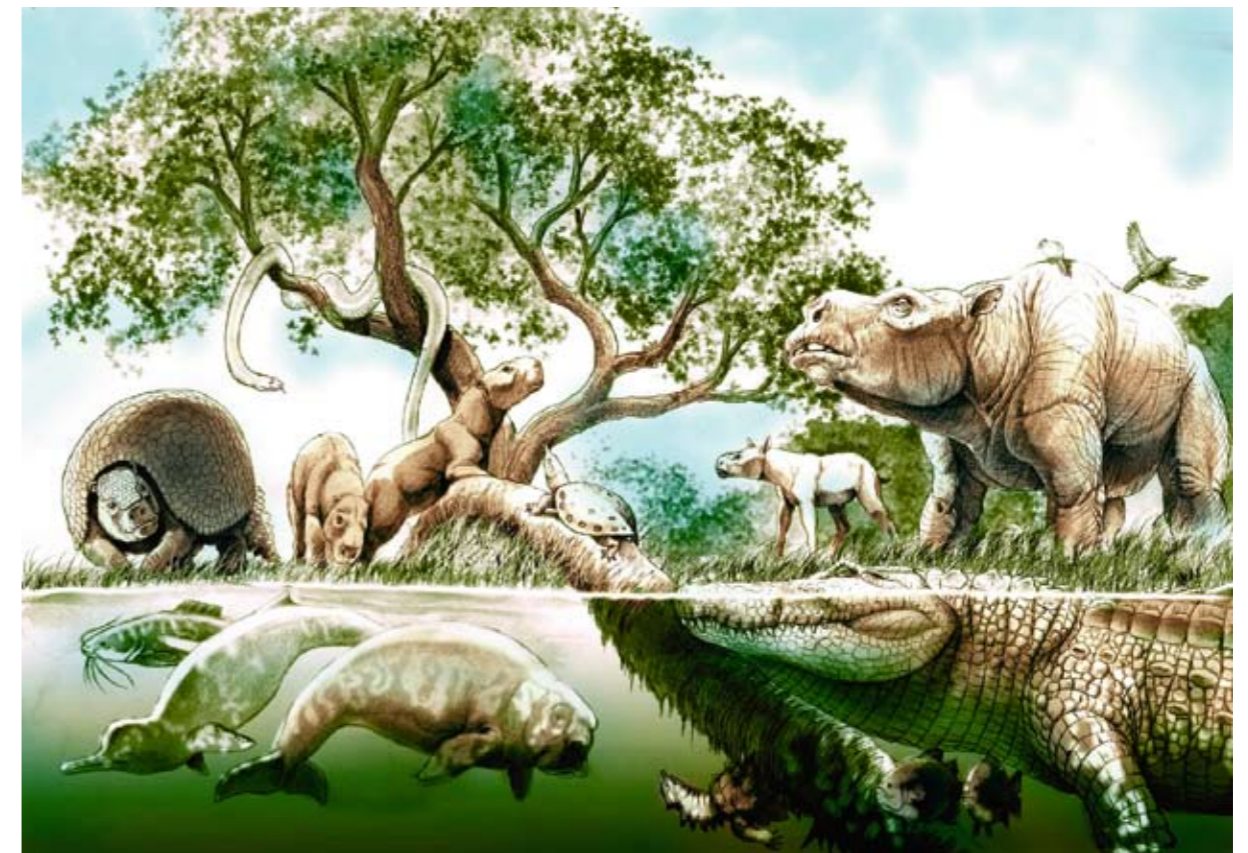
Die Evolution des Lebens auf der Erde wird nicht nur durch die grossen Massenaussterben mit ihren drastischen Folgen geprägt, sondern auch immer durch das Zusammenspiel von Aussterben und Entstehung neuer Arten. Seit dem Aussterben der Dinosaurier und vieler anderer Gruppen vor etwa 65 Millionen Jahren hat es keine globalen Krisen mehr gegeben, die man im Vergleich mit den grossen Katastrophen der ferneren Vergangenheit als Massenaussterben bezeichnen könnte. Trotzdem wird das Leben auf der Erde konstant von Aussterben beeinflusst, auch das des Menschen und seiner Vorfahren. So geht selbst eher konservative Schätzungen über Artbildung davon aus, dass vor etwa zwei Millionen Jahren wenigstens zwei Gattungen mit fünf Arten von Hominiden in Afrika gelebt haben. Der heutige Mensch repräsentiert damit sozusagen nur den einzigen Überlebenden einer einst diversen Hominiden-Linie. Auch wenn dieses Aussterben nicht auf eine globale Katastrophe

zurückzuführen ist, so ist es doch ein wichtiger Faktor für das Leben auf der Erde sowohl in vergangenen Epochen als auch heute.

Der grosse Faunenschnitt im Paläogen

Wir wissen heute recht gut Bescheid über die Ereignisse, die im Känozoikum, also nach dem Massenaussterben der Kreide/Paläogen-Grenze, stattgefunden haben. Während der letzten 65 Millionen Jahre wurden Veränderungen im Ökosystem und Aussterbemuster stark von Klimawechseln bestimmt. Etwa vor 60 Millionen Jahren herrschte ein sehr warmes Klima auf der ganzen Erde, sodass tropische Wälder beispielsweise die grössten Teile Europas oder auch Alaskas bedeckten. Am Ende des Eozän, also vor etwa 35 Millionen Jahren, kam es zu einem starken Temperaturabfall, der zum Aussterben vieler Arten geführt hatte. Diesem grossen Faunenschnitt fielen insbesondere Säugetiere zum Opfer, aber auch in den Meeren starben rund 10% aller Wir-

Das Gebiet von Urumaco im Norden Venezuelas ist heute eine wüstenartige Region mit magerer Vegetation (Foto Marcelo R. Sánchez-Villagra, Universität Zürich).



