

FORTSCHRITTSBERICHT

Massenaussterben und ihre Bedeutung für die Evolution

Von ULRICH KULL, Stuttgart

Zusammenfassung	
Abstract	5
1. Einleitung	6
2. Hintergrund-Extinktion	7
3. Massenaussterben	8
3.1 Allgemeine Charakteristika	8
3.2 Kreide/Paläogen-Ereignis	11
3.3 Perm/Trias-Ereignis	15
3.4 Weitere Massenextinktionen im Phanerozoikum	18
4. Ein Blick auf die kambrische Faunenwende	20
5. Schlussfolgerungen	21
6. Literaturverzeichnis	23

ZUSAMMENFASSUNG

Massenextinktionen sind Folge besonderer Ereignisse in geologisch sehr kurzen Zeitspannen und dadurch von der Hintergrund-Extinktion zu unterscheiden. Letztere ist Folge von Veränderungen der abiotischen oder biotischen Umwelt; dazu gehören auch globale Klimaveränderungen und Meeresspiegelschwankungen in langen Zeiträumen sowie Veränderungen der chemischen Zusammensetzung des Meerwassers. Im Phanerozoikum hat es fünf auffällige Massenaussterben gegeben (die „big five“). Deren allgemeine Charakteristika werden behandelt und als Beispiele dazu vor allem Vorgänge des Kreide/Paläogen-Ereignisses herangezogen. Dieses Ereignis wurde sehr wahrscheinlich durch den Einschlag eines Himmelskörpers hervorgerufen; etliche Folgen für die Evolution werden beschrieben. Die größte Katastrophe im Phanerozoikum war das Perm/Trias-Ereignis, bei dem es zur globalen Anoxie des Weltmeeres kam. Seine letzte Ursache ist unbekannt. Weitere Massenextinktionen zu Ende von Trias und Ordovizium sowie im Spätdevon werden kurz behandelt. Ein Blick auf die „kambrische Faunenwende“ (Ediacarium/Kambrium) zeigt, dass eine erste Radiation der Metazoa schon im Neoproterozoikum stattgefunden hat, der nach der drastischen Veränderung der Umweltbedingungen eine zweite im frühen und mittleren Kambrium folgt – vergleichbar den Radiationen der Säuger in der Kreide und im Paläogen. Eine einheitliche Erklärung für alle Massenaussterben gibt es nicht; auch sind sie in zwar geologisch jeweils kurzer Zeitspanne, aber doch unterschiedlich rasch abgelaufen. Die Extinktion bzw. Dezimierung betraf bei den verschiedenen Ereignissen jeweils unterschiedliche Taxa; der vollständige ökologische Ersatz erforderte 5–20 Millionen Jahre.

Schlüsselwörter: Massenextinktion, Kreide/Paläogen-Ereignis, Perm/Trias-Ereignis, globale Anoxie, Radiation, kambrische Faunenwende, Extinktionsmuster, ökologischer Ersatz

ABSTRACT

Mass extinctions are caused by exceptional events in a very short period and in this way distinguished from the usual background extinction processes. The latter are results of changes in the abiotic or biotic environments, to which global changes of the climate, of sea-level and of the chemical composition of the sea water also belong. During the Phanerozoic five big mass extinctions have taken place. Their characteristics are discussed, with examples primarily from the Cretaceous/Paleogene extinction. This event was presumably caused by an impact. Some consequences regarding the evolution of organisms are described. The biggest catastrophe during the Phanerozoic was the Permian/Triassic extinction, with marine global anoxia. The ultimate cause of this event is not yet known. Further mass extinctions, at the end of the Triassic and Ordovician periods and in the Late Devonian, are briefly discussed. A glance at the changes of the organisms during Ediacarian and Cambrian periods shows that a first radiation of metazoan animals took place during the late Neoproterozoic, followed by a second one during the Early to Middle Cambrian after severe environmental changes. This seems to be comparable to the radiation of mammals during the Cretaceous and again in the Paleogene. There is, however, no unifying explanation for mass extinctions. They also required different amounts of time, some being short only in a geological sense. Different events caused the extinction or impairment of different groups of organisms; there is no unified pattern. After a mass extinction, complete ecological replacement and restoration has required 5–20 mill. years.

Key words: mass extinction, Cretaceous/Paleogene event, Permian/Triassic event, global anoxia, radiation, Cambrian „explosion“, pattern of extinction, ecological replacement.

1. EINLEITUNG

Das Aussterben einer Art ist definiert als deren Verschwinden ohne Nachkommen zu hinterlassen, d. h. unter Verlust ihres genetischen Programms. Kein Aussterben liegt vor, wenn aus einer Art durch Auftrennung zwei neue Arten hervorgehen – alle rezenten Arten gehen aus derartigen Aufspaltungen hervor, zurück bis zu den Anfängen des Lebens auf der Erde.

Man unterscheidet in der Regel gewöhnliche Aussterbeereignisse, die „Hintergrundextinktion“, von Massenextinktionen, bei denen in einem geologisch sehr kurzen Zeitraum ungewöhnlich viele Arten verschwinden (PALFY 2005, KULL 2007). Die Grenzen sind allerdings fließend (BENTON 1995), sowohl hinsichtlich der Zahl ausgestorbener Arten als auch hinsichtlich der Zeitspanne des Aussterbens.

Hintergrundextinktion ist ein normaler Vorgang in der Evolution und läuft permanent ab. Dabei halten sich – über geologische Zeiträume gerechnet – Artneubildung und Aussterben häufig die Waage. Die zu jedem Zeitpunkt am besten angepassten Arten überleben; die Hintergrundextinktion verläuft „darwinisch“. Dagegen sind die MasseneXTinktionen Folge besonderer, oft katastrophaler Ereignisse.

Ein Problem bei der quantitativen Untersuchung von Aussterbevorgängen in der Erdgeschichte beruht auf der Probenbewertung. Eigentlich sollte man stets von den einzelnen Arten ausgehen, denn die höheren Taxa sind entgegen der Namensgebung oft nicht gleichrangig und vielfach auch keine gesicherten Monophyla (Clades). Jedoch ist der Bezug auf Arten schon aus praktischen Gründen oft nicht möglich. Man sollte aber stets berücksichtigen, dass die Fehlerwahrscheinlichkeit um so größer ist, je höher der taxonomische Rang der jeweilig herangezogenen Gruppierungen ist.

2. HINTERGRUND-EXTINKTION

Ursachen des normalen Aussterbe geschehens sind Veränderungen der abiotischen oder biotischen Umwelt, auf die der Genpool einer Population nicht rasch genug reagieren kann, sowie – bei kleinen Populationen – Zufallsereignisse. Eine Veränderung der Umwelt führte beispielsweise zum Verschwinden des Riesenhirschs *Megaloceros* zu Ende der letzten Eiszeit – sein Lebensraum wurde im Zuge der Erwärmung durch das Hochkommen von Wäldern mehr und mehr eingengt. Ebenso verschwanden die Rieseninsekten des frühen Perm, weil infolge der damaligen Abnahme des Sauerstoffgehalts der Atmosphäre ihr Tracheen-Atmungssystem nicht mehr leistungsfähig genug war.

Zu den Veränderungen biotischer Umweltfaktoren gehört die Ausbreitung von Krankheitserregern und von Parasiten. Die Entstehung und Ausbreitung konkurrenzüberlegener Arten ist wohl die häufigste Ursache des Aussterbens. So sind die meisten der Halbaffen-Arten schon lange verschwunden; auf Madagaskar hingegen entstand infolge der Isolation der Insel eine große Anzahl von Arten der Gruppe der Lemuren durch adaptive Radiation.

Regionale Aussterbeprozesse gehen auf die gleichen Ursachen zurück, nur haben sie größeres Ausmaß erreicht. Südamerika war während des Paläogens und Neogens über ca. 50 Mill. Jahre isoliert, so dass infolge der dadurch geringen Populationsaustausche die Evolution dort weitgehend getrennt stattfand. Es entstanden mehrere eigene Säugerordnungen und einige Ordnungen brachten besonders viele Arten hervor (z.B. Faultiere, Gürteltiere). In der Gruppe der Meerschweinchen-Artigen entstanden Arten bis Nashorn-Größe. Vor 3–5 Mill. Jahren wurde die mittelamerikanische Landbrücke gebildet. Daher konnten nun z.B. Huftiere und Raubtiere nach Südamerika gelangen, Faul- und Gürteltiere umgekehrt nach Nordamerika. Viele der Herbivoren Südamerikas haben sich den veränderten Bedingungen – vor allem infolge der Zunahme der Räuber – nicht hinreichend schnell angepasst und starben unterschiedlich rasch aus. Riesenfaultiere haben aber in Nordamerika bis ins Pleistozän existiert.

Für regionale Aussterbevorgänge relevant sind Meeresspiegelschwankungen, die zur Veränderung der Fläche von Schelfmeeren führten. Sie können durch globale Klimaveränderungen (Bildung oder Abschmelzen von Poleiskappen), aber auch durch unterschiedliche Dehnungsraten mittelozeanischer Schwellen zustande kommen. In diesem Zusammenhang kann es zu Veränderungen der Ionenzusammensetzung des Meeresswassers kommen, die sich wiederum auf die Biomineralisation auswirkt (SANDBERG 1983). Bei globalem Treibhausklima ist Calcitbildung begünstigt, bei Kühlhausklima (akzentuiertem Klima, so wie heute) die Bildung von Aragonit bzw. Mg-reichem Calcit. Hartschalige Meeresorganismen bevorzugen das Mineral, dessen Bildung zu ihrer eigenen Entstehungszeit energieärmer ist. Viele Arten behalten das Baumaterial auch bei, wenn die globalen Bedingungen sich ändern – sie verändern das genetische Programm ihrer Schalenbildung nicht und können dadurch Selektionsnachteile erfahren. Dies gilt allerdings nicht generell – es gibt Arten, bei denen die Biomineralisation sich ändert. Dem Schwanken durch globale Klimaveränderung überlagert scheint eine generelle Zunahme der Aragonitbildung im Verlauf des Phanerozoikums, die auf eine Abnahme des mittleren CO₂-Gehalts der Atmosphäre in dieser Zeitspanne zurückgeführt wird (ZHURAVLEV u. WOOD 2009).

