

# Die Evolution der Vielfalt

Volker STORCH

## Gliederung

### 1. Ediacara-Fauna: präkambrische Vielzeller

### 2. Paläozoikum (Erdaltertum)

- 2.1 Kambrium
- 2.2 Ordovizium
- 2.3 Silur
- 2.4 Devon
- 2.5 Karbon
- 2.6 Perm

### 3. Mesozoikum (Erdmittelalter)

- 3.1 Trias
- 3.2 Jura
- 3.3 Kreide

### 4. Känozoikum (Erdneuzeit)

- 4.1 Tertiär
- 4.2 Quartär

### Zusammenfassung/Summary

### Literatur

Die Erde hat nach heute vorherrschender Ansicht ein Alter von etwa 4,6 Milliarden Jahren. Die Entstehung des Lebens auf der Erde erfolgte vor knapp 4 Milliarden Jahren, sichere Lebensspuren sind etwa 3,5 Milliarden alt.

Vergleicht man die Geschichte der Erde mit einem Kalenderjahr, dann war es Mitte November, als das Phanerozoikum begann, jene Zeit, in der sich die vielzelligen Organismen auf der Erde entfaltet haben. Das Phanerozoikum begann mit dem Kambrium, in dem zum ersten Mal in der Erdgeschichte uns vertraute Tierstämme in größerer Zahl auftraten. Die genannten Zahlen machen deutlich, welchen Schwierigkeiten wir gegenüberstehen, wenn wir die Evolution der Vielfalt in der Erdgeschichte darstellen wollen (NIELSEN 1995). Dazu kommen noch riesige, geradezu unvollstellbare Artenzahlen: Nach verbreiteter Ansicht sind bis heute etwa 1,5 Millionen rezente Tier- und 500 000 Pflanzenarten beschrieben worden, und sie stellen weniger als 10%, vielleicht sogar weniger als 1% der Arten dar, die jemals auf der Erde gelebt haben. Es hat also bis zur Gegenwart vielleicht Milliarden von Tier- und Pflanzenarten gegeben, zuzüglich einer unbekanntem Zahl von Prokaryoten. Wenn man dann bedenkt, dass bisher „nur“ einige hunderttausend Fossilien-Arten beschrieben wurden, wird deutlich, wie schwierig die Beurteilung der Evolution der Vielfalt ist. In Abb. 1 wird der Versuch unternommen, die wichtigsten Schlüsselereignisse in der Evolution zusammenzustellen.

## 1. Ediacara-Fauna: präkambrische Vielzeller

Die Präkambrium-Kambrium-Grenze war nicht so scharf, wie man früher glaubte. Schon vor etwa 700 Millionen Jahren gab es eine offenbar weit verbreitete, spätpräkambrische, marine, vorwiegend bodenbewohnende vielzellige Fauna, die nach dem ersten Fundort, den Ediacara Hills in Südastralien, Ediacara-Fauna genannt wird. Sie ist auch aus dem südlichen Afrika, aus China, Russland und Großbritannien bekannt.

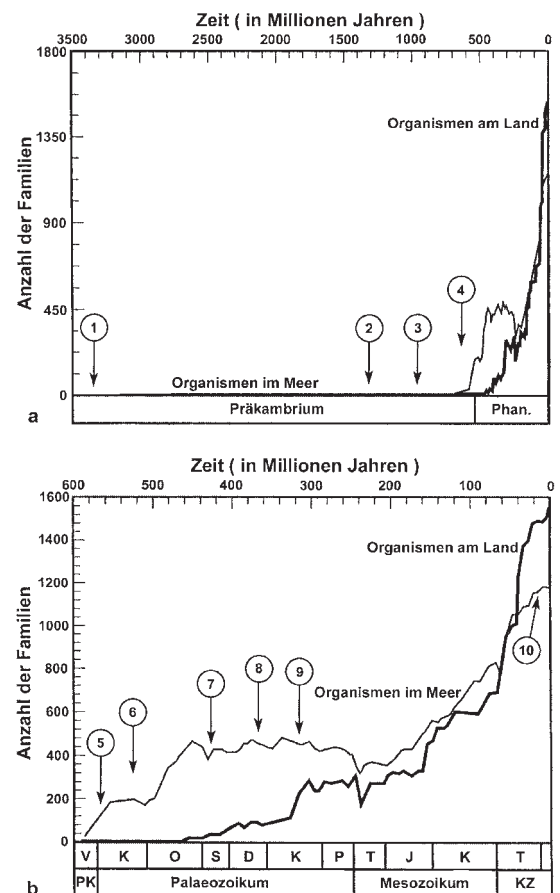


Abbildung 1

Entfaltung des Lebens mit der Kennzeichnung von zehn Zeitpunkten, zu denen jeweils eine besonders wichtige Neuerung nachweisbar ist.

a: Darstellung der 3,6 Mrd. Jahre, in denen es Leben auf der Erde gibt,

b: Darstellung des Phanerozoikums.

1 Ursprung des Lebens auf der Erde, 2 Eukaryoten, 3 Vielzelligkeit, 4 Hartstrukturen, 5 Räuber, 6 Riffe, 7 Besiedlung des Landes, 8 Bäume/Wald, 9 Flug, 10 Bewusstsein. Nach BENTON & HARPER (1997).

Abb. 2 vermittelt einen Eindruck der Ediacara-Fauna. Allem Anschein nach sind mit ihrem Entstehen die Stromatolithen stark zurückgegangen: Einzeller wurden durch Vielzeller verdrängt. Über die Hälfte der Fossilien der Ediacara-Fauna ähneln Cnidariern, meist Medusen oder Seefedern; ein Viertel erinnert in starkem Maße an Anneliden, eine kleine Minderheit wird zu den Arthropoden gestellt. Dieser verbreiteten und eigentlich gut begründeten Sichtweise (GLAESSNER 1984) wird auch widersprochen (SEILACHER 1989). Es wird argumentiert, dass die Elemente der Ediacara-Fauna mit dem Ende des Präkambriums (im Vendium) zum großen Teil ausgestorben sind, und dass ihre Baupläne etwas ganz Besonderes waren. Autoren, die diese Sichtweise eines frühen Seitenzweiges der Evolution akzeptieren, bezeichnen diese Organismen als Vendozoa. In der frühen Phase der Metazoen-Entfaltung gibt es in der Tat erhebliche Interpretationsschwierigkeiten. Das abgeflachte *Tribrachidium* (Abb. 2a) mit seiner Dreiersymmetrie ähnelt keinem rezenten Organismus, bei der ebenfalls abgeflachten *Parvancorina* (Abb. 2b) handelt es sich eventuell um eine frühe Trilobitenlarve. Leichter ist die Einordnung der „medusoiden Formen“ wie *Ediacaria*, *Cyclomedusa*, *Medusinites* und *Beltanella*, die in der Tat heute lebenden Medusen ähnlich sind; auch ist die Zuordnung der „pteridinoiden Formen“ (z.B. *Pteridium*, *Glaessnerina*, *Charnia* (Abb. 2c) und *Rangia*) in das Umfeld der Seefedern nachvollziehbar. Bei den „sprigginoiden Formen“, z.B. *Spriggina* (Abb. 2d), gibt es jedoch schon wieder erheblichen Interpretationsspielraum: Sind es wirklich Anneliden, die keine Borsten hatten?

Auffällig ist, dass alle Ediacara-Formen eine im Verhältnis zum Körpervolumen sehr große Oberfläche besaßen und manche abgeplattet waren und wohl dem Substrat auflagen, z.B. die bis 1 m lange, aber nur 3 mm dicke *Dickinsonia* (Abb. 2e). Dieser Lebensformtyp lässt auch an eine Ernährung über Symbionten denken, die vielleicht photosynthetisch tätig waren. In der Tat war das flache, lichtdurchflutete Wasser der Hauptlebensraum der Ediacara-Fauna. Bemerkenswert ist weiterhin, dass Skeletteile selten sind und dass die Weichteilerhaltung vorzüglich ist. Die geringe Ausbildung von Skelettelementen wird mit dem Mangel an Räubern, die gute Erhaltung der Weichteile mit dem Fehlen von Aasfressern erklärt. Die Ediacara-Fauna verschwand weitgehend im Kambrium. Insgesamt hatte sie über 100 Millionen Jahre am Boden der Meere vorgeherrscht.

## 2. Paläozoikum (Erdaltertum)

Im Paläozoikum waren bald die meisten der auch heute noch existierenden Tierstämme vorhanden. In Kambrium und Ordovizium existierte tierisches Leben nur im Meer, pflanzliches Leben war im Kambrium fast nur durch Algen vertreten. Im Silur breiteten sich die ersten Gefäßpflanzen auf dem Festland aus, und Arthropoden wie Skorpione und Tausendfüßer folgten. Ende Silur kam die für Europa und Nordamerika wichtige Kaledonische Gebirgsbildung zum Abschluss. Der im Devon bei der Kollision von Laurentia und Baltica entstandene Old-Red-Kontinent war durch Pflanzen schon relativ dicht besiedelt; hier gingen die Wirbeltiere an Land. Im Karbon erreichte die variscische Gebirgsbildung ihren Höhe-

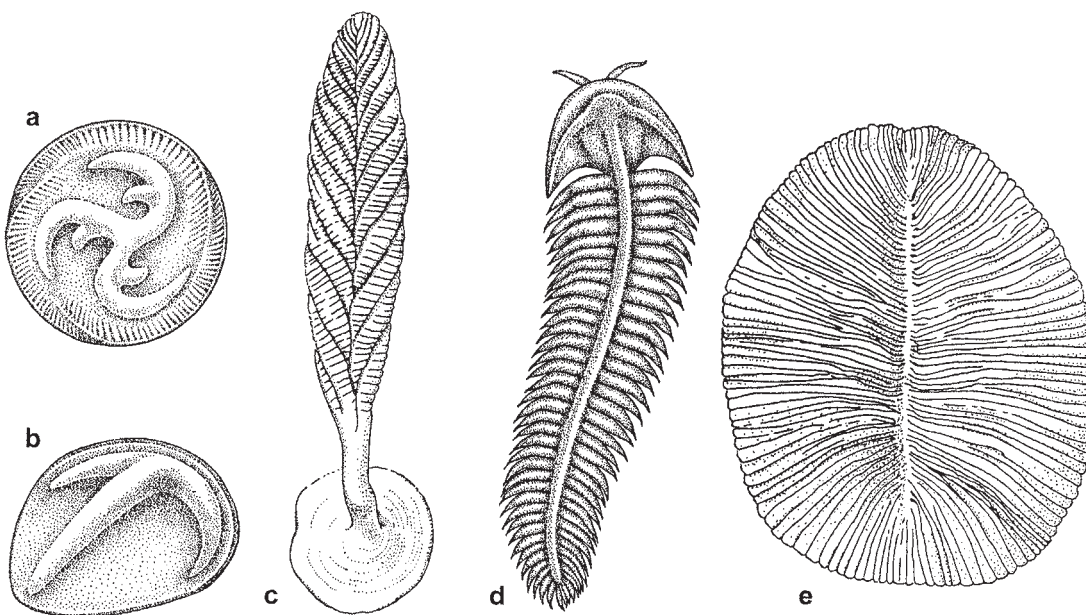


Abbildung 2

Ediacara-Fauna. a: *Tribrachidium*, b: *Parvancorina*, c: *Charnia*, d: *Spriggina*, e: *Dickinsonia*.

punkt. Im Vorland des dabei entstandenen Gebirges und auf dessen Rumpf entwickelten sich Sümpfe mit baumhohen Bärlappgewächsen (Siegel- und Schuppenbäumen), Schachtelhalmen und Farnen, es erwuchs die Grundlage vieler Steinkohlevorkommen. Auf dem Südkontinent herrschte über Teile von Karbon und Perm eine intensive Eiszeit, in Mitteleuropa wurden im Perm unter aridem Klima riesige Salzlagertstätten gebildet.