Rekonstruktion der wichtigsten grossen Wirbeltiere aus dem Norden Venezuelas (Urumaco) in ihrem Lebensraum vor etwa acht Millionen Jahren. Die riesenhaften Schildkröten, Krokodile und Nagetiere gehören zu den weltweit grössten Vertretern (Illustration Jorge González, nach Sánchez-Villagra, Aguilera & Carlini 2009).

bellosen-Gattungen aus. Im späten Paläogen und frühen Neogen erholten sich die Faunen durch Entstehung neuer Arten weitgehend und die Anzahl Gattungen und Arten nahm stetig zu.

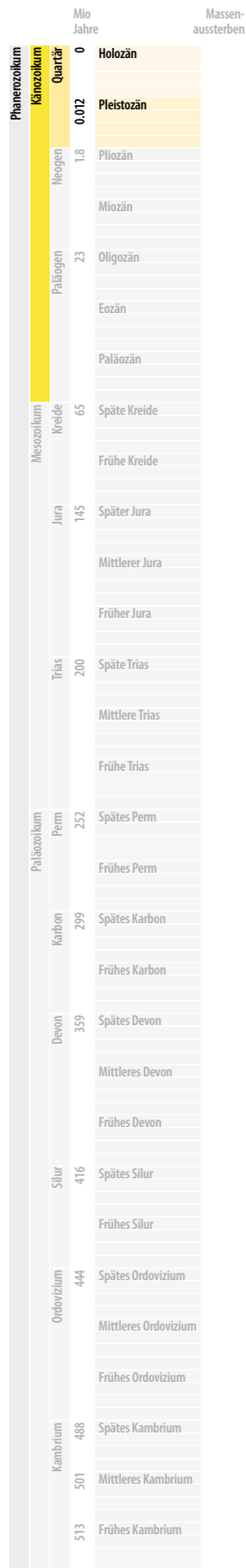
Aussterbe-Ereignisse im Neogen

Während der generellen Zunahme der Artenvielfalt im Neogen ist im mittleren Neogen, vor ca. 14 Millionen Jahren, nochmals ein Aussterbe-Ereignis im marinen Bereich zu beobachten, dem etwa 7% der Gattungen zum Opfer fielen. Auch dieses kleinere Ereignis wird mit der zunehmenden Abkühlung des Klimas erklärt. Im späten Neogen verschwanden nur noch einzelne Arten, was auf gravierende, aber räumlich begrenzte Umweltveränderungen zurückgeführt wird. Einige dieser Ereignisse lassen sich besonders gut untersuchen, weil sie durch Fossilien in noch weichen Sedimenten dokumentiert sind, bei denen Skelettreste oft einen bemerkenswert guten Erhaltungszustand aufweisen.

Das Aussterben der Riesen von Urumaco

Als ein Beispiel eines solchen Ereignisses kann der starke Wandel in der Faunenzusammenset-

zung im Norden Südamerikas dienen, einem Gebiet, in dem ein Forscherteam des Paläontologischen Instituts und Museums schon seit einigen Jahren tätig ist. In weiten, heute heissen und ariden Regionen Venezuelas, insbesondere bei Urumaco, findet sich eine reiche Fossilfauna von riesenhaften Wirbeltieren, die vor etwa 8 Millionen Jahren im Miozän dort lebten. Diese Gebiete können als eine Landschaft mit tropischen Küstenregionen, Sümpfen und Regenwäldern entlang grosser Flusssysteme rekonstruiert werden. Durch lokale Klimaveränderungen, gekoppelt mit den Verlagerungen der grossen Flusssysteme, sind viele Arten der an diese Lebensräume angepassten Faunenvergesellschaftungen entweder regional oder sogar global ausgestorben. So sind die Verwandten der riesigen fossilen Welse Urumacos heute nur noch im Amazonas und diejenigen der fossilen Gaviale in Südostasien zu finden. Die gigantischen Krokodile und Nagetiere, die einst in diesen Gegenden Venezuelas beheimatet waren, sind hingegen komplett ausgestorben und haben keine direkten Nachfahren hinterlassen.



7 Aussterben in den letzten zwei Millionen Jahren

Marcelo R. Sánchez-Villagra

Bei der folgenden Beschreibung des Aussterbens der letzten zwei Millionen Jahre befassen wir uns hauptsächlich mit den Ereignissen auf dem Land. Dies einerseits, weil wir Menschen selbst Landwirbeltiere sind und weil der Mensch als Gattung *Homo* in diesem Zeitraum erschien. Andererseits stellen heute die landlebenden Organismen mit über 90% der beschriebenen Arten gegenüber den wasserlebenden Arten den Hauptteil dar.

Aussterben im Pleistozän

Das Pleistozän, auch Eiszeitalter genannt, ist weltweit geprägt von einem mehrfachen Wechsel von Kalt- und Warmzeiten. Es begann vor etwa 1,8 Millionen Jahren und endete vor etwa 11 500 Jahren mit einer abrupten Klimaerwärmung. Während den jeweils etwa 100 000 Jahre dauernden Kaltzeiten waren die nördlichsten und südlichsten Meer- und Landbereiche sowie die Hochgebirge von grossen Eismassen bedeckt. Das führte zu einer Meeresspiegelabsenkung von bis zu 160 m und damit zur Trockenlegung grosser Schelfbereiche. In den mit etwa 20 000 Jahren deutlich kürzeren Warmzeiten war es manchmal sogar wärmer als heute. Diese raschen Klimawechsel und die damit verbundenen Meeresspiegelschwankungen haben die Abläufe der Evolution beschleunigt und waren die Ursachen für das Aussterben vieler Arten.