3. MASSENAUSSTERBEN

3.1 Allgemeine Charakteristika

Massenextinktionen sind schon lange bekannt. Die Untersuchung der Evolution der Ammonoiden zeigte früh, dass sie zweimal – an der Wende Perm/Trias vor ca. 250 Mill. Jahren und an der Grenze Trias/Jura vor ca. 205 Mill. Jahren – bis auf wenige Arten ausstarben, sich dann aber durch neue Artbildung wieder „erholten“, bis sie an der Grenze Kreide/Paläogen vor 65 Mill. Jahren endgültig verschwanden. Einen kleineren Einbruch der Artenzahl hatten sie auch schon ganz früh im späten Devon erfahren. Heute unterscheidet man im Phanerozoikum üblicherweise fünf Massenaussterbe-Ereignisse, die „big five“ (Abb. 1). Sie sind unabhängig von der taxonomischen Bezugsgröße – Arten, Gattungen, Familien – stets nachzuweisen. Sie liegen an der Grenze Ordovizium/Silur vor ca. 445 Mill. Jahren, im Oberdevon vor ca. 365 Mill. Jahren, an der Perm/Trias-Grenze, der Trias/Jura-Grenze und der Grenze Kreide/Paläogen. Mit Ausnahme des Ereignisses im Oberdevon hat die geologische Groß-Gliederung in die Perioden also die Massenaussterbe-Ereignisse herangezogen.

Die fünf Großereignisse sind durch zwei weitere zu ergänzen: Zu Beginn des Phanerozoikums kam es an der Wende Ediacarium/Kambrium zum Aussterben der zuvor dominierenden Ediacara-Lebenswelt. Erst dadurch wurde die vergleichsweise rasche Entfaltung der Metazoen („kambrische Explosion“) möglich. Ferner gibt es ein aktuelles, durch den Menschen verursachtes Massenaussterben; dieses ist – noch – Thema der Ökologie. Neben diesen großen Ereignissen sind etliche nachrangige Massenextinktionen bekannt, auf die hier nicht eingegangen wird.

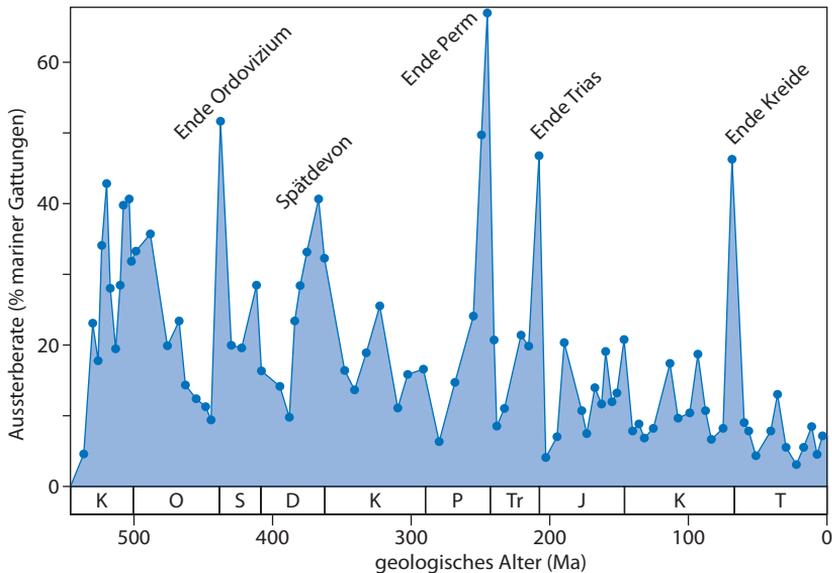


Abb. 1. Massenextinktion und Hintergrund-Extinktion im Phanerozoikum am Beispiel der marinen Gattungen mit Hartteilen. Die fünf großen Massenaussterbe-Ereignisse („big five“) sind namentlich gekennzeichnet. (nach PALFY aus KULL 2007).

Unabhängig von der Bezugsgröße erweist sich das Perm/Trias-Ereignis als das einschneidendste; damals sind etwa 95% aller Tierarten ausgestorben. Beim Kreide/Paläogen-Ereignis waren es weniger als 80% der Tierarten; für die anderen drei der „big five“ werden 80–85% angegeben.

Massenaussterben werden als „plötzlich“ charakterisiert. Diese Angabe ist aber im Rahmen einer geologischen Zeitskala relativ, da sie von der stratigraphischen Auflösung abhängt. Die „Plötzlichkeit“ erweist sich bei den einzelnen Massenaussterben als durchaus unterschiedlich, wie an Beispielen dargestellt wird.

Bei den Pflanzen wirken sich die Massenaussterben nie so gravierend aus, da viele Arten in dormantem Zustand lange Zeit überdauernde Organe bilden. Sporen und Samen vieler Arten können über Jahrhunderte keimfähig bleiben, auch vegetative Überdauerungsorgane bleiben z.T. sehr lange lebensfähig. Effekte bis hin zur Zerstörung von Ökosystemen sind aber bei Untersuchungen der Mengenanteile der Arten in fossilen Floren gut nachzuweisen (MCELWAIN u. PUNYASENA 2007).

Massenaussterben haben stets Artneubildungen zur Folge, da überlebende Taxa neue ökologische Nischen bilden können. Neue Biozönosen entstehen, zumal die Entstehung neuer Arten in der Regel bevorzugt bei anderen Organismengruppen abläuft, als den vom Aussterben stark betroffenen. Daher wirken Massenextinktionen über lange Zeiträume nach. Das Verschwinden der Großreptilien an

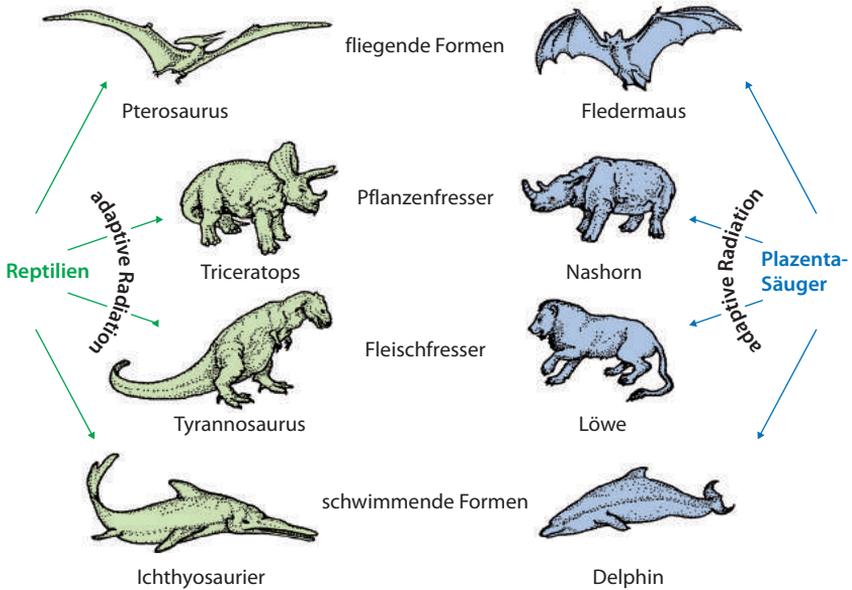


Abb. 2. Ökologische Ablösung. Im Mesozoikum entstanden zahlreiche Reptilgruppen, die Großformen hervorbrachten. Nach deren Aussterben haben im Paläogen die Plazenta-Säugetiere die entsprechenden Nischen gebildet. (nach KULL 1977, verändert).

der Kreide/Paläogen-Grenze („Sauriersterben“) hatte eine starke Artbildung bei vielen Säugergruppen zur Folge und es entstanden dann auch Großsäuger, die an die Stelle der Großreptilien traten. Man spricht von ökologischer Ablösung (Abb. 2). Die maximale Größe der Landsäuger stieg von Beginn des Paläogens an nahezu exponentiell, bis vor ca. 40 Mill. Jahren ein Maximum erreicht wurde (*Indricotherium* (= *Paraceratherium*, früher auch *Baluchitherium*) im frühen Oligozän wog 17 t, *Deinotherium* im Miozän fast ebenso viel; SMITH et al. 2010). Diese größten Säugetiere waren, wie ökologisch zu erwarten, Pflanzenfresser.

In der Kreidezeit waren die meisten Ordnungen der Plazentasäuger als kleinwüchsige Arten schon vorhanden. Es gab also bereits in der Kreidezeit eine adaptive Radiation, durch welche die Ausgangsformen der Ordnungen entstanden (BININDA-EMONDS et al. 2007). Man darf wohl den Selektionsvorteil der Brutpflege s.l. als Ursache ansehen. Nach dem Massenaussterben folgte eine erneute adaptive Radiation, die zu der großen Formenfülle der tertiären Säugerfauna führte (Abb. 3 – Klapptafel).