## 2.1 Kambrium

Die erste Periode des Paläozoikums, das Kambrium markiert den Beginn der Überlieferung von Fossilien in großer Zahl und an vielen Fundorten auf der Erde. In dieser Zeit kam es allem Anschein nach zu einer so raschen Entstehung verschiedener Konstruktionstypen von Tieren, dass man auch von der „kambrischen Explosion“ spricht. Jedoch ist auch diese Entwicklung in geologischen Zeitmaßstäben zu sehen; sie ist in Millionen von Jahren erfolgt. Noch kann man diese rasche Entwicklung nicht mit Sicherheit erklären. Lag es an der vermehrten Verfügbarkeit von molekularem Sauerstoff? Machte die Entstehung eines Ozongürtels eine Kontinuität der DNA möglich, die jetzt weniger mutagener Strahlung ausgesetzt war? Waren auf DNA-Ebene so viele Funktionsmodule (z.B. Bauplan-Gene) entwickelt, dass durch deren verschiedene Kombination viele neue Formen entstehen konnten? Sind Transgressionen zu Beginn des Kambriums nach der jungpräkambrischen Vereisung wesentlich an der Diversifizierung beteiligt, da durch sie große Flachmeerbereiche mit photosynthetisierenden Organismen entstanden? Festzuhalten bleibt, dass alle oder fast alle damals existierenden Organismen auf das Meer beschränkt waren. Der Meeresspiegel war im Kambrium sehr hoch und blieb es auch über den größten Teil des Ordoviziums. Für ein Leben im Süßwasser gibt es keine unumstrittenen fossilen Belege, der terrestrische Bereich war noch kaum besiedelt. Wenn bisher fast nur von Tieren die Rede war, bedeutet das lediglich, dass sie als Fossilbelege vorliegen. Der freie Sauerstoff, den sie für die Atmung brauchten, stammt zu über 99% aus der Photosynthese. Im frühen Paläozoikum, so schätzt man, betrug die Sauerstoff-Konzentration der Atmosphäre etwa 10% des heutigen Wertes.

Eine Besonderheit der Organismen, die sich im frühen Kambrium (in den ersten 20 Mio. Jahren, dem Tommotium) in verschiedenartiger Weise entfalten, sind deren Hartteile. Zum größten Teil können wir diese keiner bestimmten Tiergruppe zuordnen, einige sind uns jedoch durchaus vertraut, da wir sie in ähnlicher Form von heute lebenden Schwämmen und Weichtieren kennen. Tommotium-Elemente sind im Unterkambrium Sibiriens besonders intensiv untersucht worden, aber auch z.B. aus China und Grönland bekannt. Ihr Name geht auf die Stadt Tommot (südlich Jakutsk) zurück. Die Hartteile bestehen aus Carbonat, Phosphat oder können auch organisch sein. Da sie etwa 10 Millionen Jahre vor den Trilobi-

ten auftraten und es kaum Vergleichbares in der späteren Fauna gibt, divergieren die Interpretationen verschiedener Paläontologen erheblich.

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

Oft bestanden sie aus Carbonatmaterialien, z.B. Calciumcarbonat, und parallel zu den Skelettstrukturen in Organismen entstehen in der Erdgeschichte auch Kalksteinschichten. Das hat schon Linné im 18. Jahrhundert prägnant formuliert: „Aller Kalk kommt vom Lebendigen“. Wichtigster Ort der Carbonatbildung sind die Meere. Die Verhältnisse liegen ähnlich wie beim schon erwähnten freien Sauerstoff: Die Organismen haben einen wesentlichen Teil der Welt, in der sie leben, selbst hervorgebracht (STORCH, WELSCH & WINK 2001).

Einen besonders guten Einblick in eine spezielle kambrische Tierwelt liefern die Fossilien der Rocky Mountains in Kanada. Diese marine Fossilagerstätte liegt heute am Burgess-Pass in fast 3.000 m Höhe und ist eine der berühmtesten Fundstätten der Erde. Die hier 1909 von dem amerikanischen Paläontologen Charles D. Walcott entdeckten mittelkambrischen Formen waren weit verbreitet und enthalten eine Fülle von Arthropoden, aber auch weichhäutige Tiere, wahrscheinlich bis hin zu den ersten bekannten Chordaten. Zu ihrer Fossilisation kam es unter sehr günstigen Umständen: Das Milieu im bodennahen Wasser muss praktisch sauerstofffrei gewesen sein, Aasfresser und auch zersetzende Bakterien gab es nicht oder kaum, weiche Tierkörper zeichnen sich als Abdrücke oft bis in Einzelheiten ab. Walcott barg bis 1917 über 60 000 Fundstücke und unterschied im Burgess-Schiefer 70 Gattungen und 130 Arten, die er rezenten Taxa zuordnete. Heute ist man der Ansicht, dass die Fossilien des Burgess Shale aus einer gigantischen Radiation, insbesondere der Arthropoden, stammen. Die meisten sind noch im Kambrium wieder ausgestorben.

So stellte Walcott *Opabinia*, eine segmentierte Form mit fünf großen Komplexaugen und einem langen Rüssel zu den Krebsen. Heute steht diese Gattung für einen der vielen „Versuche“ in der Evolution, der wieder „aufgegeben“ wurde. Diese neue Sichtweise geht insbesondere auf Harry B. WHITTINGTON (1985) zurück, der seit den 1970er Jahren aufgrund vieler neuer Fundstücke zu der Annahme kam, dass der Fossilinhalt des Burgess Shale ein Experimentierfeld der Evolution widerspiegelt. Allein innerhalb der Arthropoden unterscheidet man jetzt zwischen 10 und 20 Konstruktionstypen, die sich rezenten Gruppen nicht zuordnen lassen (CONWAY MORRIS 1998).

Unter den weichhäutigen Tieren dominieren die Priapuliden, eine heute nur noch mit etwa 20 Arten existierende Reliktgruppe mariner Benthosbewohner. Die fossile Gattung *Ottoia* (Abb. 3a) weist eine große Ähnlichkeit mit der noch etwas älteren *Maotianshania* aus der Chengjiang-Formation im Süden Chinas (s. unten) und dem rezenten *Halicryptus* auf (Abb. 3b) auf. Eine solche Konstanz der äußeren Gestalt – über eine halbe Milliarde Jahre konserviert – ist ein Extrem im Tierreich.

Andere Gruppen weisen dagegen kaum Ähnlichkeiten mit heutigen Organismen auf, z.B. *Wiwaxia*, die von manchen Autoren zu den Mollusca gestellt wird. Insbesondere die Fülle der Arthropoden der Burgess-Fauna, die derzeit in etwa 30 Gattungen gegliedert werden, zeigt, dass hier in der Evolution „experimentiert“ wurde: Zahlreiche Konstruktionstypen entstanden, die meisten verschwanden wieder. *Anomalocaris* (Abb. 4a) war mit 60 cm Länge der größte Arthropode des Burgess Shale, allein seine vorderen Extremitäten erreichten 18 cm Länge; sein Mund war von harten Zähnen gesäumt. Allem Anschein handelte es sich um einen Räuber. *Sanctacaris* (Abb. 4b) wird in die Reihe der Chelicerata eingeordnet, *Kottixerxes* (Abb. 4c) war durch Doppelsegmente gekennzeichnet. Der häufigste Arthropode war *Marrella* (Abb. 4d), von dem viele tausend Stücke gefunden wurden; er lässt sich nicht mit Sicherheit in das Sy-

stem einordnen. All diese Formen lebten in flachem Wasser auf Schlamm- oder Sandbänken.

Die auf Schwämmen gefundene *Aysheaia* stellen die meisten Autoren zu den Onychophoren. Auch Polychaeta sind aus dem Burgess Shale bekannt, z.B. *Canadia* und *Burgessochaeta*. *Hallucigenia* weist ebenfalls metamere Strukturen auf. Ihre besonders langen Fortsätze wurden erst als Laufbeine, jetzt als Rückenanhänge interpretiert (CONWAY MORRIS 1998).

Im Jahre 1984 entdeckte man die Chengjiang-Fauna in Yunnan (China), die etwa 30 Mio. Jahre älter ist als die vom Burgess-Pass. Sie steht dem Beginn des Kambriums sehr nahe, und ihre Weichteilerhaltung ist vorzüglich. Bisher kennt man ca. 80 Arten, die zum Teil eine große Ähnlichkeit mit der Burgess-Fauna haben. Weitere Entdeckungen, z.B. in Grönland, führten zu der Ansicht, dass die Burgess-Fauna globale Verbreitung hatte, wenn auch „nur“ im Kambrium.