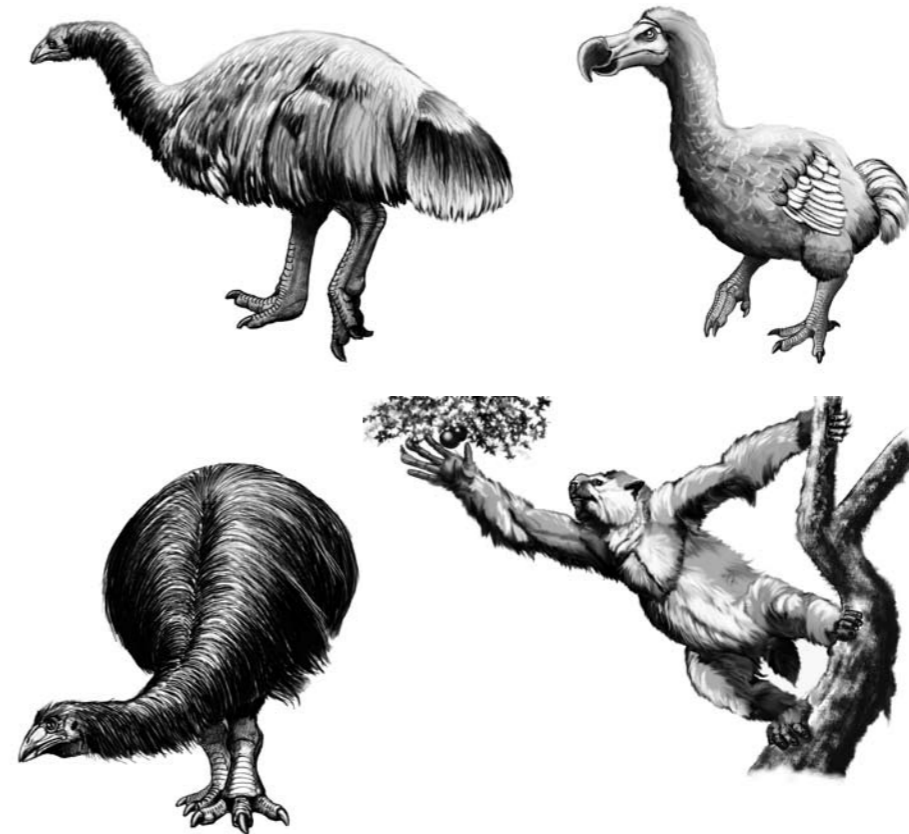
Mammut, Mastodont und Riesenfaultier

Noch während der letzten Warm- und Kaltzeiten kamen auf den Kontinenten viel mehr grosse Säugetiere vor als heute. So lebten beispielsweise in Nord- und Südamerika Mammute, Mastodonten und Riesenfaultiere. Wollhaarmammute, Waldelefanten, Nashörner, Bisons, Riesenhirsche und Flusspferde besiedelten das nördliche Eurasien und in Australien gab es riesige Beuteltiere. Innerhalb der letzten 100 000 Jahre verschwanden dann ausserhalb von Asien und Afrika die meisten Gattungen von Grosssäugern. Allerdings fand dieses Aussterben nicht gleichzeitig auf der ganzen Welt statt: Australien und Neuguinea waren vor mehr als 15 000 Jahren betroffen, Nord- und Südamerika hingegen etwas später, vor 12 000–10 000 Jahren. Ozeanische Inseln haben sogar erst vor 6 000–1 000 Jahren ihre grossen Säugetiere und Vögel verloren. Eurasien und Afrika blieben von einem grossen Aussterben verschont.

Während der Mensch für die Ausrottung vieler Arten in historischer Zeit, vor allem in den letzten 500 Jahren, verantwortlich ist, spielten vorher wahrscheinlich natürliche Klimawechsel die wichtigste Rolle. So fand man etwa 100 000 Jahre alte Reste von Waldelefanten und Flusspferden von Italien über Frankreich bis nach Mitteldeutschland und Südengland, aber auch in der



Das Mammut (*Mammuthus*) und das Riesenfaultier (*Megatherium*) erreichten eine Schulterhöhe von 3,5 bzw. 2,5 m (Illustration Jorge González, La Plata).



Der Moa (*Dinornis*) und der Elefantenvogel (*Aepyornis maximus*) – links oben und unten – waren 2–3 m gross. Sie waren wie der etwa 80 cm grosse Dodo (*Raphus cucullatus*) – rechts oben – flugunfähige Vögel. Der Koalalemur Madagaskars (*Megaladapis madagascariensis*) erreichte eine Körperlänge bis zu 1,5 m (Illustration Jorge González, La Plata).