Genauere Untersuchungen belegen, dass eine Reihe von großen Reptilienarten schon im Verlauf der Oberkreide und nicht erst durch das Massenaussterben verschwanden. Lange bekannt ist, dass die Fische (Ichthyopterygier) schon in der älteren Oberkreide ausstarben. Etliche Arten der Tyrannosauridae ver-

schwinden bis zu 15 Millionen Jahre vor der Kreide /Paläogen-Grenze (BRUSATTE et al. 2010; Abb. 4) – der berühmte *Tyrannosaurus* selbst allerdings erst bei der Massenextinktion. Ursache dafür sind paradoxerweise sehr wahrscheinlich die lange Zeit gleichbleibenden Bedingungen in der jüngeren Oberkreide. Dieses „Paradies der Kreide“ führte einerseits zur Erhöhung von Artbildungsraten, aber andererseits zur Abnahme der genetischen Variabilität von Arten. Eine hohe genetische Variabilität einer Population erhöht deren Überlebenswahrscheinlichkeit bei Stress. Bei geringer genetischer Variabilität kann *ein* wirksamer Stressfaktor zum Aussterben führen. Gegen Ende der Kreidezeit ist klimatischer Stress gegenüber den zuvor bestehenden Verhältnissen belegt (GLASBY u. KUNZENDORF 1996). Davon waren z. B. die Muschel-Gruppen der Rudisten und der Inoceramiden betroffen.

Die Stresswirkung auf Populationen sind von Beobachtungen an rezenten Fällen gut bekannt. Pflanzen, die unter Gewächshausbedingungen dauernd stressfrei gehalten werden, zeigen „Verweichlichung“ und sind dann für mancherlei Stress besonders anfällig. Experimente unter Veränderung von Sauerstoff- und Kohlendioxid-Gehalten der Atmosphäre entsprechend den damaligen Verhältnissen belegten Stresseffekte (GALE et al. 2001; die dortige Schlussfolgerung auf die Evolution von C₄-Pflanzen ist aber wohl falsch). – Genetische Untersuchungen beim Haushund haben gezeigt, dass die große gestaltliche Verschiedenheit der Hunderassen durch eine hohe Variabilität weniger Gene hervorgebracht ist und bei sehr vielen Genen die Variabilität ungewöhnlich gering ist (BOYKO et al. 2010) – eine Folge der Domestizierung. Die meisten Hunderassen würden unter natürlicher Selektion binnen kürzester Zeit verschwinden.

Stressfreie Evolution kann also zu einem Luxurieren der Formen führen, aber gleichzeitig die Aussterbewahrscheinlichkeit schon bei geringem Stress erhöhen. Um diesen besonderen Evolutionsvorgang mit einem Begriff zu erfassen, hat ihn SEILACHER in Diskussionen als „counter evolution“ bezeichnet. (Nur durch Schaffung eines Begriffs lässt sich ein Phänomen eindeutig beschreiben und so sichtbar machen!).

3.2 Kreide/Paläogen-Ereignis

Die Massenextinktion zu Ende der Kreidezeit hat bereits als Beispiel gedient. Sie ist gut dokumentiert und ihre Ursache mit hoher Wahrscheinlichkeit anzugeben: der Einschlag eines Himmelskörpers (Impakt) vor 65,5 Mill. Jahren. Der Chicxulub-Krater im Bereich der Halbinsel Yucatan (Mexiko) ist zwar morphologisch nicht mehr zu erfassen, aber durch zahlreiche Untersuchungen gut bekannt. Ungefähr gleichaltrig sind die mächtigen Flutbasalte Indiens, der Dekkan-Trapp. Ihre Bildung setzt aber mindestens 0,5–1 Mill. Jahre früher ein (HOOPER et al. 2010, SCHULTE et al. 2010), kann also nicht die entscheidende Ursache für das Massenaussterben gewesen sein. Allerdings kann sich der Vulkanismus als Folge des Impaktes erheblich intensiviert und so dessen Auswirkungen verstärkt haben. Schon 1990 wurde darauf hingewiesen, dass nur ein Impakt-Ereignis alle geologischen und paläontologischen Befunde zusammen gut erklären könne

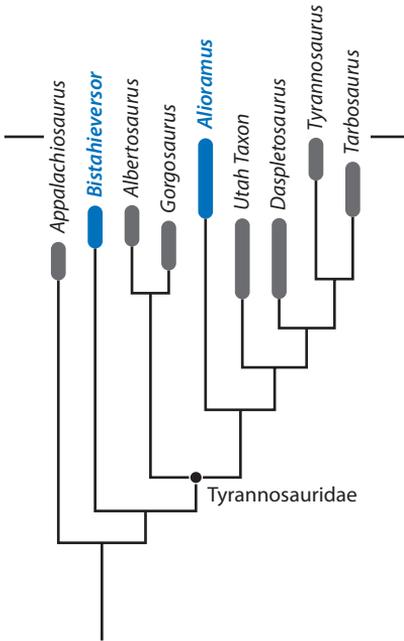


Abb. 4. Phylogenie und zeitliches Vorkommen der Tyrannosauridae. Der waagrechte Strich gibt die Kreide-/Paläogen-Grenze an. Zahlreiche Gattungen verschwinden im Campanium und frühen Maastrichtium (zwischen 84 und 70 Mill.Jahren). Der nicht dargestellte nahe Verwandte *Dryptosaurus* reicht ebenfalls bis zur K/Pg-Grenze. (nach BRUSATTE et al. 2010, verändert).

(SHARTON u. GRIEVE 1990). Das Impakt-Ereignis ist überall, wo eine Schichtfolge von der Kreide ins Paläogen reicht, nachzuweisen. (SCHULTE et al. 2010). Der erste Beleg war vor über 40 Jahren die Iridium-Anomalie, ein stark erhöhter Ir-Gehalt in der Grenzschicht. Mittlerweile sind die drastische Abnahme der Calcit-Sedimentation und die negative $\delta^{13}\text{C}$ -Anomalie als weitere charakteristische Marker hinzu gekommen (Abb. 5).

Eine Veränderung des Isotopenverhältnisses $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ gegenüber einem Standard, bezeichnet als $\delta^{13}\text{C}$, kann zustande kommen durch Veränderung der Primärproduktion oder des Einbaus von organischem C in Sedimente, regional auch durch Änderung des Vegetationstyps. Eine negative Anomalie ist Folge einer starken Abnahme der Primärproduktion und/oder verstärkter Freisetzung von C aus organischem Material (Pflanzenmasse). Wird hingegen vermehrt C in organischem Material gebunden, so entsteht eine positive Anomalie.

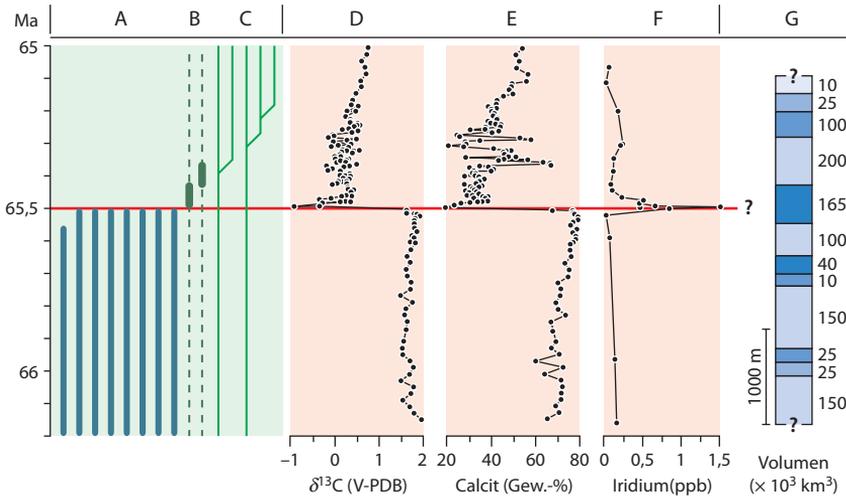


Abb. 5. Die Kreide/Paläogen-Grenze vor 65,5 Millionen Jahren. A-C: biologische Evolution, schematisch: A kennzeichnet das Aussterben von Arten; B das Überleben „opportunistischer“ Arten, die sich nach der Katastrophe zunächst vermehrten (z. B. Farnen); C gibt die Neubildung von Arten an. D-F: Geochemie und Mineralogie nach Ergebnissen einer Bohrung des nordatlantischen Bohrprogramms: D zeigt die negative $\delta^{13}\text{C}$ -Anomalie (bezogen auf den Standard Vienna Pee Dee Belemnite); E zeigt den Rückgang der Carbonat-Sedimentation (in Gew.-%); F die Iridium-Anomalie. G: Schichtfolge der Dekkan-Deckenbasalte Indiens unter Angabe der jeweiligen Volumina. Die Lage der K/Pg-Grenze im Dekkan-Basalt ist nicht völlig gesichert. (nach SCHULTZE et al. 2010, verändert).

Ein Szenario der Abfolge der Ereignisse ist von CONWAY MORRIS beschrieben worden (Tab. 1).

In Nordamerika ist 1,5 Mill. Jahre nach dem Ereignis wieder tropischer Regenwald nachzuweisen (JOHNSON u. ELLIS 2002).

Der Massenextinktion fielen zahlreiche Reptilgruppen zum Opfer, ferner die Ammonoiden, eine Anzahl Muschelgattungen und Gattungen cheilostomater Bryozoen. Unter den Planktonorganismen sind Foraminiferen stark betroffen, hingegen die Organismen mit Kieselskelett (Radiolarien, Diatomeen) viel weniger. Insgesamt sind 6% der Familien der Landfauna und ca. 15% der Familien der marinen Fauna ausgestorben. Interessanterweise existierten bis zur K/Pg-Grenze zahlreiche Arten arktischer Großreptilien (Hadrosauridae, Theropoden) in einem Gebiet, das nach den Daten der Paläobotanik damals Jahresmittel um 10°C hatte, aber der mehrmonatigen Dunkelheit der Arktis ausgesetzt war. Offenbar war bis zum K/Pg-Ereignis genügend Pflanzennahrung für diese Zeit vorhanden (GODEFROIT et al. 2009).