Die „kambrische Explosion“, auch „Big Bang“ in der Evolution der Tiere genannt, wird als die rascheste und am stärksten differenzierende Radiation in der gesamten Geschichte der Tiere angesehen. Diese hohe Geschwindigkeit erklärt man teilweise mit der Entwicklung von Räubern, die allem Anschein nach in der Ediacara-Fauna noch fehlten. Durch sie ist offenbar ein starker Selektionsdruck auf andere Organismen entstanden. Außerdem waren die Meere noch

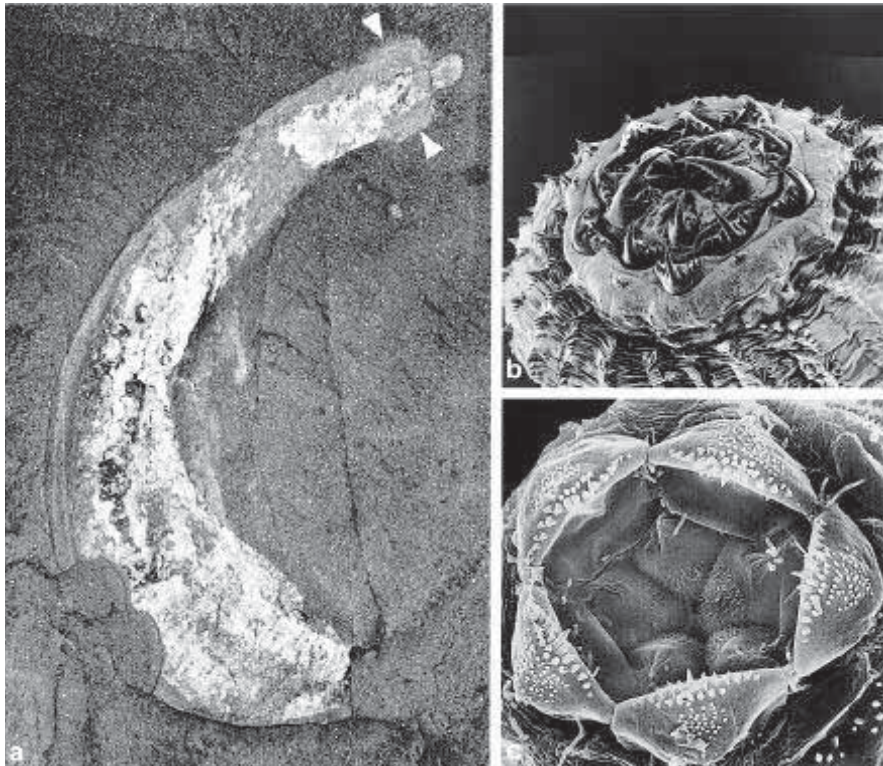
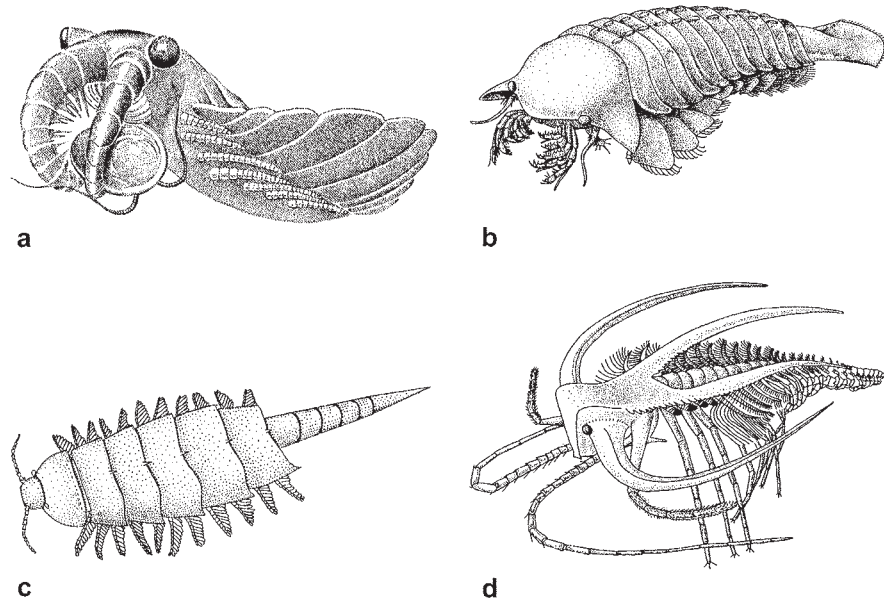


Abbildung 3

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



**Abbildung 4**

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

„leer“. Fast alles, so sieht man es heute, konnte sich entwickeln, denn die Konkurrenz war gering. Später, in einer dichter besetzten Welt – im Wasser wie am Land – war dieses „Experiment“ nicht wiederholbar. Die dominierenden Fossilien dieser Zeit sind nicht die spektakulären Formen des Burgess Shale, sondern Trilobita, die über die Hälfte der bekannten Fossilien des Kambrium darstellen, die Brachiopoda (30%) und die Archaeoajathida (5%).

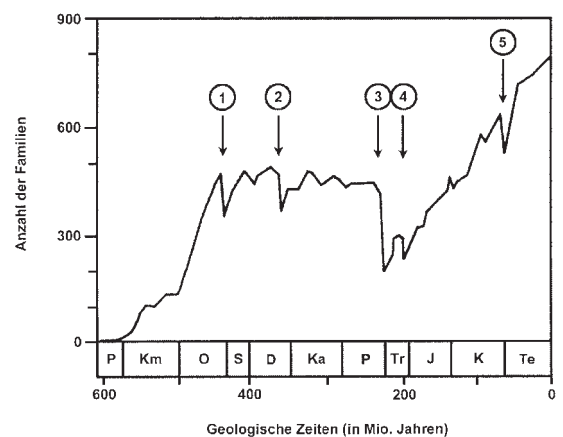
### 2.2 Ordovizium

Das Ordovizium ist vor allem durch das Vorkommen von Graptolithen, aber auch durch die adaptive Radiation anderer Tiergruppen, insbesondere der Weichtiere, gekennzeichnet. Die paläogeographischen Verhältnisse sind ähnlich wie im Kambrium: Gondwana lag auf der Südhalbkugel; Baltica, Laurentia und Sibiria bewegten sich aufeinander zu.

Im späten Ordovizium erfolgte das erste von mindestens fünf Massenaussterben im Phanerozoikum (Abb. 5). Weitere reduzierten die biologische Vielfalt im Devon, Ende des Perm, Ende der Trias und an der Kreide-Tertiär-Grenze. Das sechste Massenaussterben, durch den modernen Menschen bedingt, erfolgt vor unseren Augen. Die fünf Massenaussterben vor unserer Zeit sind durch große Verluste an Organismen gekennzeichnet; anschließend erfolgten jeweils umfangreiche Radiationen. Über die Ursachen der Massenaussterben besteht keine absolute Klarheit (STORCH, WELSCH & WINK 2001)

### 2.3. Silur

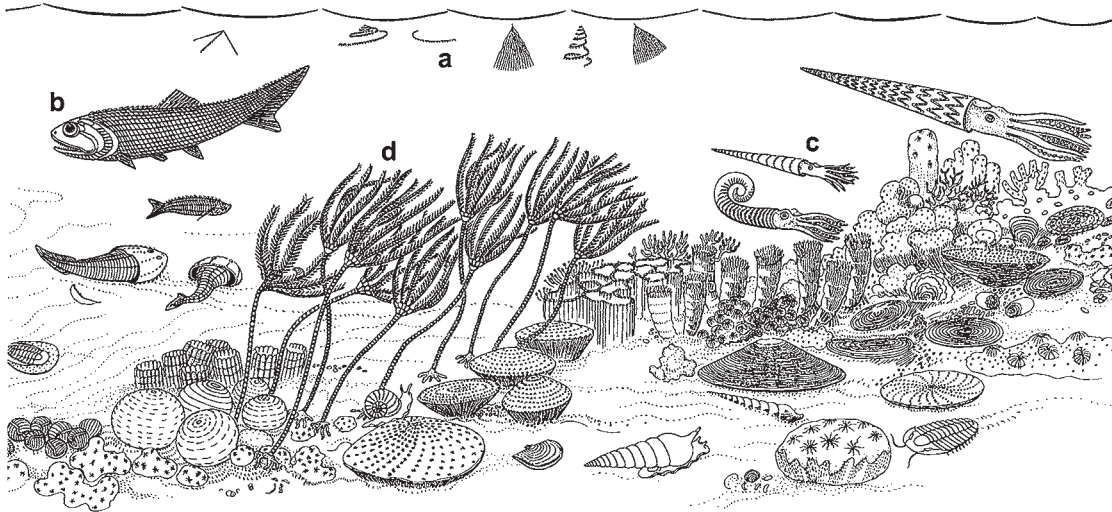
Das Silur ist die kürzeste Periode des Paläozoikums. Aus dieser Zeit kennen wir besonders viele Organismen aus Gesteinen im südlichen Schweden. Südschweden, aber auch Südgrönland und das Gebiet



**Abbildung 5**

**Aussterberaten mariner Organismen, die aufgrund ihres Skelets leicht fossilieren.** Die Pfeile 1-5 zeigen die Massenaussterben (nach SEPKOSKI 1982).

der Hudson Bay waren damals besonders warme Gebiete. Zu jener Zeit entstanden in Nordamerika und Sibirien durch Verdunstung von Meerwasser umfangreiche Salzlager. Die Mannigfaltigkeit der Organismen übertraf offenbar die des Ordoviziums. Die häufigsten Gesteine sind Graptolithen-Schiefer, Brachiopoden-Mergel und Korallen- sowie Stromatoporen-Kalke. Mehrere marine Gruppen, die sich im Ordovizium entfaltet hatten und an dessen Ende fast ausstarben, entfalteteten sich im Silur abermals. Auffallend waren Riffkomplexe mit stark differenziertem, tierischem Leben: sie waren reicher entwickelt und größer als im Ordovizium (Abb. 6). Haupttrifflbildner waren Anthozoa, insbesondere *Rugosa* und *Tabulata*, sowie Stromatoporen. Tabulaten-Stromato-



**Abbildung 6**

**Das Meer im Silur.** Im freien Wasser lebten **a:** Graptolithen, **b:** diverse Panzerfische und **c:** Cephalopoden. Am Boden lebten Seelilien (z.B. **d:** *Laubeocrinus*), verschiedene koloniale Korallen (z.B. *Halysites* und *Favosites*) und Einzelkorallen (z.B. *Entelophyllum*) (nach SCHÄFER, Senckenberg-Museum 2000).

poren-Riffe erhoben sich stellenweise etwa 10 m über den umgebenden Meeresgrund und konnten mehrere Kilometer Länge erreichen. Dazu kamen z.B. verschiedene Brachiopoden-Gruppen und auch Muscheln (die Brachiopoden ersetzten) und Schnecken sowie Moostierchen und Seelilien. Das nördliche Europa lag im Bereich des Äquators; daran erinnert zum Beispiel die schwedische Insel Gotland, die aus Riffkomplexen besteht (SCOTese & McKERROW 1990). Die auffälligste Radiation betrifft die Graptolithen. Da die einzelnen Arten meist nur eine kurze Lebensdauer besaßen und weit verbreitet waren, eignen sie sich, wie schon im Ordovizium, sehr gut als Leitfossilien. Die Trilobiten jedoch gehen weiter zurück.