Westschweiz und sogar im Zürcher Oberland. Diese Wärme liebenden Tiere wurden sicher nicht vom Menschen, sondern vom ungünstigen Klima der letzten Eiszeit (Würm) vertrieben. Auch das fast vollständige Aussterben des Mammut und des Wollnashorns in Nordamerika, Europa und Asien am Ende des Eiszeitalters, zwischen 12 000 und 11 000 Jahren vor heute, dürfte hauptsächlich klimatische Gründe gehabt haben. Ein rascher Temperaturanstieg, verbunden mit vermehrten Niederschlägen, veränderte vermutlich den Lebensraum dieser grossen Pflanzenfresser so stark, dass ihre Populationen bis auf kleine Reste zusammenbrachen. Nur auf Inseln bei Nordkanada und im sibirischen Eismeer lebten noch kleinwüchsige Mammute bis vor etwa 4 000 Jahren. Untersuchungen über die Verteilung der Arten am Ende des Pleistozän zeigen: Je grosswüchsiger eine Art, umso gefährdeter war sie. Etwa $\frac{3}{4}$ der Säugetier-Gattungen

mit geschätztem Körpergewicht grösser als 44 kg sind ausgestorben. Kleinwüchsige Nagetiere hingegen überlebten ohne nennenswerte Verluste.

Aussterben in historischer Zeit, jetzt und in der Zukunft

Die grössten historisch dokumentierten Aussterberaten kennt man auf Inseln und diese waren eindeutig durch den Menschen verursacht. Zu den bekanntesten Opfern gehören die Moas Neuseelands, die Dodos von Mauritius und Réunion, die Elefantenvögel und Koalalemuren Madagaskars sowie zahlreiche Vogelarten auf Hawaii und anderen tropischen Pazifikinseln. Neben der Jagd war die Einbringung fremder Arten ein entscheidender Grund für lokalen oder sogar globalen Verlust an Biodiversität. Das plötzliche Erscheinen neuer Nahrungskonkurrenten oder Raubtiere traf die einheimische Lebenswelt evolutiv gesehen «unvorbereitet».

Der Vergleich des Unteren Grindelwaldgletschers auf einer Foto und auf einem Ölgemälde zeigt das markante Abschmelzen des Gletschers innert 233 Jahren (links – Foto S. U. Nussbaumer, 2007, Bern; rechts – Ausschnitt des Ölbildes «Panorama des Grindelwaldtales» von Caspar Wolf, um 1774; Aargauer Kunsthaus Aarau, Foto Heinz J. Zumbühl, Bern).



Die Erde hat heute mit hoher Wahrscheinlichkeit die Zeit eines grossen Massenaussterbens angetreten. Im Gegensatz zu anderen grossen Aussterbe-Ereignissen der Vergangenheit ist diesmal nur eine einzige Ursache dafür verantwortlich: die lokale, regionale und globale Umweltbelastung einer rasant wachsenden menschlichen Population. Der Bevölkerungszuwachs begann vor rund 10 000 Jahren mit dem günstigeren Klima und dem veränderten Landbedarf im Zusammenhang mit der Erfindung des Ackerbaus. Eine weitere massive Phase von Umweltveränderung und Verlust an Biodiversität wurde durch die industrielle Revolution eingeleitet.

Der Harvard-Professor Edward O. Wilson schätzte, dass die Erde momentan 0,25% ihrer verbleibenden Arten pro Jahr verliert, was heisst, dass mindestens 12 000 Arten jährlich aussterben. Zweifelsohne verschwinden viele Arten, bevor sie überhaupt identifiziert und studiert werden können. Diese moderne Krise fordert zu wissenschaftlichen Anstrengungen an vielen Fronten auf. So beschreiben Fachleute der Systematik die heutige Artenvielfalt und entwerfen Stammbäume. In der Ökologie werden die Beziehungen der Organismen untereinander und zu ihrer Umwelt studiert. Dadurch erkennt man globale Hotspots, die besonderer Schutzbemühungen bedürfen. Mit den Methoden der Paläontologie vergleicht man die laufende Krise mit den Veränderungen in der langen geologischen Geschichte der Erde.

Und gemeinsam wird versucht, den menschlichen Einfluss auf die Biodiversität über Zeiträume von Jahrzehnten bis zu Jahrtausenden zu verstehen.

Es besteht kein Zweifel darüber, dass Menschen die Hauptverursacher der meisten Belastungen des Ökosystems und des Aussterbens in der modernen Welt sind. Negativer menschlicher Druck auf die Biodiversität erfolgt hauptsächlich über Umweltverschmutzung, Einführung standortfremder Arten, Übernutzung und Zerstörung der Lebensräume. Heute ist man sich in der Wissenschaft einig, dass sich die Aussterberate beschleunigt.

Die Zerstörung der Tropenwälder und die landwirtschaftliche Nutzung gehören zu den wichtigsten Ursachen für den heutigen Artenschwund. Die tropischen Regenwälder bedecken nur etwa 7% der Landoberfläche, enthalten aber gut die Hälfte aller Arten. Es wird geschätzt, dass etwa 2% dieser Waldfläche jährlich verschwindet, vor allem wegen der Ausbeutung von Bodenschätzen, wertvollen Edelhölzern und dem ständigen Druck der expandierenden Bevölkerung.

Menschlich verursachter Klimawandel

Die Erhöhung der Durchschnittstemperatur bringt mehr Wärmeenergie und Wasserdampf in die Atmosphäre, was wiederum zu stärkeren Regenfällen, kräftigeren Hurrikannen und mehr Hitzewellen führt. Dabei steigt die Gefahr von

Dürre und Grossflächenbränden. Menschenverursachte Erwärmung könnte die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten der Hitzewelle, die 2003 Europa traf, verdoppelt haben. Computermodelle sagen noch viel extremere Wetterverhältnisse voraus. In den letzten Jahrzehnten hat jede neue Statistik eine neue Rekordwärme offenbart, gepaart mit häufigen Stürmen, Unwettern und Dürreperioden. Man kann daher kaum noch daran zweifeln, dass hier ein Zusammenhang mit der starken Zunahme der Treibhausgase besteht. Das wichtigste davon ist das Kohlendioxid, das bei der Verbrennung fossiler Rohstoffe wie Erdöl und Kohle entsteht. Aber auch das Abholzen der Wälder ist für etwa 20 Prozent aller menschlich verursachten CO₂-Emissionen verantwortlich.