Tabelle 1: Vorgänge beim K/Pg-Ereignis
(nach CONWAY MORRIS aus KULL 2007, verändert)

Zeit nach Impakt	Auswirkungen
1 s	Gesteine im Kraterbereich verdampft, über Fläche von ca. 30 000 km ² sämtliches Leben vernichtet
1 min	Erdbeben, Magnitude ca. 10 (sog. Richter-Skala)
10 min	Entzündung der Wälder Nordamerikas
10 Std.	gewaltige Tsunami-Ereignisse, vor allem an den Küsten des frühen Atlantik und des Tethys-Meeress (in Texas Höhe ca. 1 000 m)
1 Woche	erste Arten sterben aus
9 Monate	Staubwolken beginnen sich zu lichten, Dauerdunkel bzw. Dauerdämmerung weicht
10 Jahre	extreme Klimaeffekte („Dauerwinter“) enden
1 000 Jahre	Landvegetation erholt sich, anstelle der seit dem Impakt vorherrschenden Farne dominieren wieder Angiospermen
7 000 Jahre	Ökosysteme des marinen Benthos haben sich erholt
70 000 Jahre	Anoxie im Ozean geht deutlich zurück; mittlerweile sind wohl Großsaurier und Ammonoiden ausgestorben
500 000 Jahre	ozeanische Ökosysteme wieder weitgehend stabil

Durch den starken Rückgang des Phytoplanktons mit Kalkschalen kam es zu einem entsprechenden Rückgang der Produktivität im Ozean; es wurde kaum noch biogener Kalk gebildet. Der Rückgang wirkte sich auf die Nahrungsketten aus, wie man z.B. an den Filtrierern unter den großen Meeresorganismen erkennt. Heute sind dies die Bartenwale – die größten rezenten Säuger. Die frühesten pelagischen Groß-Filtrierer waren ab Jura die Pachycormiden, eine Gruppe ursprünglicher Teleostier. Sie verschwanden an der K/Pg-Grenze – vermutlich infolge Nahrungsmangels. Ab dem Paläogen entwickelte sich ökologischer Ersatz, der letztlich zu den Bartenwalen führte (CAVIN 2010, FRIEDMAN et al. 2010). Auch die Diversität anderer Teleostiergruppen ist durch das K/Pg-Ereignis betroffen, wie eine Gestalts-(Morphospace-)Analyse zeigte (ALFARO u. SANTINI 2010; FRIEDMAN 2010). Zur Analyse wurden Körpergestalt, Flossengestalt und Flossengröße herangezogen. Die Gruppe Acanthomorpha zeigt in der Kreide geringe Gestaltsdiversität, die nach dem Extinktionsereignis stark zunimmt, vor allem in der Gruppe der Barschartigen, die heute fast 50% der Teleostier stellt.

Bei der Vegetation ist offenbar weltweit eine starke Zunahme der sogenannten „Katastrophen-Taxa“, nämlich Pteridophyten und Pilze (die als Destruenten organische C-Verbindungen abbauen) zu erkennen (VAJDA et al. 2001).

Der Impakt war ein schlagartiges Ereignis. In diesem Falle wird also ein sehr rascher Vorgang fassbar. Sicher erkennbare Zeitspannen sind in der Geologie normalerweise viel länger und außerdem methodenabhängig. Chronostratigraphie

auf biologischer Basis erlaubt oft nur Zeitauflösungen von deutlich über 0,1 Mill. Jahren; bei radiometrischer Datierung sind sie manchmal schlechter als 0,5 Mill. Jahre (BOWRING u. ERWIN 1998). – Mehrfach diskutiert wurde eine Mehrphasigkeit des Impaktereignisses der K/Pg-Grenze. Tatsächlich ist aus der Ukraine ein kurz zuvor entstandener kleiner Impaktkrater bekannt (JOLLEY et al. 2010). Von einer Zweiphasigkeit des großen Impakts (Keller et al. 2004) sollte man aber nicht ausgehen; hier ist zunächst an die Ungenauigkeit der Stratigraphie zu denken.

Wenn von einem Aussterben einer Art kurz vor einer Massenextinktion berichtet wird, so rührt das oft von unvollständiger Fossilauflösung her. Eine vertiefte Suche führt dann vielfach dazu, dass die betreffende Art bis nahe zum Zeitpunkt der Massenextinktion nachzuweisen ist. Nach den Autoren, die dieses Problem zuerst ausführlich beschrieben haben, spricht man vom Signor-Lipps-Effekt. Der Fehler tritt im Mittel um so häufiger ein, je seltener die Art ist. Außerdem können lokale Aussterbeereignisse eintreten, während anderenorts die Art bzw. Gruppe weiter existiert. Dies ist für die Belemniten belegt, die im Raum des Nordpazifik bereits in der Mittleren Kreide durch „moderne“ Cephalopoden ersetzt werden, die weltweit erst nach dem K/Pg-Ereignis die ökologischen Nischen der Belemniten übernehmen (IBA et al. 2011)

Auch das Gegenteil ist gut bekannt: eine Art ist gar nicht ausgestorben, sondern infolge des Extinktionsereignisses nur selten geworden. Sie wird aber irgendwann auch in den jüngeren Schichten nachgewiesen. Dies wurde für etliche Brachiopoden-Arten gezeigt; man nennt sie Lazarus-Taxa. Auch manche der „lebenden Fossilien“ liefern Beispiele: die Quastenflosser galten als ausgestorben, bis 1939 die erste *Latimeria* gefunden wurde. Der Urweltmammutbaum *Metasequoia* wurde als ausgestorben angesehen, bis er während des letzten Weltkrieges lebend in China entdeckt wurde – heute ist er in nahezu jedem Botanischen Garten gemäßigt warmer Klimate zu finden. Deshalb kann man auch bei kleineren rezenteren Arten, die als ausgestorben gemeldet werden, stets damit rechnen, sie doch noch wieder zu finden.

Ein spektakulärer Fall aus der Geologie ist der Fund eines Gliederfüßlers aus der *Anomalocaris*-Verwandtschaft im unteren devonischen Hunsrückschiefer, der den lat. Namen *Schinderhannes* bekam (KÜHL et al. 2009). Anomalocariden waren zuvor nur aus dem Kambrium bekannt.

3.3 Perm/Trias-Ereignis

Die Massenextinktion an der Wende Perm/Trias war die größte Katastrophe im Phanerozoikum (ERWIN 1994). Das Aussterben mehrerer Tiergruppen (z.B. Trilobiten, Tabulata und Rugosa unter den Korallen, Blastoidea unter den Echino-dermen, Fusulinen unter den Foraminiferen) und die ausgeprägte Dezimierung anderer (Brachiopoden, Ammonoiden, Echinoideen) wurde früh erkannt, so dass die Grenze der Perioden zugleich zur Grenze zwischen Paläozoikum und Mesozoikum gewählt wurde (Abb. 6).

Tiergruppen ohne gut ausgebildetes Kreislaufsystem und mit geringerer Stoffwechselrate sollen im Mittel stärker betroffen sein (KNOLL et al. 1996). Insgesamt

sind über 60% aller Familien der Landfauna und ca. 50% der Familien der marinen Fauna ausgestorben.

Bei den Reptilien verschwinden die meisten Anomodontier (FRÖBISCH et al. 2010); zu den überlebenden Gattungen gehört vor allem *Lystrosaurus* und wurde typisch für die frühe Trias. Das Verschwinden der Riffbauer (Rugosa, Tabulata, Stromatopora) führte dazu, dass zunächst keine Riffe mehr gebildet wurden. In der Trias traten dann vor allem Kalk-Grünalgen als Riffbildner auf – so entstanden die gewaltigen Carbonatriffe der Nördlichen Kalkalpen (Wettersteinkalk) und der Dolomiten (Schlerndolomit). Ab der mittleren Trias beobachtet man eine neue Radiation bei Korallen, jetzt der Scleractinia, so dass in der jüngsten Trias Korallenriffe wieder häufig sind.

Zu Beginn der Triaszeit sind die Sedimentationsraten ungewöhnlich hoch, dies wird auf einen drastischen Rückgang der Vegetation und stärkerer Verwitterung zurückgeführt. In der Vegetation sind nach dem Extinktionsvorgang viel mehr Pteridophyten und weniger Gymnospermen vorhanden.

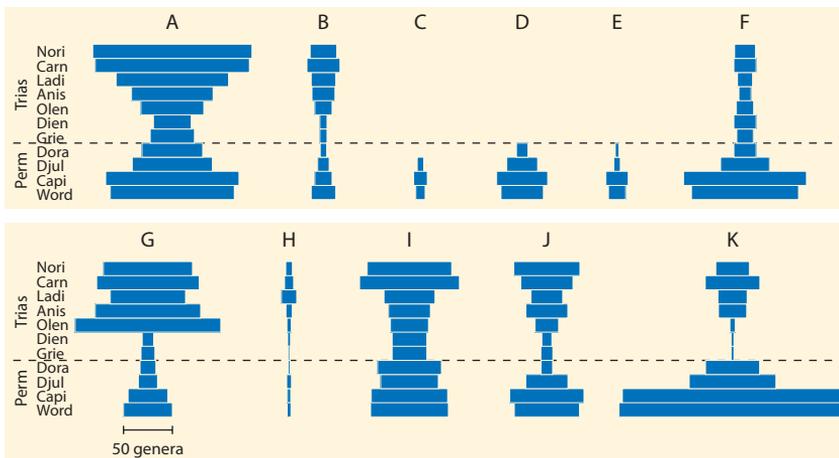


Abb. 6. Das Perm/Trias-Ereignis. Dargestellt sind die Diversitätsmuster (Anzahl der Gattungen) verschiedener Invertebraten-Gruppen. Links sind die Stufen des jüngeren Perm und der frühen und mittleren Trias angegeben; deren unterschiedliche Zeitdauer ist aber nicht berücksichtigt. Tiergruppen: A Bivalvia, B Nautiloidea, C Tabulata, D Rugosa, E Trilobita, F Bryozoa, G Ammonoidea, H Echinoidea, I Porifera, J Brachiopoda, Gruppen Rhynchonellidae und Terebratulidae, K andere Brachiopoden (in der Trias Spiriferidae).