Nach der ordovizischen Eiszeit, die eine globale Regression bewirkt hatte, war der Beginn des Silur durch eine Transgression markiert. In Silur und Devon war der Meeresspiegel weltweit überwiegend hoch. Es kam zu großräumiger Sedimentation unter häufig sehr geringer Wasserbedeckung, doch finden sich beispielsweise im Devon des Rheinischen Schiefergebirges auch ausgesprochene Tiefwassersedimente. Eine einschneidende Neuerung im Silur sowie im anschließenden Devon war die Eroberung des freien Wasserkörpers, des Pelagials, durch mehrere Tiergruppen.

Das Leben außerhalb des Wassers war im Silur noch spärlich entwickelt. Es erschienen die ersten Gefäßpflanzen auf dem Land, die Psilophytatae. Sie waren zunächst auf Sumpfbereiche beschränkt und überzogen das Festland mit einer immer größer werdenden Vielfalt. Ihre Sprosse besaßen noch keine Blätter, echte Wurzeln fehlten ihnen auch noch. Ihre Sporangien befanden sich in endständiger Position (BELL & HEMSLEY 2000, CHRISTNER & KÜHNER 1989).

Das Landleben der Pflanzen brachte erhebliche evolutionäre Neuerungen mit sich: Epidermis mit Spaltöffnungen (Stomata) zum Gasaustausch und mit Cuticula (als Verdunstungsschutz), Wurzeln bzw. Rhizoiden zur Verankerung und zum Transport, Leitgewebe mit Xylem aus Tracheiden zum Wasser- und Ionentransport sowie Phloem zum Transport organischer Stoffe, verschiedene Mechanismen zur Stabilisierung des Pflanzenkörpers (Lignin, Sklerenchym), Umhüllung der Gametangien (Archegonien und Antheridien) und der Meiosporangien mit einem Mantel steriler Zellen. Entwicklung der Zygote zu einem Embryo im Schutze der Mutterpflanze, Meiosporen mit Sporopollenin-Innenwand, Reduktion der haploiden Gametophyten, heteromorpher Generationswechsel, diploide Sporophytengeneration mit Kormusbauplan (Achse, Wurzel, Blatt).

Am Ende des Silur erschienen bärlappähnliche Gefäßsporenpflanzen, und mit der terrestrischen Vegetation entstand Lebensraum und Nahrungsquelle für viele Tiere, z.B. Skorpione, Spinnen und Tausendfüßer, alles Formen mit Chitincuticula. Wie Pflanzen hatten auch Tiere das Problem des Verdunstungsschutzes zu lösen. Im Gegensatz zu Pflanzen machen die genannten Tiere regelmäßige Häutungen (Ecdysis) durch; Volumen- und Längenwachstum erfolgen also in Schüben (Ecdysozoa). Der Gasaustausch erfolgt bei vielen durch sehr zarte Einstülpungen der Körperoberfläche (Buchlungen, Tracheen).

#### 2.4. Devon

Das Devon war das Zeitalter des großen Nordkontinentes (Old-Red-Kontinent, Abb. 7), an dessen Südrand bis 5.000 m mächtige Sedimentschichten entstanden. Aus dieser Zeit stammt der Hunsrückschiefer, der in einer Meeresbucht mit sauerstoffarmem Tiefenwasser entstand. Umfangreiche Riffe, z. B. im

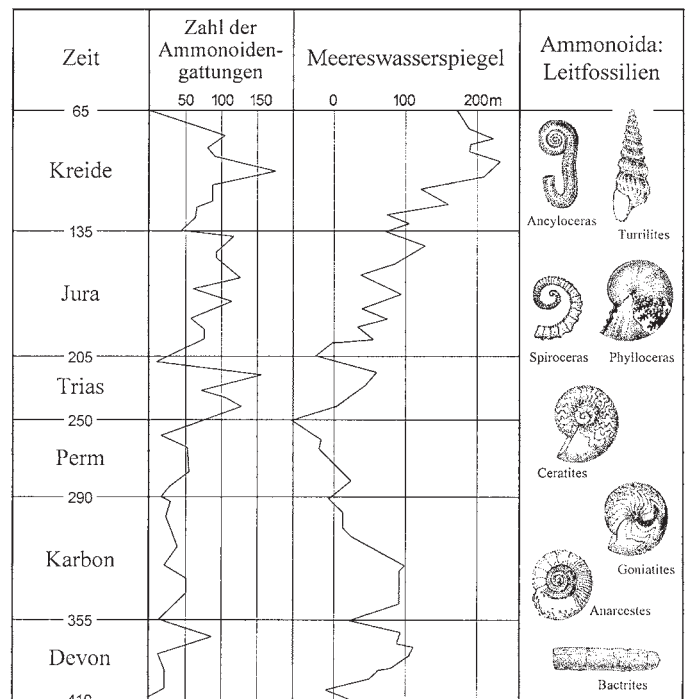


**Abbildung 7**

**Die paläogeographische Situation im Devon:** Avalonia – von Gondwana stammend – hat sich an Laurentia-Baltica angeschlossen (Akkretion). Es ist der Old-Red-Kontinent entstanden. Außer ihm liegen Sibirien, Kasachstan und Nordchina auf der Nordhalbkugel. Der Rheische Ozean trennt die Nordkontinente von Gondwana (nach SCOTSE & WERTEL 2000).

**Abbildung 8**

**Verteilung der Ammonoidea in der Zeit.** Die Anzahl der Gattungen ist mit dem Meeresspiegel korrelierbar: War dieser hoch, gab es auch viele Gattungen. In Zeiten extremer Transgression gab es Heteromorphie. Beachte die grossen Aussterbeereignisse Ende des Devon, Ende des Karbon, im Perm, Ende der Trias und Ende des Jura, die jeweils mit sinkendem Meeresspiegel zusammenfallen (aus STORCH, WELSCH, WINK 2001).



Rheinischen Schiefergebirge, sind ein Hinweis auf relativ hohe Temperaturen. Viele Formen wärmeliebender mariner Flachwasserorganismen hatten eine besonders weite Verbreitung (von KOENIGSWALD & MEYER 1994).

Seit dem Devon haben sich die Ammonoidea zu einer umfangreichen Gruppe entwickelt, die mit etwa 10.000 bekannten Arten die Meere bis zur Kreide-Tertiär-Grenze besiedelte. Über 350 Millionen Jahre spielten sie in marinen Lebensräumen eine wichtige

Rolle. Ihre wechselhafte Geschichte ist gut mit dem Spiegel der Weltmeere korrelierbar und auf Abb. 8 wiedergegeben.

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

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

In das Devon fällt der Landgang der Wirbeltiere. Im Oberdevon gingen aus den Crossopterygii die ältesten labyrinthodonten Amphibien hervor: die Ichthyostegida (Dachschädler), die 1931 in Lagerstätten Grönlands entdeckt wurden. Grönland lag damals äquatornah, und *Ichthyostega* ist ein Organismus, der wasserlebende Fische und landlebende Tetrapoden verbindet, also ein „connecting link“: mit Fischschwanz und pentadactylen Laufextremitäten. Die Crossopterygii oder Quastenflosser benutzten ihre reich mit Muskeln versorgten Flossen auch dazu, sich abzustützen und sogar am Land fortzubewegen. Auf diese Weise konnten sie austrocknende Gewässer verlassen und fürs Überleben günstige Wasseransammlungen aufsuchen. Die sogenannte „Eroberung des Landes“ war bei ihnen also eigentlich eine aus Not geborene Verhaltensweise, die das Überleben ermöglichte. Nahrung gab es am Land noch nicht genug; es musste das nächste Gewässer gefunden werden.

Der endgültige Milieuwechsel vom Wasser zum Land war mit erheblichen Umgestaltungen des Gesamtorganismus verbunden. Besonders betroffen waren Bewegungsapparat, Harnorgane und Atmungssystem. Die Crossopterygii waren Doppelatmer: Kiemen und Lungen-Schwimmbblasen-Organ dienten dem Gasaustausch. Letzteres entstand vielleicht schon am Beginn der Gnathostomata und wird bei den Tetrapoden das zentrale Atmungsorgan.

Auch die großflächige Eroberung des Landes durch Pflanzen mit Stützgewebe, Wurzeln, Leitungssystemen, Verdunstungsschutz sowie Spaltöffnungen fällt in das Devon. Die Psilophytatae, „Nacktpflanzen“ Nackt- oder Urfarne genannt, besiedelten Küstensäume und feuchte Niederungen. Die bekannteste Form war *Rhynia* aus dem Psilophyten-Moor von Rhynie bei Aberdeen in Schottland. Es handelt sich um eine bis 30 cm hohe, blattlose Pflanze, deren gegabelte aufrechte Stengel aus kriechendem Spross entspringen und am Ende Sporangien tragen. Verkiesselte Pflanzen blieben so gut erhalten, dass wir außer ihrer Gestalt auch den Aufbau ihrer Gewebe kennen.

Die Psilophytatae waren im Unterdevon teilweise noch submers; nur ihre Sporangien ragten über die Wasseroberfläche hinaus. Spaltöffnungen und Cuticula waren nur im oberen Bereich der Pflanzen entwickelt. Bekannte Gattungen dieser ursprünglichen Gruppe waren *Taeniocrada* und *Zosterophyllum*. Erstere umfasste Wasser- und Landpflanzen, letztere bildete in Verlandungszonen ausgedehnte Bestände. *Taeniocrada* ist eine der häufigsten Pflanzen im Unterdevon des Rheinlandes und kann hier verhältnis-

mäßig leicht als Fossil gefunden werden. Sie bildete sogar kleine Kohleflöze. Die Gattung *Sawdonia* spielt eine besondere Rolle für die Ableitung der Bärlappe; sie ist aus der Eifel bekannt. Schon im Oberdevon starben die Psilophytatae aus. Ihnen folgten Lycopodiatae, Filicatae, Equisetatae und den Nacktsamern nahestehende Formen („Progymnospermae“).