Menschlich verursachter Klimawandel hat einen grossen Einfluss auf die Verbreitung der Tiere und Pflanzen. Die ökologischen Konsequenzen davon sind gemäss Fachleuten wahrscheinlich globale und nicht nur lokale Aussterben. In einer kürzlich erstellten Analyse wurde geschätzt, dass sich die Verbreitungsgebiete von 40% aller Pflanzen und Tiere entweder in Richtung der Pole oder in die Gebirge verschoben haben. Nur dadurch konnten diese Organismen innerhalb ihres Überlebensbereiches bleiben. Nahezu 60% zeigen zeitliche Veränderungen in der Fortpflanzung oder im Wanderverhalten.

Wie weiter?

Mit der per Mitte dieses Jahrhunderts voraus gesagten Bevölkerungszunahme um 2,6 Milliarden Menschen auf einem jetzt schon überbevölkerten Planeten sind die Aussichten auf die Erhaltung einer substanziellen Biodiversität trübe, sofern sich die gesellschaftliche Denk- und Verhaltensweise nicht drastisch und rasch ändert. Jüngste Einschätzungen des Problems haben das Handeln auf sieben Ebenen vorgeschlagen:

- Bessere Vereinbarung von Ökonomie und Naturschutz.
- Unterstützung der regionalen Bevölkerung im Bedürfnis und der Fähigkeit die Natur zu schützen.
- Wiederherstellung artenreicher Lebensgemeinschaften auf stillgelegtem Agrarland.
- Generell: Grundsätzlicher Wandel in der menschlichen Verantwortung für Natur und Biodiversität.

Diese Aufforderungen sind ehrgeizig, aber grosse gesellschaftliche Anstrengungen sind nötig, um rasche ökologische Veränderungen zu verhindern, deren Konsequenzen schliesslich von grosser Gefahr für den Menschen selbst sein können. Das betont auch Dinyar Godrej in seinem Buch «The No-nonsense guide to climatic change»:

«We are living on a world which is growing ecologically poorer every day and whose biodiversity grows ever smaller as a result of human actions. If we allow our species to become the architects of climate catastrophe, it will not be the end of the world: life on the planet has survived cataclysmic events during the course of at least three billion years before humans turned up on the scene. But our own survival could become much harder.»

- Bekämpfung der dem Biodiversitätsverlust zugrunde liegenden Einflussfaktoren wie Bevölkerungswachstum, Übernutzung der Ressourcen und Anwendung schädlicher Technologien.
- Ausscheidung dauerhafter Naturschutzgebiete.
- Schaffung sozialer und ökonomischer Anreize zur Erhaltung freilebender Populationen.