Stufen im jüngeren Perm: Wordium, Capitanium, Djulfium, Dorashamium; in der Trias: Griesbachium, Dienerium, Olenekium, Anisium, Ladinium, Carnium, Norium. Die Stufen Djulfium, Dorashamium und Griesbachium dauerten jeweils weniger als 2 Millionen Jahre (aus ERWIN 1994).

In der frühen Trias ist die Zahl der Muschel- und Schneckenarten sowie insbesondere der Brachiopoden gering. Die vorhandenen Arten treten aber massenhaft auf. In den Schalenkalcken des jüngeren Paläozoikum dominieren Brachiopoden. Schon im Perm nehmen die Muscheln zu. In der frühen Trias dominieren dann vier Muschelgattungen (*Claraia*, *Eumorphotis*, *Promyalina*, *Unionites*) und bilden Muschelpflaster (BOTTJER et al. 2008). Dann erholte sich die Gruppe der rhyntonelliformen Brachiopoden und bildete ebenfalls Schalenkalke.

Pelagische Arten haben in der frühen Trias offenbar rascher neue Arten gebildet als Bodenbewohner (BRAYARD et al. 2009). So entstehen bei der Ammonoideengruppe der Ceratiden im Verlauf weniger Mill. Jahre zahlreiche Arten. Die Vielfalt bleibt ab der mittleren Trias konstant oder geht sogar zurück, vermutlich infolge zunehmender Konkurrenz. Man nimmt an, dass die Ceratiden ebenso wie heutige Cephalopoden gegenüber wechselnden Sauerstoff-Gehalten des Wassers ziemlich tolerant waren, hingegen nicht gegenüber Schwankungen des Salzgehaltes.

Die Krise der Lebensräume nach dem Extinktionsereignis ist über einen Zeitraum von mindestens 5 Mill. Jahren nachzuweisen (XIÉ et al. 2010); hingegen ist die Dauer der extremen Verhältnisse aus den geologischen Daten auf kürzer als 100 000 Jahre zu veranschlagen (BOWRING u. ERWIN 1998). Für das Massenaussterben wurden und werden verschiedene Ursachen diskutiert. Für ein verschiedentlich angenommenes Impaktereignis gibt es keinen Beweis. Beim zunächst diskutierten „Bedout-Krater“ im Meer nahe Australien sind sowohl Entstehung wie Alter umstritten. Krater, die in der Antarktis nachgewiesen wurden und der Araguainha-Krater in Brasilien sind zu klein (LANA u. MARANGONI 2009). Belegt sind Sphaeruliten (Glaskügelchen mikroskopischer Größe) in der Schichtfolge der Perm/Trias-Grenze, deren Entstehungsweise durch einen Impact aber völlig offen ist.

Meeresspiegelschwankungen sind zu langsam für eine Massenextinktion. Allerdings hat die damals erfolgte Bildung von Pangäa zu einer weltweiten Abnahme der Schelfmeer-Flächen geführt und kann so zu den Voraussetzungen einer Massenextinktion beigetragen haben.

Die riesigen Trappdecken des Sibirischen Vulkanismus entstanden weitgehend erst nach dem Massenaussterben (XIÉ et al. 2010).

Nachgewiesen ist eine Anoxie im Ozean. Die $\delta^{13}\text{C}$ -Anomalien deuten sogar auf zwei zeitlich rasch aufeinander folgende Anoxie-Ereignisse hin, wie schon von HOLSER et al. (1989) diskutiert wurde (MEYER et al. 2008, LUO et al. 2010). Die Anoxie umfasste nicht nur oberflächennahe Bereiche (GRICE et al. 2005), sondern reichte bis in die Tiefsee. Dies belegen Spurenfossilien dieses Biotops (SEILACHER, frdl. mündl. Mitt.). Der Ozean ist gewissermaßen „umgekippt“ (WIGNALL u. TWITCHEY 1996). Es ist anzunehmen, dass zunächst die Netto-Produktion sowohl auf dem Festland wie auch im Ozean anstieg. Dann kommt es im Ozean zur Zunahme von Anaerobiern und Cyanobakterien und es wird vermehrt organische Substanz ins Sediment eingebaut. Eine sehr hohe Nettoproduktionsrate als Folge des CO_2 -Anstiegs durch den sibirischen Vulkanismus soll die Anoxie des

Ozeans bis weit in die frühe Trias hinein aufrechterhalten haben (MEYER et al. 2011). Im Flachwasserbereich erholte sich die Ichnofauna vergleichsweise rasch, aber die Größe der Spuren ist deutlich reduziert (KNAUST 2010).

Die mittlerweile vielerorts durchgeführten Untersuchungen der Schichtfolge an der Perm/Trias-Grenze legen die Annahme nahe, dass die Extinktion über die Erde „gekrochen“ ist. In Grönland geht das an den Pflanzenfossilien erkennbare Massensterben der Vegetation einer $\delta^{13}\text{C}$ -Anomalie voraus, in den Südalpen folgt das Aussterben der Meeresorganismen dieser nach (GORJAN et al. 2008). Die Ursache der Massenextinktion an der Perm/Trias-Grenze ist somit immer noch unbekannt.

3.4 Weitere Massenextinktionen im Phanerozoikum

Die anderen Massenaussterbevorgänge im Phanerozoikum werden nur kurz betrachtet.

Ein Ereignis zu Ende der Triaszeit, also vor etwas mehr als 200 Mill. Jahren, ist schon lange am Verschwinden der meisten Ammonoiten (mehr als 80% aller Arten sterben aus) identifiziert worden. Weltweit ist eine Unterbrechung bzw. starke Abnahme der Carbonat-Sedimentation festzustellen (CLÉMENTE et al. 2010). Sie wird auf einen raschen Anstieg des CO_2 -Gehaltes der Atmosphäre und eine daraus folgende pH-Abnahme des Meerwassers („Versauerung“) zurückgeführt. Gleichzeitig muss vorübergehend ein Treibhausklima entstanden sein. Der Vorgang kann zwar – in geologischen Zeiträumen gemessen – sehr rasch abgelaufen sein, aber nicht so plötzlich, wie es das K/Pg-Ereignis war. Gegen Ende des Rhätium hatten nach O_2 -Isotopen-Untersuchungen zu schließen, die Verwitterungsraten auf den Kontinenten zugenommen. Es folgte eine Störung des Kohlenstoffhaushaltes, erkennbar an einer negativen $\delta^{13}\text{C}$ -Anomalie und dann das Aussterben der Conodonten (KURODA et al. 2010). Die Flora zeigt eine ausgeprägte Diversitätsabnahme (McELWAIN et al. 1999, 2009), aber keine Verringerung der Vegetationsdichte, die bei einem CO_2 -Anstieg auch nicht zu erwarten ist. Durch die pH-Abnahme des Meerwassers wird die Carbonatbildung der Organismen erschwert. Davon sind bei Muscheln und bei Foraminiferen die Aragonitschalen stärker betroffen als die Calcitschalen (HAUTMAN et al. 2008). Bei Radiolarien, die ein Kieselskelett bilden, sind nur geringe Effekte zu erkennen. Das Wachstum der zahlreichen Korallenriffe der Obertrias endet; zu Beginn des Jura gibt es zunächst fast nur noch Solitärkorallen und ganz wenige Riffe (LATHUILLIÈRE u. MARCHAL 2009). Der CO_2 -Anstieg soll durch Deckenbasaltergüsse ausgelöst worden sein (SCHOENE et al. 2010, RUHL u. KÜRSCHNER 2011), aber auch ein ursächliches Impaktereignis wird diskutiert (WALKDEN et al. 2002).

Eine Massenextinktion zu Ende des Ordoviziums scheint ein zweiphasiger Vorgang gewesen zu sein. Im Ordovizium herrschten lange Zeit besonders günstige Bedingungen und viele Gruppen zeigen ausgeprägte Radiation („ordovizische Diversifikation“). Das Ende des Ordoviziums ist charakterisiert durch eine große Eiszeit, die wohl als Ursache zumindest des zweiten Extinktionsvorgangs gelten kann. Neben einem starken Rückgang des Meeresspiegels und damit der Schelf-

meerfläche kann auch unmittelbar klimatischer Stress wirksam geworden sein. An der Entstehung der Eiszeit war vielleicht intensiver Vulkanismus beteiligt (BUGGISCHE et al. 2010). Wenn einsetzender starker Stress nach einer langen Zeit günstiger Verhältnisse Ursache für Aussterben war, so bleibt die Frage nach der Grenze gegen die „counter-evolution“ im Sinne von SEILACHER (s. oben 3.1).