## 2.5 Karbon

Das Karbon ist die Zeit der tropischen Steinkohlewälder. Seine untere Grenze ist durch eine rasche Veränderung der Pflanzenwelt gekennzeichnet. Das Klima war auf der Nordhemisphäre tropisch-feucht, und Mitteleuropa und Nordamerika lagen in der Nähe des Äquators. Zum ersten Mal in der Erdgeschichte kam es zu wirklich umfangreichem Pflanzenwachstum (Abb. 9) und anschließend zu riesigen Ablagerungen von organischem Material, aus denen die mächtigsten Steinkohlelager der Erde entstanden. Auf der Südhalbkugel war es dagegen überwiegend kühl-gemäßigt. Antarktis, Australien, Afrika, Arabien, Südamerika und Indien bildeten den großen Südkontinent Gondwana, auf dem auch der von einem dicken Eispanzer bedeckte Südpol lag. In der Tat fällt in das Karbon auch eine Eiszeit, die der im Pleistozän nicht nachstand. Die Flora Gondwanas wird zu dieser Zeit nach einer häufigen Pflanze *Glossopteris*-Flora genannt. *Glossopteris* war ein Farnsamer (Pteridospermae). Er hatte einfache, zungenförmige Blätter. Die große Diversität der Gruppe offenbart sich in ihren vielgestaltigen Fruktifikationen.

Tektonogenetisch ist das Karbon durch die in mehreren Impulsmaxima verlaufende Variscische Gebirgsbildung gekennzeichnet. Das variscische Gebirge erstreckte sich von Amerika über Nordafrika, Spanien und das französische Zentralmassiv bis zu den Sudeiten und dem polnischen Mittelgebirge. Zu ihm gehören unter anderem das Rheinische Schiefergebirge, Harz, Spessart, Schwarzwald sowie Erzgebirge. Die variscische Gebirgsbildung endete im Perm und war in der Schlussphase von starkem Vulkanismus begleitet. Einhergehend mit der Orogenese entstanden vor und auf dem Gebirge Senkungsräume mit riesigen Sümpfen, den größten, die es im Erdaltertum in Europa gab. Insgesamt waren die Veränderungen, die sich auf dem Festland ereigneten, weitaus tiefgreifender als im Meer. Weite Gebiete lagen etwa in der Höhe des Meeresspiegels, der jedoch schwankte, so dass riesige Waldgebiete wiederholt überschwemmt wurden und abstarben, aber später wieder nachwachsen. Die Meeresspiegelschwankungen gehen auf Vereisungsphasen zurück.

Die karbonische Meeresfauna entsprach einer verarmten devonischen. Die Korallen (Tabulata und Rugosa) zeigten einen deutlichen Rückgang. Seit dem Niedergang der Tabulaten-Stromatoporen-Riffe im Devon blieben Riffe im jüngeren Paläozoikum von untergeordneter Bedeutung und spielten keine größere ökologische Rolle mehr. Die Trilobiten waren dem





**Abbildung 9**

**Karbonwald mit Baumfarnen (*Psaronius*), Schuppenbäumen (*Lepidodendron*), Siegelbäumen (*Sigillaria*), Schachtelhalmen (*Calamitina*) und einigen Tieren im Vordergrund (Panzerlurch *Eryops*, schlangenähnlichem Amphib (*Aistopoda*) und den Insekten (*Homoioptera* und *Heterologopsis*) (nach SCHÄFER, Senckenberg-Museum 2000).**

Aussterben nahe, Graptoliten und Placodermen verschwanden vollständig. Foraminiferen und Ammonoiten (Goniatiten!) dagegen zeigten eine deutliche Entfaltung. Innerhalb der Cephalopoden entstand eine neue und erfolgreiche Gruppe: die Belemnoidea. Ihre nach innen verlagerte Schale war relativ groß. Nach Einzelfunden zu urteilen, waren seitliche Flossen und 10 Arme mit Haken ausgebildet. Belemnoidea sind insbesondere als „Donnerkeile“ überliefert.

Die stark gepanzerten gnathostomen Fische wurden durch beweglichere Formen ersetzt. Im Benthos entwickelten sich die Crinoiden zu großer Mannigfaltigkeit. In vielen Meeren bildeten sie geradezu Rasen. Auf sie, Foraminiferen und Bryozoen gehen viele unterkarbonische Kalksteine (Kohlekalk) zurück. Fusulinen, bis 10 cm lange, spindelförmige Foraminiferen, machten in Ober-Karbon und Perm eine adaptive Radiation durch: Aus permischen Gesteinen wurden etwa 5000 Arten beschrieben. Für Ober-Karbon und Perm stellen sie wichtige Leitfossilien dar. Bryozoen bildeten Riffe, so die netzförmige Fensterella und die schraubige Gattung *Archimedes*. Brachiopoden stellten einige Leitfossilien und gelegentlich Riesenformen (*Gigantoproductus*). Unter den Muscheln ist *Posidonia becheri* eine bekannte Leitform, die man im Rheinischen Schiefergebirge finden kann.

Auf dem Festland entwickelten sich zahlreiche Insekten und Spinnentiere in einer reichhaltigen Vegetation. Damit verbunden entstanden die ersten Landschnecken, die von Pflanzensubstanz leben. Die In-

sekten, die seit dem Devon bekannt sind, nahmen wichtige ökologische Rollen ein und eroberten den Luftraum. Bereits seit dem Oberdevon gab es die Urflügler (Palaeodictyoptera) mit seitlich abstehenden, starren Flügeln. Im Karbon lebten die vermutlich größten Insekten aller Zeiten, Libellen der Gattung *Meganeura* aus Frankreich mit einer Flügelspannweite von 75 cm. Auch Ephemeroptera, Orthoptera und Blattodea sind im Karbon nachgewiesen, so dass man von einer reichen Insektenfauna ausgehen darf, allerdings fehlten holometabole Insekten noch. Unter den Tausendfüßern erreichte *Arthropleura* eine Länge von über 2 m. Vermutlich lebte diese Form von abgestorbener Pflanzensubstanz; sie ist z.B. aus dem Saarland, aus Nordrhein-Westfalen und Sachsen bekannt. Auch Spinnentiere erreichten im Karbon ungewöhnliche Ausmaße: *Megarachne* aus Argentinien maß 34 cm Körperlänge, die Spannweite ihrer Laufbeine lag bei 50 cm.

Unter den Wirbeltieren dominierten in terrestrischen Habitaten zunächst die Amphibien, später die Reptilien. Die starke Entwicklung der Amphibien dürfte eng mit der reichen Vegetation zusammenhängen, die in ausgedehnten Senken und um Seen umfangreiche Wälder bildete. Karbon, Perm und Trias markieren die Blütezeit der Amphibien. In Steinkohlensümpfen lebten u.a. die Ichthyostegalia. Sie wurden bis 5 m lang. Aus dem Karbon kennen wir auch die ältesten Reptilien. Ihre Unterschiede zu den Amphibien sind noch gering und betreffen z.B. verschiedene Schädelmerkmale wie Gaumendach und Innenohr. In dieser Zeit muss auch die besondere Embryonalentwicklung der Amnioten entstanden sein, also die

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

## 2.6 Perm

Das Perm gliedert sich in die fast ausnahmslos festländischen Ablagerungen des Rotliegenden (Unterperm) und die überwiegend marinen des Zechsteins (Oberperm).

Das Rotliegende besteht vor allem aus roten Sanden und Konglomeraten, den Abtragungsprodukten des im Karbon entstandenen variscischen Gebirges. Die darüber folgenden Sedimente des Zechsteins entstanden im Meer, welches über die eingeebneten Gebirge hin weite Teile im Norden und Nordosten Mitteleuropas überschwemmte. Im damals vorherrschenden Wüstenklima kam es im Nordeuropäischen Becken zur wiederholten Eindampfung in größtem Ausmaß, und es entstanden mächtige Gips-, Stein- und Kalisalzlager. Das Nordeuropäische Becken reichte im Westen bis England, im Osten bis Weißrussland, im Süden bis Heidelberg und im Norden bis weit in die Nordsee hinein. In seinem Inneren (Niedersachsen, Mecklenburg) sind die zyklisch entstandenen Salzlager bis 7000 m mächtig. Man schätzt, dass sie im Verlauf von etwa 20 000 Jahren entstanden sind, also 1 m Salz in 20 Jahren hinzukam. Diesen Ereignissen ist zu verdanken, dass Deutschland heute eines der Länder mit den größten Salzvorkommen ist. Gegen Ende des Perms zog sich das Meer zurück, die Festländer wurden ausgedehnter denn je. Im Süden der Erde (auf Gondwana) lagen weite Landstriche unter einer dicken Eisschicht.

## 3. Mesozoikum (Erdmittelalter)

Zu Beginn des Mesozoikums waren alle größeren Landmassen noch in dem Superkontinent Pangaea vereint, der das warme Klima dieser Zeit prägte. Man ist der Ansicht, dass global ein ausgeprägtes Monsunklima herrschte, etwa wie heute in Südasien. Es war durch den starken Gegensatz zwischen extrem trockener und extrem niederschlagsreicher Jahreszeit gekennzeichnet („Megamonsun“), was auch durch Sedimente und Fossilien belegt wird. Pangaea grenzte an den Groß-Ozean Panthalassa und hatte eine solche Ausdehnung, dass sein Großteil weit entfernt vom Meer lag und niederschlagsarm war. Im Laufe der Zeit wurde dieser Superkontinent durch eine eindringende „Meeresbucht“, die Paläo-Tethys bzw. das spätere Tethys-Meer in einen Nord- und einen Südkontinent geteilt. Im Jura war dieser Vorgang abge-

schlossen, und aus Pangaea waren Laurasia und Gondwana geworden. Im weiteren Verlauf des Mesozoikums kam es zum Zerfall der Kontinente, und durch tektonische Vorgänge entstanden seit der Kreide große Gebirgsketten, z.B. am Westrand Nord- und Südamerikas.

Nach dem letzten Massenaussterben im Perm waren marine und terrestrische Lebensräume erheblich verarmt. Viele Tiergruppen erholten sich von dieser Katastrophe nur langsam; in der Trias jedoch breiteten sich beispielsweise die Mollusken erneut aus (insbesondere die Ammoniten, Abb. 8) und entwickelten eine viel größere Vielfalt als im Paläozoikum. Der Erfolg der Mollusken dauert bis heute an, und nach den Arthropoden sind die Weichtiere mit über 100.000 Arten die zweitgrößte Gruppe der rezenten Fauna. Der Schwerpunkt ihrer Entfaltung liegt nach wie vor im Meer, am artenreichsten sind die Schnecken.

Im terrestrischen Bereich machten die Reptilien eine einzigartige Entwicklung durch. Insbesondere die Formenvielfalt der Dinosaurier, Pterosaurier und mariner Reptiliengruppen sowie die Größe vieler Formen fasziniert heute viele Menschen. Im Gegensatz zu den Reptilien blieben die Säugetiere des Mesozoikums unauffällig. In das Erdmittelalter fällt auch die Entstehung der Angiospermen, die Gymnospermen dominierten allerdings noch.