Glossar

- Acritarchen:** Zysten ausgestorbener Algen unsicherer systematischer Zugehörigkeit, die vermutlich zu den Dinoflagellaten gehörten.
- Ammonoideen:** Ausgestorbene, zu den Mollusken gehörige Kopffüßer (Cephalopoden), mit einer meist spiralig aufgerollten, kalkigen Gehäuseröhre, die eine Kammerung aufweist; fossil sehr bedeutend, da vielgestaltig und für die Biostratigraphie nützlich.
- Archaeocyathiden:** Ausgestorbene Gruppe von Meerestieren, die im Kambrium als Riffbildner weltweit verbreitet waren. Vermutlich mit den Schwämmen verwandt.
- Armfüßer (Brachiopoden):** Tiere mit zwei meist kalkigen Klappen, die im Inneren einen komplizierten Filterapparat besitzen und oft mit einem fleischigen Stiel am Untergrund befestigt sind.
- Arthropoden (Gliederfüßer):** Tierstamm, zu dem u.a. die Insekten, Krebse, Spinnen und die ausgestorbenen Trilobiten gehören.
- Asteroid:** Ausserirdischer (extraterrestrischer) Körper (Komet oder Meteorit).
- Bacriten:** Kopffüßer mit spitzkonischer, kalkiger Gehäuseröhre, die eine Kammerung aufweist; Vorfahren der Ammonoideen und Tintenfische.
- Basalt:** Feinkörniges, dunkelfarbiges vulkanisches Gestein mit relativ geringem SiO₂-Gehalt.
- Belemniten:** Ausgestorbene Gruppe fossiler Tintenfische (Kopffüßer, Cephalopoden), in deren Hinterleib ein kalkiges, geschossförmiges Innenskelett eingebaut war, welches den kegelförmigen gekammerten Gehäuseteil (Phragmokon) umgab.
- Benthos:** Auf oder im Meeresboden lebende Organismen; vgl. Nekton und Plankton.
- Beutelstrahler (Cystoideen):** Ausgestorbene Stachelhäuter (Echinodermata), die mit einem Stiel am Meeresboden befestigt waren.
- Biodiversität:** Vielfalt der Lebewesen; im Allgemeinen als zahlenmässiger Reichtum von Arten, Gattungen oder Familien verstanden.
- Biosphäre:** Belebter Teil der Erde, vom Meeresboden bis zum Hochgebirge.
- Biostratigraphie:** Relative Altersgliederung von Ablagerungsgesteinen mit Hilfe charakteristischer Fossilien, so genannten Leitfossilien.
- biotisch:** Auf Lebewesen bezogen, durch Lebewesen bewirkt (im Gegensatz zu abiotisch).
- boreal:** Kaltgemässigt Klima mit kühlen Sommern und langen, kalten Wintern.
- Brachiopoden:** siehe Armfüßer.
- Cephalopoden (Kopffüßer):** Klasse der Mollusken, ursprünglich mit gekammertem, kalkigem Gehäuse; heute noch vertreten durch Nautiliden, acht- und zehnamige Kopffüßer wie Octopus und Kalmare (Tintenfische).
- Chordaten:** Tiere mit Chorda dorsalis, einem dorsalen Achsenstab, der auch als Ansatzstelle für Muskulatur dient. Wird bei Wirbeltieren im Verlauf der Individualentwicklung weitgehendst zurückgebildet und durch die Wirbelsäule ersetzt.
- Coccolithophoriden:** Zum Nanoplankton gehörige einzellige Algen, mit einer aus mikroskopischen Kalkplättchen (Coccolithen) bestehenden Hülle, die nach dem Tod meist rasch zerfällt.
- Coleoideen:** Tintenfische im weiteren Sinne, meist mit Tintenbeutel und acht oder zehn Armen; gehören zu den Cephalopoden.
- Conodonten:** Mikroskopisch kleine, zahnartige Gebilde aus Kalziumphosphat, die in marinen Sedimenten des Paläozoikum und der Trias weit verbreitet sind. Die ausgestorbenen Conodontentiere waren fischartige Chordaten mit einem Reusenapparat aus zahnartigen Strukturen.
- Dacryoconariden:** Wenige Millimeter kleine, spitz kegelförmige, kalkige Gehäuse einer Weichtiergruppe, die nur im Devon existierte.
- Dinoflagellaten:** Einzellige Algen des Planktons mit geisselartigem Fortsatz (Flagelle); oft mit Schwefelfortsätzen.
- Eutrophierung:** Anreicherung eines Gewässers mit Nährstoffen.
- Evaporit:** Durch Eindampfung von (Meer-) Wasser entstandene Gesteine (Gips, Stein- und Kalisalz).
- Flutbasalte:** Vulkanische Gesteine, die in flutartigen Vulkanausbrüchen auf den Kontinenten oder am Ozeanboden gebildet wurden und meistens riesige Flächen bedecken (siehe Basalt).
- Foraminiferen (Foraminifera):** Eine Klasse schalentragender einzelliger Tiere, u.a. verwandt mit den Amöben.
- Fusulinen:** Ausgestorbene Foraminiferen des Perm mit relativ grossem kalkigem Gehäuse, zum Benthos gehörig.
- Globotruncanen:** Mikroskopisch kleine Foraminiferen des Planktons, mit dünnchaligem Kalkgehäuse.
- Graptolithen:** Ausgestorbene, meist planktonische, koloniebildende Organismen, die vom Kambrium bis Devon weit verbreitet waren.
- heterotroph:** Organismen, die sich von organischen Stoffen anderer Organismen ernähren.
- Homoteneniden:** Den Dacryoconariden verwandte, wenige Millimeter kleine, spitz kegelförmige, kalkige Gehäuse einer Weichtiergruppe, die nur im Devon existierte.
- Hyalolithen:** Kegelförmige Gehäuse ausgestorbener, bodenlebender Weichtiere unbekannter Zugehörigkeit; die Gehäuse hatten einen Deckel und bei manchen Gruppen zusätzlich zwei seitliche, gekrümmte Stäbe.
- Inoceramen:** Ausgestorbene, z. T. sehr grosse Muscheln der späten Kreide.
- Isotop:** Die Masse von Atomen eines Elementes kann durch unterschiedliche Neutronenzahl schwanken. Der Begriff Isotop bezeichnet Atome eines Elementes mit gleicher Masse. Wegen ihrer leicht abweichenden Masse kommen bestimmte Isotope je nach Umweltbedingungen häufiger oder seltener vor und können daher zur Bestimmung ökologischer Bedingungen in der Vergangenheit verwendet werden.
- Knospenstrahler (Blastoidea):** Ausgestorbene Stachelhäuter (Echinodermata), die mit einem Stiel am Meeresboden befestigt waren.
- Kopffüßer:** siehe Cephalopoden.
- Lazarus-Taxon:** Organismengruppe, die scheinbar komplett ausgelöscht wurde, deren vereinzelte Reste aber in deutlich jüngeren Ablagerungen wieder vorhanden sind.
- Lithosphärenplatte:** Aus Festgestein bestehende Platte der Erdkruste, die dank geringerer Dichte auf dem dichteren Erdmantel liegt.
- Metamorphose:** Veränderung des Gesteins durch Mineralneubildung unter der Einwirkung von hohem Druck und/oder Temperatur.
- Metazoen:** Vielzellige Organismen.
- Mollusken:** Weichtiere, zu ihnen gehören Muscheln, Schnecken, Kopffüßer usw.
- Monoplacophoren:** Klasse der Mollusken mit ursprünglichem, einteiligem Gehäuse.
- Moostierchen (Bryozoen):** Benthonische, koloniebildende Organismen.
- morphologisch:** die Struktur und Form betreffend.
- Mososaurier:** Grosse, in den Meeren der Kreide lebende Reptilien.
- Nekton:** Aktiv schwimmende Organismen; vgl. Benthos und Plankton.
- Nekton-Revolution:** Umwälzung, Neubildung im Nekton.
- Olenellide:** Vertreter einer Familie von Trilobiten.
- Opportunisten:** An veränderte Umweltbedingungen gut anpassungsfähige Lebewesen.
- Ornithischier:** Vogelbecken-Dinosaurier.
- Orthoceraten:** Kopffüßer (Cephalopoda) mit spitzkonischer, kalkiger Gehäuseröhre, die eine Kammerung aufweist. Sie sind die Vorfahren der Bacriten, Ammonoideen und Tintenfische.
- Paläontologie:** Wissenschaft von den Lebewesen der erdgeschichtlichen Vorzeit.
- Pangäa:** Der gegen Ende des Paläozoikum durch Zusammenschub aller Landmassen entstandene Superkontinent, der ab Ende Trias wieder zerfiel.
- pelagisch:** Dem offenen Meer angehörend.
- Phylogenie:** Stammesgeschichte.
- Phytoplankton:** Pflanzliches Plankton (Primärproduzenten).
- Plankton:** Organismen, die passiv in Meeresströmungen driften oder senkrecht auf und ab wandern; vgl. Nekton und Benthos.
- Primärproduzenten (Primärproduktion):** Lebewesen, die dank Gewinnung von Energie aus dem Sonnenlicht oder chemischen Verbindungen aus anorganischen Stoffen organische Verbindungen aufbauen können. Dazu gehören die meisten Pflanzen und einzelne Tiere.
- Radiation:** Evolutive Bildung neuer Arten und Gattungen unter Anpassung an besondere Ansprüche in verschiedenen ökologischen Nischen.
- Radiolarien:** Mikroskopisch kleine, planktonische Einzeller mit Kieselskelett.
- Radiometrie (radiometrisch):** Physikalische Methode zur Altersbestimmung von Gesteinen in Jahren (absolute Altersbestimmung). Sie beruht auf dem Zerfall von instabilen Isotopen in bestimmten Mineralien.