Ein Massenaussterben im Oberdevon hat an der Grenze Frasnium/Famennium stattgefunden. Auch dieses hat sich zuvor angekündigt. Der Obere Kellwasserhorizont, der anaerobe Bedingungen anzeigt, liegt an dieser Grenze; es geht ihm aber zumindest regional ein gleichartiger Unterer Kellwasserhorizont voraus. Betroffen von der Extinktion sind in hohem Maße Trilobiten, rugose Korallen, einige Gruppen der Brachiopoden und der Ostracoden, aber auch Cephalopoden. Hingegen sind die Auswirkungen bei Foraminiferen und Gastropoden gering. Mit dem Oberen Kellwasserhorizont verschwinden auch die meisten Conodonten-Gattungen. In der Gattung *Palmatolepis* gab es aber Formen mit einem abweichenden Bau des Kieferapparates; diese überlebten (BALTER et al. 2008). Die Anoxie des Ozeans ist weiträumig nachzuweisen und reichte in große Tiefen. Als Ursache wird eine ungewöhnlich hohe Nährstoffzunahme in den Ozeanen angesehen, die zu hohen Produktionsraten im Oberflächenbereich führt (TRIBOVILLARD et al. 2004).

Im Devon hatten sich die Landpflanzen über die ganze Erde ausgebreitet; im Oberdevon wurde die Vegetationsform „Baum“ dominierend und es entstanden erstmals geschlossene Wälder. Die vermehrte Bildung von Biomasse führte zur Abnahme des CO₂-Gehalts der Atmosphäre und einer Zunahme des Sauerstoffgehalts. Im Boden kam es zunächst zu einer Detritus-Zunahme; allmählich entwickelten sich Ökosysteme des Bodens, in denen Pilze eine wichtige Rolle innehaben, und auch die vesiculär-arbuskuläre Mykorrhiza. Vermutlich gelangte organischer Kohlenstoff anfänglich in großer Menge ins Meer und könnte so Anoxien ausgelöst haben. Die CO₂-Abnahme führte zur Oberflächenvergrößerung der stomataträgenden Organe der Pflanzen; Blätter entstanden und nahmen an Fläche zu, weil die Biomassenzunahme zu weiterer CO₂-Abnahme führte (positive Rückkopplung). Dies hat wohl auch das Baumwachstum gefördert; die Vielschichtigkeit des Blattwerks erlaubt bessere CO₂- und bessere Lichtnutzung. *Archaeopteris* erreicht über 10 m Höhe und besaß ausgebildete Blattspreiten. Die Massenextinktion hat sich bei der Vegetation global nicht sehr stark ausgewirkt, ist aber bei regionalen Untersuchungen verschiedentlich nachgewiesen worden (McELWAIN u. PUNYASENA 2007).

Es sind auch noch weitere „kleine“ Aussterbeereignisse bekannt, die sich aus dem Zufallsrauschen der Hintergrund-Extinktion herausheben (BENTON 1995). Dabei können sich im Einzelfall auch Zufallsvorgänge aufaddiert haben. Das komplexe Netzwerk ökologischer Beziehungen – dazu gehören Nahrungsnetze, Symbiosesysteme, Parasitennetze (vor allem Parasiten mit Wirtswechsel, vgl. SEILACHER et al. 2007) – kann, durch eine größere lokale Störung ausgelöst, zusammenbrechen. Dies belegen Untersuchungen an Computer-Modellen und ebenso reale Ereignisse in komplexen Netzen, z.B. die Zusammenbrüche von

Stromnetzen. In vergleichbarer Weise könnte ein ökologischer Zusammenbruch eine Massenextinktion zur Folge haben.

4. EIN BLICK AUF DIE KAMBRISCHE FAUNENWENDE

Das Ereignis, durch das die Grenze Präkambrium (Ediacarium)/Kambrium festgelegt ist, wird üblicherweise als kambrische Faunenwende oder kambrische Faunenexplosion bezeichnet. Man sieht im Rückblick vor allem die Evolution der Metazoen, die im Kambrium einsetzt. Ihr geht aber das Massenaussterben der Ediacara-Organismen voraus. Diese sind z. T. sehr wahrscheinlich eine gesonderte Organismengruppe Vendobionta, z. T. koloniale Einzeller (Xenophyophora ?), aber auch Vertreter der Schwämme und radialsymmetrischer Mehrzeller (SEILACHER 2000; XIAO u. LAFLAMME 2008). Im Unterkambrium werden sie mit einer Verzögerungsphase von ca. 15 Mill. Jahren durch die Tommotium-Fauna abgelöst. Deren „small shelly fossils“ (SSF) haben Vorläufer im Ediacarium (z. B. *Cloudina*), die ein Vorkommen früher hartschaliger Metazoen belegen.

Im Neoproterozoikum kam es zu mehreren großen Eiszeiten, dem Sturt- (vor ca. 720 Mill. J.), dem Marino- (vor ca. 635 Mill. J.) und dem Gaskiers-Glazial (vor ca. 580 Mill. J.). Durch diese Vereisungen, von denen das Marino-Glazial bis in zuvor tropische Bereiche reichte („Schneeball-Erde“), wurde der Kohlenstoff-Kreislauf erheblich verändert; auch nahm die physikalische Verwitterung jeweils stark zu.

Nach einer Hypothese hat der dadurch verstärkte Phosphateintrag in den Ozean dort einen Düngereffekt ausgelöst, so dass sich Planktonorganismen sowie mattenbildende Cyanobakterien am durchlichteten Meeresboden erheblich vermehrten. Dadurch stieg in der Atmosphäre und dem Flachmeer der Sauerstoffgehalt an, während die Tiefsee anoxisch blieb (LYONS 2008, PLANAVSKY et al. 2010). In der Zeit des Ediacarium (635–543 Mill. J.) fand die Radiation der Ediacara-Lebenswelt ab etwa 575 Mill. J. statt. Wahrscheinlich war damals auch bis in den tieferen Schelf Sauerstoff verfügbar geworden (NARBONNE 2010). Die Ediacara-Organismen waren Sedimentaflieger. Dazu gehörten auch die Trilobozoa, die als Schwämme mit dem Baumaterial Sand angesehen werden (SEILACHER). Schwämme kann man aber, belegt auch durch chemische Marker und mit RNA-Gen-Sequenzen, bis weit über 600 Mill. Jahre zurückverfolgen (LI et al. 1998, LOVE et al. 2009, NEUWEILER et al. 2009, SPERLING et al. 2010). Auch andere Metazoen reichen vermutlich bis in die Periode des Cryogenium (vor dem Ediacarium) zurück; Mikrofossilien des frühen Ediacarium werden als Ruhestadien von Metazoen gedeutet (COHEN et al. 2009). Die Metazoen blieben aber klein (FEDONKIN u. WAGGONER 1997, AYALA et al. 1998, XIAO et al. 1998); dass jedoch unterschiedliche Gruppen existiert haben müssen, belegen die Funde aus der Doushanto-Formation Chinas. Die weitere Zunahme des Sauerstoffgehaltes im Meerwasser ermöglichte dann im jüngsten Ediacarium die Bildung von Carbonat-Hartteilen. Die Biomineralisation wiederum war Voraussetzung für die Evolution der grabenden und sedimentfressenden Organismen. Das Sediment wurde dabei durchwühlt (z. B. VANNIER et al. 2010), eine ökologische Kettenreaktion in Gang gebracht und

die Lebensbedingungen der Ediacarier zerstört („agronomische Revolution“). Beigetragen mag auch haben, dass an der Wende zum Kambrium vermutlich H_2S -haltiges Tiefenwasser aufgestiegen ist (WILLE et al. 2008).

Durch die erste Radiation der Metazoen im Präkambrium waren die Ausgangsformen der Lophotrochozoa, Ecdysozoa und Deuterostomier und wohl auch viele ihrer Stämme (und damit deren genetisches Programm) entstanden. Sie blieben klein und ökologisch von geringer Bedeutung (BUTTERFIELD 2011). Die zu Beginn des Kambriums sich verändernden Bedingungen führten zu einer zweiten Radiation – der kambrischen Faunenexplosion, so dass im jüngeren Kambrium alle Stämme der Invertebraten mit Hartteilen und die ursprünglichen Chordaten vorhanden waren (LANDING et al. 2010). Das Muster dieser beiden Radiationen kann man mit den beiden Vorgängen der Säugetierevolution in der Kreidezeit und im Paläogen vergleichen.

Mitgewirkt hat bei der Radiation im Kambrium wohl auch die Veränderung der Meerwasser-Zusammensetzung. Vom Ediacarium bis zum Tommotium bestand ein Aragonit-Ozean. Die damals entwickelten Mollusken bildeten Aragonit-Schalen, die Archaeocyathiden Hoch-Mg-Calcit. Im höheren Unterkambrium erfolgte mit einigen Schwankungen der Übergang zum Calcit-Ozean; Calcit-Schaler sind die Echinoidea, Brachiopoda, Kalkschwämme, Bryozoa, Tabulata, Rugosa und Ostacoda (ZHURAVLEV u. WOOD 2008). Die Archaeocyathiden verschwinden in der Calcit-Zeit noch im Kambrium. – Innerhalb einiger Metazoen-Stämme kann man im Kambrium erkennen, wie zunächst eine größere Zahl ganz unterschiedlich gestalteter Taxa entsteht. Einige davon verschwinden – in geologischen Zeiträumen gerechnet – „rasch“ wieder, andere Bauplantypen sind über lange Zeit erfolgreich. Bei den Echinodermen konnten sich die Eocrinoidea und die Edrioasteroidea an das Leben auf hartem Substrat anpassen, die Helicoplacoidea als Bewohner von Weichsediment hingegen nicht – sie starben schon im Kambrium wieder aus (BOTTJER et al. 2000). Von der Vielfalt der zum Teil absonderlichen Formen der berühmten mittelkambrischen Burgess-Fauna (GOULD 2000) blieben nur wenige erhalten und wurden Ausgangsformen verschiedener Taxa.