Die Dinosaurier umfassen terrestrische Reptilien, die mit über 350 bisher bekannten Arten etwa 165 Millionen Jahre auf dem Lande eine bedeutende Rolle spielten. Sie waren weltweit verbreitet und waren auch in unserem Raum nicht selten (PROBST 1999). *Plateosaurus* war im Keuper in Mitteleuropa eines der häufigsten großen Landtiere. Die Dinosaurier umfassen die größten terrestrischen Tiere aller Zeiten. Der Luftraum wurde in der späten Trias bis zur Kreide von Pterosauria beherrscht. Sie waren vor allem Bewohner im Bereich der offenen Meeresküsten. Ichthyosauria und Plesiosauria waren verbreitete marine Reptilien. Von allen genannten Gruppen gibt es auch aus Mitteleuropa vorzüglich erhaltene Fossilien.

### 3.1 Trias

In der Trias herrschte ein warmes Klima; weite Teile Europas befanden sich in warmen Klimazonen. Nord- und Südpol lagen im Meer. Ein Teil der Tethys-Sedimente wurde später als riesige Gebirgskette von den Pyrenäen über die Alpen, die Karpaten, den Kaukasus bis zum Himalaya aufgefaltet, deshalb sind diese Hochgebirge fossilienreich.

In Mitteleuropa begann die Trias mit der Ablagerung des vor allem aus rötlichen Sandsteinen und Tonen bestehenden Buntsandsteins; ihm folgte der marine Muschelkalk mit grauen Kalken und Tonen, dann der Keuper, dessen Gesteine meist tonig, aber auch sandig sind. Buntsandstein und Keuper sind meist arm an Fossilien, sie sind überwiegend festländisch beeinflusste Bildungen. Beim Muschelkalk handelt es

sich um Meeresablagerungen. Einen guten Einblick in seine Organismenwelt kann man sich an verschiedenen Stellen in Mitteleuropa verschaffen. Der Muschelkalk findet schon lange als Werkstein Verwendung und prägt Kulturlandschaften und bekannte Gebäude, z.B. Orte in Franken, Stauferburgen an Neckar, Jagst und Kocher, den Dom zu Naumburg, den Stuttgarter Hauptbahnhof und das Berliner Olympiastadion. 25.000 km<sup>2</sup> werden in Deutschland von den grauen Kalksteinen des Muschelkalkes geprägt, d.h. hier tritt er unmittelbar zutage.

Am Land scheint das Massenaussterben Ende Perm die Pflanzen wesentlich weniger in Mitleidenschaft gezogen zu haben als die Tiere. Die spätpaläozoischen Floren hatten schon lange vor Ende des Perms Veränderungen durchgemacht. Im Perm hatten sich die Gymnospermen durchgesetzt; ihre mannigfaltigsten Gruppen waren die Cycadophytina (Palmfarne), Coniferen und Ginkgogewächse. Sie dominierten auch in den Wäldern des Mesozoikums.

Die Landflora des Buntsandstein war an das damals vorherrschende Wüstenklima mit kurzzeitigen Niederschlagsperioden angepasst. Die Vegetation war arm, der Bewuchs locker. In den trockenen, bodensatzreichen Ablagerungsgebieten herrschten Coniferen vor. Auffälligste Buntsandsteinpflanze war die sukkulentenartige, bis 2 m hohe *Pleuromeia*, ein Bärlappgewächs. Ihr verdickter Stamm diente als Wasserspeicher, die Achse endete mit einem Blütenzapfen an der Stammspitze. Wie bei dem verwandten Siegelbaum war der Stamm dicht mit Narben abgefallener Blätter besetzt; Blätter standen nur im oberen Bereich. Schachtelhalme (*Equisetites*, *Schizoneura*) erreichten in der Trias 6 m Höhe. Da man ihre hohlen Stengel früher für Schilf hielt, wurde der *Equisetites arenaceus* enthaltende Sandstein Schilfsandstein genannt. Farne existierten als überwiegend an Trockenheit angepasste kleine Formen mit kurzem Stamm. Als Verdunstungsschutz trugen sie Haare, ähnlich wie rezente Trockenfarne. *Anomopteris* mit etwa 1 m langen Wedeln ist ein Leitfossil des Buntsandsteins. Die häufigsten und artenreichsten Fossilien des Buntsandsteins sind die Coniferen. Leitfossil ist *Voltzia*, die der Fichte ähnlich war. In der Pfalz und in den Vogesen erinnert der Voltziensandstein an diesen Nadelbaum.

Die Keuperflora war üppiger und abwechslungsreicher als die Flora des Buntsandsteins, das Klima insgesamt humider. Wie auch das marine Benthos zeigten die terrestrischen Landschaften mehr Ähnlichkeit mit heutigen als mit paläozoischen Verhältnissen. Das liegt im wesentlichen an den Nadelhölzern, die den Gesamtcharakter der Flora prägten. In der Ober-Trias (Keuper) kündigt sich die bis zur Unterkreide dauernde Blütezeit der Cycadeen an. Die Fossilfunde entsprechen im vegetativen Bau oft schon rezenten Cycadeen-Gattungen. Auch die Ginkgogewächse, deren Blätter schon aus dem Rotliegenden bekannt sind, spielten in der Trias eine wichtige Rolle.

Eine weitere wichtige Gymnospermen-Gruppe dieser Zeit sind die Bennettitidae. Sie existierten von der Ober-Trias bis zur Unter-Kreide. Durch ihre Blattwedel ähnelten sie äußerlich den Cycadeen. Ihr Blütenbau wich jedoch grundlegend ab: Sie besaßen als erste Pflanzen der Erdgeschichte Zwitterblüten mit Perianth und wurden vermutlich von Käfern bestäubt.

### 3.2. Jura

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

Die Schichtenfolge des Jura wird in Süddeutschland in drei Abteilungen untergliedert: Schwarzen, Braunen und Weißen Jura. Der Schwarze Jura (unterer Jura oder Lias) Süddeutschlands ist wegen seiner hervorragend erhaltenen Wirbeltierfossilien in dunklen Tönen berühmt geworden. Der Braune Jura (mittlerer Jura oder Dogger) bildet in der Nordsee braune, sandige Speichergesteine für Öl und Gas. Der Weiße Jura (oberer Jura oder Malm) ist besonders bekannt geworden durch die hellgefärbten Plattenkalke im süddeutschen Raum, z.B. um Solnhofen. Es handelt sich um sehr feinkörnigen Kalkstein, der zum Teil aus Hartteilen von Nannoplanktern entstanden ist. Besonders bekannt sind in diesen Kalksteinen der „Urvogel“ *Archaeopteryx* und der Pfeilschwanz *Mesolimulus*, zu den häufigsten Fossilien gehören Ammoniten und Belemniten. Jura-Gesteine sind an vielen Stellen Mittel- und Westeuropas reich an Fossilien. In Deutschland sind Schwäbische und Fränkische Alb größtenteils aus Jura-Gesteinen aufgebaut und klassisches Land der Jura-Forschung. Der durch überwiegend helle Kalke charakterisierte Gebirgszug zieht in weitem Bogen bis in die Schweiz und nach Frankreich. In Norddeutschland werden Höhenzüge des Weser- und Leineberglandes aus marinen Sedimenten des Jura gebildet.

### 3.3. Kreide

Die Kreide ist durch umwälzende Veränderungen gekennzeichnet. Der Südkontinent Gondwana zerfällt in Südamerika, Afrika und Indien; die Kontinente be-

wegen sich in Richtung auf ihre heutige Position. Im Nordkontinent Laurasia liegen Nordamerika und Eurasien zunächst noch nahe zusammen. Das Meer überschwemmt bei den ausgedehntesten Überflutungen der jüngeren Erdgeschichte selbst alte Hochflächen, u.a. auch den nordwesteuropäischen Raum, und lagerte zunächst tonige, dann stärker kalkige Schichten ab, auf die in der Oberkreide die weiße Schreibkreide folgte. Auf den Kontinenten treten die Bedecktsamer (Angiospermen) an die Seite der Nacktsamer (Gymnospermen). Viele heute noch vorhandene Wirbeltiergruppen entfalteten sich in dieser Zeit, z.B. Schlangen, Schildkröten, Eidechsen und Krokodile. Nach wie vor dominierten jedoch die Dinosaurier. Gegen Ende der Kreide sterben Ammoniten, Dinosaurier, Flugsaurier und bezahnte Vögel aus. Die Kreide-Tertiärgrenze markiert das fünfte und letzte Massenaussterben vor dem Entstehen des Menschen.

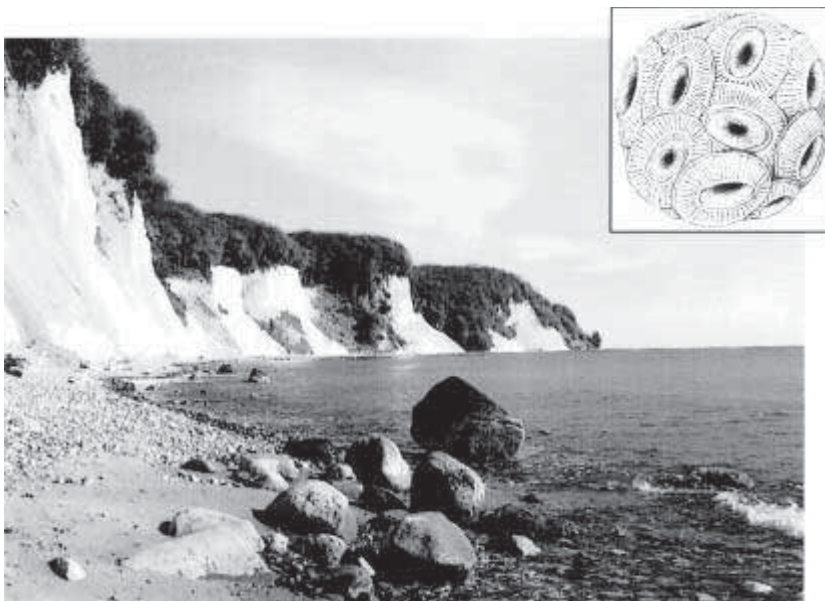
Im Plankton der Ozeane machten die Kieselalgen (Diatomeen) eine Radiation durch. Sie haben wohl mit den Dinoflagellaten einen wesentlichen Teil zur Primärproduktion und zur Bildung von Tiefseesedimenten der Ozeane beigetragen. Auch die planktischen Foraminiferen (Globigerinen) entwickelten sich stark;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

Speziell während der Oberkreide spielte auch das kalkige Nannoplankton eine wichtige Rolle. Die Platten, mit denen die Zellen der nannoplanktischen Coccolithophorida gepanzert waren, sammelten sich zu mächtigen Sedimenten (Schreibkreide, Abb. 10). Solche Ablagerungen kennen wir beispielweise von

der Südostküste Englands bei Dover und den Ostseinseln Rügen und Mön. In großer Gleichförmigkeit erstreckt sich die Schreibkreide von Süd-England bis zur Krim. In manchen Gebieten sind auch Schwämme an ihrem Aufbau beteiligt (Maastrichter Kreide).