Rudisten: Ausgestorbene dickschalige Muscheln der Kreide, deren riffartige Bänke zeitweise den Lebensraum der Korallen einnahmen.

Rugosa: Auf das Paläozoikum beschränkte Ordnung der Steinkorallen, charakterisiert durch kräftige radiale Septen und runzelige Aussenseite.

Saurischier: Echtenbecken-Dinosaurier

Schelf: Flacher, küstennaher Meeresboden am Rand der Kontinente. Am heute etwa 200 m tiefen Schelfrand fällt der Schelfhang meist steil in die Tiefsee ab.

Schwarzschiefer: Hauptsächlich toniges Ablagerungsgestein mit einem hohen Anteil an organischem Material (Kohlenwasserstoffe).

Scleractinia: Seit der mittleren Trias vorkommende Ordnung der Steinkorallen.

Seelilien (Crinoidea): Urtümliche Klasse der Stachelhäuter (Echinodermata), meist mit einem Stiel befestigt.

Sipho: Organischer Strang, der den Weichkörper der Kopffüßer mit gekammertem Gehäuse mit den Kammern verbindet und es ermöglicht, die Kammerflüssigkeit gegen Gas zu tauschen, um neutralen Auftrieb herzustellen.

Stachelhäuter (Echinodermata): Tierstamm, zu dem u.a. die Seelilien (Crinoidea), Seeigel (Echinoidea), See- und Schlangensterne sowie Seegurken gehören.

Stegosaurier: Unterordnung pflanzenfressender Dinosaurier (Ornithischier) mit charakteristischen knöchernen Rückenplatten.

Stratigraphie (stratigraphisch): Wissenschaft von der zeitlichen Ordnung der Gesteine.

Stromatolith: Laminierte biosedimentäre Strukturen, gebildet von Mikroben (hauptsächlich Cyanobakterien).

Stromatoporen: Ausgestorbene Gruppe der Kalkschwämme.

Subduktion: Abtauchen der etwas schwereren ozeanischen Kruste unter die zwar dickere, aber weniger dichte kontinentale Kruste.

Subduktionszone: Bereich, in dem die schwerere ozeanische Kruste unter die leichtere kontinentale Kruste absinkt.

Tabulata: Urtümliche, auf das Paläozoikum beschränkte Gruppe von Steinkorallen, charakterisiert durch regelmässige Querböden (Tabulae) und reduzierte Septen.

Taxon (Mehrzahl: Taxa): Jede beliebige Gruppe im Rahmen der Linnéschen, hierarchisch aufgebauten Systematik der Lebewesen, wie Art, Gattung, Familie, Klasse etc.

Tetrapoden: Alle ursprünglich vierbeinigen Wirbeltiere; Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere.

Theropoden: Eine Unterordnung der Saurischier, zu denen die fleischfressenden Raubsaurier gehören.

Trilobiten: Ursprüngliche Gliedertiere des Paläozoikum. Ihr Körper ist von einem Panzer bedeckt, welcher in Kopf, Rumpf und Schwanzschild gegliedert ist. Als Körperanhänge besitzen sie nur ein paar Antennen sowie viele Laufbeine.