5. SCHLUSSFOLGERUNGEN

Es gibt keine einheitliche Erklärung für alle Massenaussterbe-Ereignisse. Es sind große Impaktereignisse und große Deckenbasalt-Ergüsse bekannt, die keine Massenextinktionen zur Folge hatten. Meeresspiegelschwankungen infolge der Plattenbewegungen sind zu langsam, um eine Massenextinktion auszulösen. Mittelbar wirksam sein können Eiszeiten, die rasche Meeresspiegelschwankungen in Zeitspannen von Jahrtausenden zur Folge haben und so zu erheblichen Veränderungen von Schelfmeerflächen führen können. Ein „Trigger“ kann infolge des ökologischen Beziehungsgeflechts zu einem Lawineneffekt führen und so „zufällig“ eine große Extinktion auslösen. Unbekannt ist, wie stark ein „Trigger“ für eine Massenextinktion sein muss.

Die Massenaussterben selbst erfolgen bei genauer Betrachtung unterschiedlich rasch: das Kreide/Paläogen-Ereignis war plötzlich; die Vorgänge zu Ende des

Ordoviziums und im Oberdevon erfolgten zwar in einem geologisch gesehen sehr kurzen, aber nach menschlichem Maß langen Zeitraum. Für Massnextinktionen wichtiger als Impaktereignisse sind offenbar globale Anoxie-Ereignisse im Ozean – unabhängig von deren Ursachen (WARD 2007). Die Extinktion betrifft bei den verschiedenen Ereignissen jeweils unterschiedliche Taxa (Tab. 2). Es besteht kein Bezug zu Abstammungsverhältnissen, wohl aber zur Ökologie der Organismen.

Bevorzugt überleben Arten, die auf starke Umweltveränderungen am besten reagieren können. Das sind oft nicht jene, die zum Zeitpunkt des verursachenden Ereignisses am besten angepasst sind – eine Erkenntnis, deren Prinzip schon auf Darwin zurückgeht.

Zum völligen ökologischen Ersatz bzw. Ausgleich nach einer Massnextinktion sind mehrere Millionen Jahre neuer Evolution erforderlich. Man findet Angaben von 5–20 Mill. J. – das ist vor allem abhängig davon, was man als vollständigen ökologischen Ersatz ansieht. Da viele Nischen verfügbar sind, kommt es nach einer Massnextinktion zu adaptiven Radiationen entsprechend der Darwin'schen Theorie. Die Massenaussterben selbst sind nicht darwinische Vorgänge. Daraus ist zu ersehen, dass für den Evolutionsvorgang im Großen auch Vorgänge eine Rolle spielen, die nicht durch Selektion bestimmt sind. Die Evolution wäre ohne

Tabelle 2: Extinktionsvorgänge von marinen Invertebraten bei den fünf Massenaussterben (nach PURVIS et al. 2000)

Extinktionsereignis	Anteil ausgestorbener Familien	stark beeinträchtigte Gruppen	wenig beeinträchtigte Gruppen
Ende Ordovizium	21% (65 von 310)	Crinozoa Cephalopoda	Porifera Foraminifera Gastropoda
Spätdevon	21% (68 von 322)	Cephalopoda Porifera Ostracoda	Bryozoa Foraminifera Gastropoda
Ende Perm	63% (220 von 348)	Crinozoa Anthozoa Brachiopoda Bryozoa	Porifera Bivalvia Gastropoda
Ende Trias	10% (18 von 172)	Cephalopoda	Crinozoa Bryozoa Ostracoda Porifera
Ende Kreide	11% (46 von 425)	Cephalopoda Porifera	Crinozoa Anthozoa

die Massenextinktionen anders abgelaufen – vielleicht gäbe es dann den Menschen nicht oder noch nicht.

6. LITERATURVERZEICHNIS

(Vorbemerkung: bei mehr als sieben Autoren eines Aufsatzes ist nur der erste genannt, dann folgt die Angabe „et al.“)

ALFARO, M., F. SANTINI (2010): A flourishing of fish forms. *Nature* 464: 840–842.

AYALA, F.J., A. RZHETSKY, F.J. AYALA (1998): Origin of the metazoan phyla: Molecular clocks confirm paleontological estimates. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 95: 606–611.

BALTER, V., S. RENAUD, C. GIRARD, M. M. JOACHIMSKI (2008): Record of climate-driven morphological changes in 376Ma Devonian fossils. *Geology* 36: 907–910.

BENTON, M.J. (1995): Diversification and extinction in the history of life. *Science* 268: 52–58.

BININDA-EMONDS, O. R. P. et al. (2007): The delayed rise of present-day mammals. *Nature* 446: 507–511.

BOWRING, S. A., D. H. ERWIN (1998): A new look at evolutionary rates in deep time: uniting paleontology and high-precision geochronology. *GSA Today* 8: (Heft 9) 1–8.

BOTTJER, D. J., J. W. HAGADORN, S. Q. DOMBOS (2000): The Cambrian substrate revolution. *GSA Today* 10: (Heft 9), 1–7.

BOTTJER, D. J., M. E. CLAPHAM, M. L. FRAISER, C. M. POWERS (2008): Understanding mechanisms for the end-Permian mass extinction and the protracted Early-Triassic aftermath and recovery. *GSA Today* 18: (Heft 9), 4–10.

BOYKO, A. R. et al. (2010): A simple genetic architecture underlies morphological variation in dogs. *PLoS Biol.* 8: e1000451.

BRAYARD, A. et al. (2009): Good genes and good luck: Ammonoid diversity and the end-Permian mass extinction. *Science* 325: 1118–1121.

BRUSATTE, S. L. et al. (2010): Tyrannosaur paleobiology; new research on ancient exemplar organisms. *Science* 329: 1481–1483.

BUGGISCH, W., M. M. JOACHIMSKI, O. LEHNERT, S. BERGSTRÖM, J. E. REPETSKI, G. F. WEBERS (2010): Did intense volcanism trigger the first Late Ordovician icehouse? *Geology* 38: 327–330.

BUTTERFIELD, N. J. (2011): Animals and the invention of the Phanerozoic Earth System. *Trends Ecol. Evol.* 26: 81–86.

CAVIN, L. (2010): On giant filter feeders. *Science* 327: 968–969.

CLÉMENCE, M. E., S. GARDIN, A. BARTOLINI, G. PARIS, V. BEAUMONT, J. GUÉX (2010): Benthoplanktonic evidence from the Austrian Alps for a decline in sea-surface carbonate production at the end of the Triassic. *Swiss J. Geosci.* 103: 293–315.

COHEN, P. A., A. H. KNOLL, R. B. KODNER (2009): Large spinose microfossils in Ediacaran rocks as resting stages of early animals. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 106: 6519–6524.

CONWAY MORRIS, S. (2000): The Cambrian „explosion“: slow-fuse or megatonnage? *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 97: 4426–4429.

DAHL, T. W. et al. (2010): Devonian rise in atmospheric oxygen correlated to the radiations of terrestrial plants and large predatory fish. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 107: 17 911–17 915.

ERWIN, D. H. (1994): The Permo-Triassic extinction. *Nature* 367: 231–236.

- FEDONKIN, M. A., B. M. WAGGONER (1997): The Late Precambrian fossil *Kimberella* is a mollusc-like bilaterian organism. *Nature* 388: 868–871.
- FRIEDMAN, M. (2009): Explosive morphological diversification of spiny-finned teleost fishes in the aftermath of the end-Cretaceous extinction. *Proc. Roy. Soc. B* 10.1098/rspb.2009.2177.
- FRIEDMAN, M., K. SHIMADA, L. D. MARTIN, M. J. EVERHART, J. LISTON, A. MALTESE, M. TRIEBOLD (2010): 100-Million-year dynasty of giant planktivorous bony fishes in the Mesozoic seas. *Science* 327: 990–993.
- FRÖBISCH, J., D. ANGIELCZYK, C. A. SIDOR (2010): The Triassic dicynodont *Kombuisia* (Synapsida, Anomodontia) from Antarctica, a refuge from the terrestrial Permian-Triassic mass extinction. *Naturwissenschaften*. 97: 187–196.
- GALE, J., S. RACHMILEVITCH, J. RENVENI, M. VOLOKITA (2001): The high oxygen atmosphere toward the end-Cretaceous; a possible contributing factor to the K/T-boundary extinctions and to the emergence of *C₄ SPECIES*. *J. EXP. BOT.* 52: 801–809.
- GLASBY, G. P., H. KUNZENDORF (1996): Multiple factors in the origin of the Cretaceous/Tertiary boundary: the role of environmental stress and Deccan Trap volcanism. *Geol. Rundsch.* 85: 191–210.
- GODEFROIT, P., L. GOLOVNEVA, S. SHCHEPETOV, G. GARCIA, P. ALEKSEEV (2009): The last polar dinosaurs: high diversity of latest Cretaceous arctic dinosaurs in Russia. *Naturwissenschaften*. 96: 495–501.
- GORJAN, P., K. KAIKO, Z. Q. CHEN (2008): A carbon-isotopic study of an end-Permian mass-extinction horizon, Bulla, northern Italy: a negative $\delta^{13}\text{C}$ shift prior to the marine extinction. *Terra Nova* 20: 253–258.
- GOULD, ST. J. (2000): *Wonderful life. The Burgess Shale and the Nature of History*. Vintage, London.
- GRICE, K. et al. (2005): Photic zone euxinia during the Permian-Triassic superanoxic event. *Science* 307: 706–709.
- HAUTMANN, M., M. J. BENTON, A. TOMASOVYCH (2008): Catastrophic ocean acidification at the Triassic-Jurassic boundary. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 249: 119–127.
- HOLSER, W. T. et al. (1989): A unique geochemical record at the Permian/Triassic boundary. *Nature* 337: 39–44.
- HOOPER, P., M. WIDDOWSON, S. KELLEY (2010): Tectonic setting and timing of the final Deccan flood basalt eruptions. *Geology* 38: 839–842.
- JOHNSON, K. R., B. ELLIS (2002): A tropical rainforest in Colorado 1.4 million years after the Cretaceous-Tertiary boundary. *Science* 296: 2379–2383.
- IBA, Y., J. MUTTERLOSE, K. TANABE, S. SANO, A. MISAKI, K. TERABE (2011): Belemnite extinction and the origin of modern cephalopods 35 m.y. prior to the Cretaceous-Paleogene event. *Geology* 39: 483–486.
- JOLLEY, D., I. GILMOUR, E. GUROV, S. KELLEY, J. WATSON (2010): Two large meteorite impacts at the Cretaceous-Paleogene boundary. *Geology* 38: 835–838.
- KELLER, G., T. ADATTE, W. STINNESBECK, D. STUBEN, Z. BERNER, U. KRAMAR, M. HARTING (2004): More evidence that the Chicxulub impact predates the K/T mass extinction. *Meteoritics and Planet. Sci.* 39: 1127–1144.