Im Benthos der Meere gehen die Brachiopoden weiter zurück (heute existieren von ihnen nur noch etwa 330 Arten – gegenüber 30.000, die fossil bekannt wurden); ähnliches gilt für die gestielten Crinoidea. Brachiopoden lebten allerdings in manchen küstennahen Gebieten in großer Dichte, so die Inarticulaten mit den kalkschaligen, festgewachsenen Gattungen *Isocrania*. Unter den Gastropoden, speziell den Neogastropoden, entstanden viele moderne Familien mit carnivoren Formen.

Die Bivalvia erreichen in Form der verbreiteten Inoceramen eine besondere Mannigfaltigkeit. Die Inoceramen sind häufige Muscheln, die bis 1 m lang wurden. Sie lebten vor allem in kühleren Meeren und stellen hier wichtige Leitfossilien dar. In flachen, warmen Meeresgebieten dominierten die bis 2 m hohen Rudisten, die zum Teil umfangreiche Riffe bildeten. Sie entstanden im Jura und besiedelten die tropischen und subtropischen Flachmeere etwa 70 Millionen Jahre, bevor sie etwa 100.000 Jahre vor der Kreide-Tertiär-Grenze ausstarben. Rudisten bevorzugten jene Schelfbereiche, in denen starke Wasserbewegung vorherrschte. Trotz ihrer robusten Schalen wurden sie oft zerstört, weswegen man heute vorwiegend Trümmerkalke findet (rudus, lat. = Schutt). An manchen Stellen entstanden bis über 1000 m dicke Schichten. Für die Ausbreitung der Rudisten wirkte sicher die Überflutung großer Bereiche der Kontinente begünstigend. Rudisten hatten zwei sehr



**Abbildung 10**

**Kreideküste, zu einem erheblichen Teil aus den Schalenplatten (Coccolithen) einzelliger Algen (Coccolithophorida, Inset) aufgebaut (aus STORCH, WELSCH, WINK 2001).**

unterschiedliche Schalen. Die eine war kegelförmig und konnte fast 2 m Höhe erreichen, die andere war deckelförmig. Flachwasserriffe der Oberkreide wurden im wesentlichen von ihnen aufgebaut. Heute findet man fossile Rudisten-Riffe in Südeuropa, Nordafrika, Arabien, Iran, Indonesien, China, USA und Mittelamerika, also entlang der alten Tethys-Küste. Auf der arabischen Halbinsel sind Rudistenkalke wichtige Speichergesteine für Erdöl. Unglaublich war die Kalkproduktion: Ein Weichkörper von 5-10 cm<sup>3</sup> (entspricht dem einer heutigen Auster) konnte in einem Jahrzehnt mehrere Kilogramm Kalk produzieren. Der relativ kleine Weichkörper bewohnte in den hohen, kegelförmigen Gehäusen nur die oberste Etage; alle darunter liegenden ehemaligen Wohnbereiche wurden durch Kalkböden verschlossen.

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

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

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

Gegen Ende der Kreidezeit drangen die rein kretazischen Mosasaurier (Maas-Saurier) in die Meere ein. Sie waren langgestreckte, carnivore Reptilien, die an Warane erinnern. Ihre Länge reichte von 2 m (*Cliadestes*) bis 17 m (*Mosasaurus*). Mosasaurier haben sich vergleichsweise schnell in den Weltmeeren ausgebreitet. In ihrer relativ kurzen Geschichte von 25 Millionen Jahren brachten sie ganz verschiedene Lebensformen hervor, u.a. Muschelknacker (*Globidens*) und Räuber, die von ihresgleichen, Fischen und Vögeln (*Hesperornis*) lebten (*Tylosaurus* u.a.).

Auf dem Festland entwickelten die Saurischia mit den großen Raubdinosauriern und den riesigen Pflanzenfressern neue Gattungen. Die Ornithischia brachten eine Reihe neuer Formen hervor, z.B. die bekannte Gattung *Iguanodon*. Diese bis 7 m großen Pflanzenfresser lebten auch in Europa. Besonders bekannte Formen sind auch *Triceratops* mit langen Nasenaufsätzen und *Ankylosaurus* mit seiner starken Panzerung.

Die Flugsaurier brachten in der Oberkreide die größten Formen ihrer Geschichte hervor: *Quetzalcoatlus* erreichte 15 m Spannweite und war das größte fliegende Tier, welches uns bekannt ist. *Pteranodon* wies eine Spannweite von 9 m auf. Daneben gab es eine Fülle kleinerer Formen, z.T. mit langen Schwänzen. Die Pterosaurier besaßen eine feste Verbindung des Schultergürtels mit der Brustwirbelsäule und waren wahrscheinlich wie die Säugetiere und Vögel homoiotherm.

In der Kreide liegt ein entscheidender Wendepunkt in der Florengeschichte: Mit der rapiden Ausbreitung der Angiospermen – innerhalb von etwa 10 Millionen Jahren – ab der Grenze Unter-Kreide – Ober-Kreide beginnt vor etwa 120 Millionen Jahren das von diesen dominierte Neo- oder Känozoikum. Von der mittleren Kreidezeit an überflügeln die Angiospermen die viel älteren Gymnospermen. Manche Gymnospermen verschwanden ganz, so die Bennetitatae, die im Mesozoikum ein wichtiges Florelement waren. Angiospermen sind „Bedecktsamer“, d.h. ihre Samenanlagen werden von einem Fruchtknoten umhüllt und liegen nicht mehr frei wie bei dem Gymnospermen („Nacktsamern“). Ihre Blüten sind bunt und locken Bestäuber an, die an ihrem Vermehrungsprozess beteiligt sind. Es erfolgt eine enge Coevolution mit Insekten, insbesondere Schmetterlingen und Hautflüglern. Ginkgogewächse sterben in der Kreide bis auf geringe Reste aus; auch die in der Unterkreide noch stark vertretenen Voltziales gehen zurück. Die Pinales machen etwa parallel zu den Angiospermen eine rasche Evolution durch, werden aber dann im Tertiär endgültig von den Angiospermen in Randgebiete gedrängt.

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

#### 4. Känozoikum (Erdneuzeit)

Das Känozoikum ist das kürzeste Erdzeitalter. An seinem Beginn steht das Aufblühen zahlreicher Organismengruppen, welche die Lebensräume einnahmen, die nach dem großen Einschnitt an der Kreide-Tertiär-Grenze (K-T-Grenze) ausgestorben waren. Das Känozoikum wird in Tertiär und Quartär gegliedert. Das Känozoikum ist durch bedeutende geologische Ereignisse gekennzeichnet, die letztlich die heutigen Bedingungen geschaffen haben. Das Öffnen der Drake-Passage zwischen Südamerika und der Antarktis führte zur Bildung der zirkumantarktischen Strömung. Damit erfolgte eine thermische Isolation

der südpolaren Region. Später veränderte ausserdem die Ausbildung der mittellamerikanischen Brücke das ozeanische Strömungsmuster. Der Golfstrom entstand.

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

#### 4.1 Tertiär

Im Tertiär erfolgten immer wieder Meereseinbrüche, die in Europa zu fossilreichen Ablagerungen in „Tertiär-Becken“ führten, dem Pariser, Londoner, Nordwestdeutschen und Wiener Becken sowie dem Rheingraben mit dem Mainzer Becken. Die tiefgreifendsten Veränderungen erfolgten jedoch im Raum der Pyrenäen, Alpen und Karpaten, wo hoch aufragende Gebirge und die heutigen Flusssysteme entstanden. Es handelt sich um die bedeutendste Gebirgsbildung der Erdneuzeit (Alpidische Gebirgsbildung).

In weiten, absinkenden Gebieten dagegen entstanden umfangreiche Braunkohlenlager, z.B. am Niederrhein (im Raum Aachen, Neuß), bei Helmstedt und bei Halle. Die klimatische Situation war damals dort ähnlich wie im Karbon: die Temperaturen waren relativ hoch, die Vegetation reich entwickelt, das Land sank langsam ab. Große Mengen absterbender Pflanzensubstanz sammelten sich, verrotften und wurden schließlich zu Kohle.

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

Die Fauna der tertiären Meere ähnelte der der heutigen schon sehr. Die früher so hervortretenden Brachiopoden waren stark zurückgegangen, Muscheln statt dessen verbreitet. Der Oberrheingraben war ein Flachmeer, in dem z. B. Haie lebten. Schnecken entfalteten sich zu großer Artenfülle, im Pariser Becken findet man z.B. hervorragend erhaltene Schalen. Unter den Foraminiferen erschienen abermals Riesenformen: die scheibenförmigen Nummuliten erreichten Durchmesser von mehr als 10 cm. Stellenweise sind sie gesteinsbildend. Am bekanntesten sind wohl die großen Pyramiden von Gisa in der Nähe von Kairo, die aus Nummulitengestein aus nahegelegenen Steinbrüchen im Alten Reich aufgebaut wurden.

Die Tertiärschichten werden weitgehend nach dem prozentualen Anteil der heute noch lebenden Mollusken-Gattungen differenziert und das Tertiär ge-

gliedert in Alttertiär oder Paläozän (Paleozän, Eozän und Oligozän) sowie Jungtertiär oder Neogen (Miozän und Pliozän). Man schätzt, dass es im Eozän weniger als 5% der heute existierenden Mollusken-Gattungen gab, im Miozän waren es 20%, im Pliozän über 50%.

Nachdem im Mesozoikum die Reptilien als Raubtiere in den Meeren eine bedeutende Rolle gespielt hatten, folgten jetzt die Säuger. Schon im Alttertiär eroberten die Wale das Meer, sie stammen von den Paarhufern nahestehenden Ur-Huftieren ab. Im frühen Jungtertiär folgten die Robben, die sich von bärenartigen Raubtieren ableiten lassen.

Auch auf dem Festland machten die Säugetiere eine rasche Entfaltung durch. Huftiere, Raubtiere, Nagetiere und Primaten waren schon im Paleozän vorhanden, Fledermäuse sind seit dem Eozän bekannt. Es gab im Tertiär nicht nur das rasche Entstehen neuer Säugerordnungen, manche starben auch bald wieder aus.