Literatur

- Berner, R.A. & Kothavala, Z. 2001: Geocarb III: A revised model of atmospheric CO₂ over Phanerozoic time. *American Journal of Science* 301, 182-204.
- Blakey, R.C.: Mollweide Plate Tectonic Maps. URL: <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/moll-globe.html> (Version 4. Dez. 2006).
- Courtilot, V. 2002: *Evolutionary Catastrophes*. Cambridge University Press.
- Cuvier, G. 1830: *Discours sur les révolutions de la surface du globe*. Paris, 6. Auflage.
- Cuvier, G. & Brongniart, A. 1832: *Coupe théorique des divers terrains, roches et minéraux qui entrent dans la composition du sol du bassin de Paris*. Paris, Clerget (Bibliothèque nationale de France).
- Dzik, J. 2002: Early Diversification of organisms in the fossil record. In: G. Palyi, C. Zucchi, & L. Caglioti (eds): *Fundamentals of Life*, 219-248.
- Godrej, D. 2006: *The No-nonsense guide to climatic change*. New Internationalist, Cornwall UK.
- Hallam, A. & Wignall, P.B. 1999: *Mass extinctions and sea-level changes*. *Earth-Science reviews* 48, 217-250.
- MacLeod, N. 2003: *The causes of Phanerozoic extinctions*. In: L.J. Rothschild & A.M. Lister: *Evolution on Planet Earth*. Academic Press, Amsterdam, 253-277.
- Sánchez-Villagra, M.R., Aguilera, O. & Carlini, A.A. (eds.) 2009: *Urumaco and Venezuelan Palaeontology. The fossil record of the Northern Neotropics*. Indiana University Press.
- Schoch, R. (Hrsg.) 2007: *Saurier. Expedition in die Urzeit*. Thorbecke, Ostfildern.
- Sepkoski, Jr. J.J. 1995: *Patterns of Phanerozoic Extinction: Perspective from Global Data Bases*. In: Walliser, O.H. (ed.): *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. Springer, Berlin, 35-51.
- Servais, T., Lehnert, O., Li, J., Mullins, G.L., Munnecke, A., Nützel, A. & Vecoli, M. 2008: *The Ordovician Biodiversification: revolution in the oceanic trophic chain*. *Lethaia* 41, 99-109.
- Skovsted, C.B. & Peel, J.S. 2007: *Small shelly fossils from the argillaceous facies of the Lower Cambrian Forteau Formation of western Newfoundland*. *Acta Palaeontologica Polonica* 52, 729-748.
- Wignall, P.B. 2007: *The End-Permian mass extinction - how bad did it get?* *Geobiology*, 5, 303-309.

Dank

Folgende Personen und Institutionen haben freundlicherweise Abbildungen zur Verfügung gestellt:

Aargauer Kunsthaus Aarau;
 Thierry Adatte, Lausanne;
 Jennifer Botha-Brink, Bloemfontein;
 Silvio Brandt, Halle;
 LWL-Museum für Naturkunde, Münster;
 Naturmuseum Olten;
 S. U. Nussbaumer, Bern;
 Robert M. Owens, Cardiff;
 Martin Rücklin, Bristol;
 Beat Scheffold, Winterthur;
 John Sibbick, Bath;
 Henrik Svenson, Oslo;
 Heinz J. Zumbühl, Bern.

Der Druck der Broschüre war dank eines Legats für ein naturwissenschaftliches Museum der Universität Zürich möglich.

Autoren

Prof. Dr. Hugo Bucher, geb. 1960, ist Professor und Direktor des Paläontologischen Instituts und Museums der Universität Zürich. Sein Hauptforschungsinteresse gilt den räumlichen und zeitlichen Reaktionen von Organismen auf starken Umweltstress. Im Zentrum stehen dabei die biotische Erholung und Evolution der Ammonoiten in der frühen Trias. Das Studium von Formveränderungen innerhalb von Abstammungslinien führt ihn ausserdem zur Erforschung der Morphogenese der Molluskenchale.

Dr. Heinz Furrer, geb. 1949, ist Kurator am Paläontologischen Institut und Museum der Universität Zürich. In der Forschung gilt sein Hauptinteresse paläoökologischen Fragen in marinen Fossil-Lagerstätten der Trias und des Jura. Ein aktuelles Projekt betrifft die Mammuth-Fundstelle in Niederweningen und die Klimageschichte des Wehntals in der späten Eiszeit, ein Beispiel eines glazial übertieften Beckens im nördlichen Alpenvorland.

Dr. Michael Hautmann, geb. 1969, ist wissenschaftlicher Mitarbeiter am Paläontologischen Institut und Museum der Universität Zürich. Er arbeitet schwerpunktmässig über Aussterbe- und Diversifizierungsmuster mariner Benthos-Gemeinschaften sowie über die Evolution und Ökologie von Muscheln. In weiteren Projekten befasst er sich mit dem Zusammenhang von chemischen Bedingungen im Meerwasser und der Mineralogie und Mikrostruktur kalkiger Skelette.

PD Dr. Christian Klug, geb. 1969, ist wissenschaftlicher Mitarbeiter am Paläontologischen Institut und Museum der Universität Zürich. In seiner Forschung beschäftigt er sich hauptsächlich mit dem Ursprung der Ammonoiten und den ökologischen Rahmenbedingungen im Devon. Ausserdem arbeitet er über Ammonoiten des Karbon und der Trias sowie über fossile Tintenfische.

Prof. Dr. Marcelo R. Sánchez-Villagra, geb. 1970, ist Assistenz-Professor am Paläontologischen Institut und Museum der Universität Zürich und «Adjunct Researcher» am RIKEN Center for Developmental Biology in Kobe und am Carnegie Museum of Natural History in Pittsburgh. Sein Hauptforschungsinteresse ist die vergleichende Ontogenese und die Systematik von fossilen und heutigen Landwirbeltieren.