- KNAUST, D.** (2010): The end-Permian mass extinction and its aftermath on an equatorial carbonate platform: insights from ichnology. *Terra Nova* 22: 195–202.
- KNOLL, A. H., R. K. BAMBACH, D. E. CANFIELD, J. P. GROTZINGER** (1996): Comparative Earth History and Late Permian mass extinction. *Science* 273: 452–457.
- KÜHL, G., D. E. G. BRIGGS, J. RUST** (2009): A great-appendage Arthropod with a radial mouth from the Lower Devonian Hunsrück Slate, Germany. *Science* 323: 771–773.
- KULL, U.** (2007): Evolution in Stichworten. Borntraeger, Berlin.
- KURODA, J., R. S. HORI, K. SUZUKI, D. R. GRÖCKE, N. OHKOUCHI** (2010): Marine osmium isotope record across the Triassic-Jurassic boundary from a Pacific pelagic site. *Geology* 38: 1095–1098.
- LANA, C., Y. MARANGONI** (2009): The Araguainha impact: a South American Permo-Triassic catastrophic event. *Geol. Today* 25: 21–28.
- LANDING, E., A. ENGLISH, J. D. KEPPIE** (2010): Cambrian origin of all skeletalized metazoan phyla – Discovery of Earth's oldest bryozoans (Upper Cambrian, southern Mexico). *Geology* 38: 547–550.
- LATHUILIÈRE, B., D. MARCHAL** (2009): Extinction, survival and recovery of corals from the Triassic to Middle Jurassic time. *Terra Nova* 21: 57–66.
- LI, C. W., J.-Y. CHEN, T.-E. HUA** (1998): Precambrian sponges with cellular structures. *Science* 279: 879–882.
- LOVE, G. D.** et al. (2009): Fossil steroids record the appearance of Demospongiae during the Cryogenium period. *Nature* 457: 718–721.
- LUO, G.** et al. (2010): Relationships between carbon isotope evolution and variation of microbes during the Permian-Triassic transition at Meishan Section, South China. – *Int. J. Earth Sci.* 99: 775–784.
- LYONS, T. W.** (2008): Ironing out ocean chemistry at the dawn of animal life. *Science* 321: 923–924.
- MCÉLWAIN, J. C., D. J. BEERLING, F. I. WOODWARD** (1999): Fossil plants and global warming at the Triassic-Jurassic boundary. *Science* 285: 1386–1390.
- MCÉLWAIN, J. C., P. J. WAGNER, S. P. HESSELBO** (2009): Fossil plant relative abundances indicate sudden loss of Late Triassic biodiversity in East Greenland. *Science* 324: 1554–1556.
- MCÉLWAIN, J. C., S. W. PUNYASENA** (2007): Mass extinction events and the plant fossil record. *Trends Ecol. Evol.* 22: 548–557.
- MEYER, K. M., L. R. KUMP, A. RIDGWELL** (2008): Biogeochemical controls on photic-zone euxinia during the end-Permian mass extinction. *Geology* 36: 747–750.
- MEYER, K. M., M. YU, A. B. JOST, B. M. KELLEY, J. L. PAYNE** (2011): $\delta^{13}\text{C}$ evidence that high primary productivity delayed recovery from end-Permian mass extinction. *Earth Planet. Sci. Lett.* 302: 378–384.
- NARBONNE, G. M.** (2010): Ocean chemistry and early animals. *Science* 328: 53–54.
- NEUWEILER, F., E. C. TURNER, D. J. BURDIGE** (2009): Early Neoproterozoic origin of the metazoan clade recorded in carbonate rock texture. *Geology* 37: 475–478.
- PALFY, J.** (2005): Katastrophen der Erdgeschichte – globales Artensterben? Schweizerbart, Stuttgart.
- PLANAVSKY, N. J., O. J. ROUXEL, A. BEKKER, S. V. LALONDE, K. O. KORNHAUSER, C. T. REINHARD,**

- T. W. LYONS (2010): The evolution of the marine phosphate reservoir. *Nature* 467: 1088–1090.
- PURVIS, A., K. E. JONES, G. M. MACE (2000): Extinction. *BioEssays* 22: 1123–1133.
- RUHL, M., W. M. KÜRSCHNER (2011): Multiple phases of carbon cycle disturbance from large igneous province formation at the Triassic-Jurassic transition. *Geology* 39, 431–434.
- SANDBERG, P. A. (1983): An oscillating trend in Phanerozoic non-skeletal carbonate mineralogy. *Nature* 305: 19–22.
- SCHOENE, B., J. GUÉX, A. BARTOLINI, U. SCHALTEGGER, T. J. BLACKBURN (2010): Correlating the end-Triassic mass extinction and flood basalt volcanism at the 100 ka level. *Geology* 38: 387–390.
- SCHULTE, P. et al. (2010): The Chicxulub Asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary. *Science* 327: 1214–1218.
- SEILACHER, A. (2000): Leben im Präkambrium. *Naturwiss.Rdsch.* 53: 553–558.
- SEILACHER, A., W. E. REIF, P. WENK (2007): The parasite connection in ecosystems and macroevolution. *Naturwissenschaften*. 95: 155–169.
- SHARPTON, V. L., R. A. GRIEVE (1990): Meteorite Impact, cryptoexplosion and shock metamorphism. *Spec.Papers Geol. Soc. America* 247: 301–317.
- SMITH, F. A. et al. (2010): The evolution of maximum body size of terrestrial mammals. *Science* 330: 1216–1219.
- SPERLING, E. A., J. M. ROBINSON, D. PISANI, K. J. PETERSON (2010): Where's the glass? Biomarkers, molecular clocks, and microRNAs suggest a 200Myr missing Precambrian fossil record of siliceous sponge spicules. *Geobiology* 8: 24–36.
- TRIBOILLARD, N., O. AVERBUCH, X. DEVLEESCHOUWER, G. RACKI, A. RIBOULLEAU (2004): Deep-water anoxia over the Frasnian-Famennian boundary (La Serre, France): a tectonically induced oceanic anoxic event? *Terra Nova* 16: 288–295.
- VAJDA, V., J. I. RAINE, C. J. HOLLIS (2001): Indication of global deforestation at the Cretaceous-Tertiary boundary by New Zealand fern spike. *Science* 294: 1700–1702.
- VANNIER, J., I. CALANDRA, C. GAILLARD, A. ZYLINSKA (2010): Priapulid worms: Pioneer horizontal burrowers at the Precambrian-Cambrian boundary. *Geology* 38: 711–714.
- WALKDEN, G., J. PARKER, S. KELLEY (2002): A late Triassic impact ejecta layer in Southwestern Britain. *Science* 298: 2185–2188.
- WARD, P. D. (2007): Tod aus der Tiefe. *Spektrum d. Wiss.* März 2007, 27–33.
- WIGNALL, P. B., R. J. TWITCHETT (1996): Oceanic anoxia and the End Permian mass extinction. *Science* 272: 1155–1158.
- WILLE, M., T. F. NÄGLER, B. LEHMANN, S. SCHRÖDER, J. D. KRAMERS (2008): Hydrogen sulfide release to surface waters at the Precambrian/Cambrian boundary. *Nature* 453: 767–769.
- XIAO, S., M. LAFLAMME (2008): On the eve of animal radiation: phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota. *Trends Ecol.Evol.* 24: 31–40.
- XIAO, S., Y. ZHANG, A. KNOLL (1998): Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite. *Nature* 391: 553–558.
- XIE, SH. et al. (2010): Cyanobacterial blooms tied to volcanism during the 5 m.y. Permian-Triassic biotic crisis. *Geology* 38: 447–450.

ZHURAVLEV, A. Y., R. A. WOOD (2008): Eve of biomineralization: controls on skeletal mineralogy. *Geology* 36: 923–926.

ZHURAVLEV, A. Y., R. A. WOOD (2009): Controls on carbonate skeletal mineralogy. Global CO₂ evolution and mass extinctions. *Geology* 37: 1123–1126.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. ULRICH KULL

Rütlistr. 51

70435 Stuttgart

E-mail: ulrich.kull@bio.uni-stuttgart.de