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

Die Entfaltung der Blütenpflanzen, die etwa 100 Millionen Jahre vor heute begann, setzte sich im Tertiär fort. Mit ihr entstand vermutlich in einer engen Coevolution die große Vielfalt der Insekten.

Dem Verlust an Biodiversität an der Kreide-Tertiär-Grenze folgte eine rasche Evolution und Diversifikation der Säugetiere, weswegen das Känozoikum auch als das Zeitalter der Säugetiere bezeichnet wird. In den Meeren entwickelten sich Wale, Robben und Seekühe. Auf dem Land breiten sich viele Ordnungen aus, die zum Teil auch heute noch leben.

Verschiedentlich entstanden Riesenformen, so auch das größte Landsäugetier aller Zeiten, das über 6 m Schulterhöhe messende und 9 m lange *Baluchitherium*, das vom Oligozän bis zum Miozän bekannt ist. Es wurde nach Baluchistan (Pakistan) benannt. Diese gigantische Form hatte einen 1,5 m langen Schädel, welcher an einem 2,5 m langen Hals sass. Die Körpermasse schätzt man auf 30 Tonnen. *Baluchitherium* war Pflanzenfresser. In Europa gab es zeitgleich eine ähnliche Form: *Indricotherium*.

Sehr genau ist die Geschichte der Pferde bekannt, und in der Tat ist der Pferdestammbaum das „Paradeppferd“ der Evolutionsbiologie. Ausgangspunkt sind kleine, etwa 1 m lange Formen wie *Hyracotherium* (*Eohippus*).

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

Ebenfalls im Jungtertiär spielten die Elefanten eine große Rolle. Im Alttertiär waren sie auf Afrika beschränkt gewesen, ab Miozän waren sie praktisch auf der ganzen Erde verbreitet.

Mit zunehmender Kenntnis der Plattentektonik und des Genoms entstehen interessante neue Vorstellungen über die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den einzelnen Säugetierordnungen. So wurde z.B. kürzlich die Einrichtung einer Überordnung Afrotheria gefordert, der die Ordnungen Proboscidea (Elefanten), Sirenia (Seekühe), Hyracoidea (Klippschliefer), Tubulidentata (Erdferkel), Macroscelidea (Elefantenspitzmäuse) und Afrosoricida (Goldmulle und Tenrecs) angehören. Alle diese Tiergruppen sind in Afrika entstanden und zwar zu einer Zeit, als Afrika noch von den anderen Kontinenten isoliert war (Ende der Kreide, Beginn des Tertiärs). DNA- und Proteinsequenzdaten stimmen in erheblichem Ausmass bei diesen Säugetiergruppen überein, so dass eine nähere Verwandtschaft durchaus wahrscheinlich ist (STORCH, WELSCH, WINK 2001).

Die Vögel brachten nahe der Kreide-Tertiär-Grenze zahlreiche sehr große, flugunfähige Formen hervor, z.B. den Riesenvogel *Diatryma*.

#### 4.2 Quartär

Die Erdperiode, die dem Pliozän folgte und in der wir heute leben, ist das Quartär. Dieses wird unterteilt in das Pleistozän (das eigentliche Eiszeitalter) und das Holozän, die Zeit nach der letzten Vereisung, die Jetztzeit. Die Abtrennung des Holozäns vom Pleistozän ist ganz willkürlich und historisch bedingt. Es handelt sich um die Warmzeit nach der Würm- (Alpenvorland) bzw. Weichseleiszeit (Norddeutschland). Das Holozän begann vor ca. 11.500 Jahren und dauert bis heute an. Auch im Holozän gab es Temperaturszillationen; interessant sind die Gletschervorstöße vom 16. bis 19. Jahrhundert nach Christus („Kleine Eiszeit“), die auf Flora und Fauna sowie die Geschichte Europas eingewirkt hat.

Die Datierung quartärer kontinentaler Ablagerungen ist mit vielen Problemen behaftet, weil diese Ablagerungen große zeitliche und räumliche Lücken aufweisen. Tiefseesedimente, die langsam und kontinuierlich abgelagert werden, sind i.a. weniger problematisch. In diesen Meeresablagerungen sind es insbesondere die Sauerstoffisotopen-Signatur und die paläomagnetische Polarität, die in stratigraphischer Hinsicht gut verwertbar sind (Sauerstoffisotopen-Stratigraphie und Magneto-Stratigraphie). Diese stratigraphischen Methoden liefern jedoch noch keine zahlenmäßigen Altersangaben in Jahren. Hierfür lassen sich physikalische Methoden einsetzen, die vor allem auf der Bestimmung der natürlichen Radioaktivität beruhen. Weiterhin sind recht genaue astronomische Datierungen nützlich, die auf den bekannten periodisch erfolgenden Veränderungen der Erdbahnelemente beruhen, die Anlass für globale Klimaveränderungen gewesen sind. Die Klimaverän-

derungen spiegeln sich auch in Änderungen des Pollenspektrums wider.

Im Pleistozän griff der moderne Mensch in das Geschehen der Natur ein. In einer – geologisch gesehen – kurzen Zeit hat sich *Homo sapiens* ausgebreitet und vermehrt. Um 1830 lebte zum ersten Mal eine Milliarde Erdenbürger gleichzeitig, 1930 waren es zwei Milliarden, 1960 drei, 1974 vier, 1987 fünf und 1999 sechs Milliarden. Mit dieser Vermehrung kam es zur Umgestaltung von Lebensräumen. Agrarlandschaft, Industrie und Fischerei kennzeichnen die moderne Gesellschaft. Zum ersten Mal hat eine Art, eben *Homo sapiens*, die Grenzen der Belastbarkeit des Globus erreicht und wirkt als alleinige Ursache eines Massenaussterbens.

#### Zusammenfassung

Seit wenigstens 3,5 Milliarden Jahren gibt es Leben auf der Erde, seit etwa 700 Millionen Jahren existieren vielzellige Organismen (Ediacara-Fauna). Schon im frühen Paläozoikum gab es die meisten Baupläne auch heute lebender Tiere. Die weitere Evolution ist eine Entfaltung von organischer Vielfalt, die jedoch im Verlaufe von fünf Massenaussterben stark reduziert wurde. Die Entfaltung geht mit einer Gestaltung der Umwelt durch Organismen einher.

#### Summary

Life on earth originated about 3.5 billion years ago. The oldest multicellular organisms date back about 700 million years (Ediacara fauna of soft-bodied organisms in the late Proterozoic). The small shelly fauna was the first skeletonized assemblage. Important reef builders (and thus carbon carbonate producers) came into existence in the Cambrian. Generally, the fossil record gives accurate information about diversification and extinction. Five mass extinctions occurred in the Phanerozoic. The history of life on earth is marked by a number of major expansions that followed the acquisition of new characters, and the mastery of new environment.

#### Literatur

- BELL, P.B. & A.R. HEMSLEY (2000): Green Plants – their origin and diversity. University, Cambridge .
- CHRISTNER, J. & G. KÜHNER (1989): 400 Millionen Jahre Landpflanzen. Führer zur Ausstellung von Pflanzenfossilien im Geologischen Institut der Eberhard-Karls-Universität Tübingen. Attempto, Tübingen.
- CONWAY MORRIS, S. (1998): The Crucible of Creation. The Burgess Shale and the Rise of Animals. Oxford Univ Press, Oxford.
- GLAESSNER, M.F. (1984): The dawn of animal life. A biohistorical study. Cambridge University Press. Cambridge.
- HAUSCHKE, N. & V. WILDE (Hrsg.) (1999): Trias. Pfeil, München.

KOENIGSWALD, W. von & W. MEYER (1994):  
Erdgeschichte im Rheinland. Pfeil, München.

NIELSEN, C. (1995):  
Animal evolution. Oxford University Press, Oxford.

PROBST, E. (1999):  
Deutschland in der Urzeit. Orbis, München.

SCOTese, C.R. & W.S. McKERROW (1990):  
Revised world maps. Geol Soc London Mem 51: 1-21.

SEILACHER, A. (1989):  
Vendozoa: organismic construction in the Proterozoic biosphere. Lethaia 22: 229-239.

STORCH, V.; WELSCH, U. & M. WINK (2001):  
Evolutionbiologie. Springer, Heidelberg (im Druck).

WHITTINGTON, H.B. (1985):  
The Burgess Shale. Yale University Press, New Haven.

**Anschrift des Verfassers:**

Professor Dr. Volker Storch  
Zoologisches Institut  
Im Neuenheimer Feld 230  
D-69120 Heidelberg



**Zum Titelbild:**

Das Titelbild symbolisiert den Planeten Erde mit seiner Vielfalt an Pflanzen und Tieren und die besondere Stellung des Menschen. Als Homo sapiens ist es ihm gelungen, sich von zahlreichen lebenserschwerenden Zwängen der Natur zu befreien und sich eine eigene kostenintensive Welt zu schaffen. In wenigen hundert Jahren ist der Mensch vom physiologisch unbedeutenden Konsumenten zu einem globalen Manipulator geworden, durch welchen die Vielfalt des Lebens in erschreckendem Maße vermindert wird. Diese Entwicklung gefährdet die Erhaltung der uns seit Millionen von Jahren kostenlos zur Verfügung stehenden lebensfreundlichen Eigenschaften der natürlichen Umwelt.

(Titelbildmontage: H. O. Siebeck)

**Die Veranstaltung und vorliegende Broschüre wurden mit Mitteln der Europäischen Union gefördert.**

**Laufener Seminarbeiträge 2/02**

Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

ISSN 0175 - 0852

ISBN 3-931175-67-7

---

Die Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege ist eine dem Geschäftsbereich des Bayerischen Staatsministeriums für Landesentwicklung und Umweltfragen angehörende Einrichtung.

---

Die mit dem Verfassernamen gekennzeichneten Beiträge geben nicht in jedem Fall die Meinung der Herausgeber wieder. Die Verfasser sind verantwortlich für die Richtigkeit der in ihren Beiträgen mitgeteilten Tatbestände.

Die Zeitschrift und alle in ihr enthaltenen einzelnen Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung der AutorInnen oder der Herausgeber unzulässig.

Schriftleitung: Dr. Notker Mallach (ANL, Ref. 12) in Zusammenarbeit mit Prof. Dr. Otto Siebeck

Satz: Christina Brüderl (ANL)

Farbseiten: Fa. Hans Bleicher, 83410 Laufen

Redaktionelle Betreuung: Dr. Notker Mallach (ANL)

Druck und Bindung: Lippl Druckservice, 84529 Tittmoning

Druck auf Recyclingpapier (100% Altpapier)