

E v o l u t i o n u n d L ü c k e

**Potentiale der historischen Geo- und Biowissenschaften
für die Umweltbildung**

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Erziehungswissenschaftlichen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

vorgelegt von

Gerald Kopp

Bordesholm, den 30.01.2000

Referent/in:

Referent/in:

Tag der mündlichen Prüfung:

Zum Druck genehmigt: Kiel am

.....
Dekan/Dekanin

G L I E D E R U N G

	Seite
I. RAHMEN DER ARBEIT	6
Einleitung	6
Problemstellung	10
Vorgehensweise und Methodik	16
II. BASISTEIL	19
ERDSPHÄREN ALS GRUNDLAGE DER EVOLUTION	
1. Physische Kreislaufsysteme	19
1.1 Kosmische Kreisläufe	19
1.2 Globale Kreisläufe	20
1.2.1 Globosphärengliederung	20
1.2.2 Äußere Globosphärenkreisläufe	21
1.2.2.1 Gesteinskreislauf	21
1.2.2.2 Wasserkreislauf	26
1.2.2.3 Luftkreislauf	32
1.2.2.4 Lebenskreislauf	36
1.3 System und Chaos	47
2. Didaktische Aussagen	50

III.	SPEZIELLER TEIL	55
	VERBREITUNG UND ÖKOLOGIE FOSSILEN LEBENS	
3.	Paläobiogeographie ausgewählter Landwirbeltiergruppen	55
3.1	Aspekte der Aus- und Verbreitung	55
3.2	Paläogeographie, Dinosaurier und frühe Säugetiere	61
3.3	Paläobiogeographie der Säugetiere	64
3.3.1	Faunenumbruch und Entfaltung der Säugetiere	64
3.3.2	Faktoren und Muster der Migration	68
3.3.2.1	Plattentektonik, Eiszeiten und Landbrücken	68
3.3.2.2	Rezente und fossile Verbreitung	73
3.3.2.3	Ausgewählte Beispiele	77
3.4	Darstellungsmethodik der Verbreitungsgeschichte	83
3.4.1	Rezente und fossile Verbreitung der Amphibien	83
3.4.2	Zeit-Raum-Dendrogramme	97
4.	Paläoökologie des Jungpaläozoikums und eiszeitlicher Säugetiere	101
4.1	Basis und Ziele der Paläoökologie	101
4.2.	Ökosysteme im Spätpaläozoikum	104
4.2.1.	Umweltsituation des Permokarbons	104
4.2.2.	Limnische Lebensgemeinschaften im Unterperm	106
4.2.2.1	Biostratigraphie und Lebewelt	106
4.2.2.2	Lebensgemeinschaften aus dem Rotliegenden	111
4.2.2.3	Tieferes Perm aus Westchina	120
4.2.3	Aussterbeereignis Perm/Trias	125
4.3	Jungpleistozäne Großsäugergemeinschaft	133
4.3.1	Fundposition und Altersstellung	133
4.3.2	Ökologische Interpretation	140
4.3.2.1	Glaziales Großsäugerspektrum	140
4.3.2.2	Analyse der Mammutzähne	148
4.3.2.3	Bemerkungen zum Aussterben	155
4.3.3	Jungpaläolithische Kulturzeugnisse	156
5.	Didaktische Aussagen	160

IV.	ALLGEMEINER TEIL PHYLOGENIE, LEBENSVIELFALT UND LÜCKE	167
6.	Evolution und Diversität	167
6.1	Phylogenie und Komplexität	167
6.1.1	Biodiversität, Anpassung und Phylogenie	167
6.1.2	Komplexität und Höherentwicklung	174
6.2	Erscheinungsformen der Ökosphäre	176
6.2.1	Gliederung der Großlebensräume	176
6.2.2	Paläoökosphäre	179
6.3	Biodiversität und Lücke	183
6.3.1	Vielfalt der Arten und höheren Taxa	183
6.3.1.1	Rezente Diversität	183
6.3.1.2	Vergleich rezenter und fossiler Diversität	186
6.3.1.2.1	Diversitätsumfänge und ihre Problematik	186
6.3.1.2.2	Überlieferung und Aussterben	194
6.3.2	Fossilisation und Überlieferung	198
6.3.2.1	Lückenhaftigkeit der Überlieferung	198
6.3.2.2	Konsequenzen aus den Überlieferungslücken	204
6.3.2.2.1	Relativität der Biomasse	204
6.3.2.2.2	Aussagen zur Phylogenie	207
6.4	Konvergenz und Typus	213
6.4.1	Historische Herleitung der Typusproblematik	213
6.4.2	Begrifflichkeit des Typus	218
6.4.3	Lebensform und Konvergenz	221
6.4.3.1	Morphologische Grundformen	221
6.4.3.2	Anpassungsformen der Landwirbeltiere	227
6.5	Konsequenzen	237
7.	Didaktische Aussagen	239
V.	ZUSAMMENFASSUNG	244
	Abbildungs- und Tabellenverzeichnis	253
	Literaturverzeichnis	259
	Danksagung	289

I. RAHMEN DER ARBEIT

Einleitung

Diese Arbeit behandelt die Erd- und Lebensgeschichte im Querschnitt, wobei an Beispielen offene Fragen und strittige Probleme diskutiert werden. Hieraus ergeben sich für die fachdidaktische und auch allgemeine Wissensvermittlung neue Aussagen, die für die Umweltbildung von hoher Relevanz sind.

Kaum eine Wissenschaftsdisziplin der letzten Jahrzehnte hat eine so große Bedeutung für das praktische Geschehen erlangt, wie die Umweltforschung. Ökonomische Zwänge (Naturpotential - Rohstoffressourcen), Überbevölkerung (Nahrungsmangel - steigendes Aggressionspotential) und die daraus resultierende Umweltbelastung (Schadstoffemission in Luft, Wasser und Boden - Einfluß auf globalen Energiehaushalt) verlangen den unmittelbaren, systemübergreifenden naturwissenschaftlichen Ansatz für die Findung eines optimalen und balancierten Verhältnisses von Natur und Mensch (MEADOWS u.a., 1992).

Man kann behaupten, daß die Naturwissenschaften in diesem Prozeß eine höhere Qualität erreicht haben. Ganzheitliche Systembetrachtungen, die an die Traditionen von LEONARDO DA VINCI, A.v. HUMBOLDT und W. J. VERNADSKI anschließen, treten dabei gegenüber den sich in den letzten 50 bis 100 Jahren relativ stark voneinander abgrenzenden Spezialdisziplinen in den Vordergrund.

Den Systemzusammenhang von Erscheinungen in einer Zeitebene definiert bereits KANT im Jahre 1781 (1930, S. 179): „Alle Substanzen, so fern sie im Raum als zugleich wahrgenommen werden können, sind in durchgängiger Wechselwirkung.“

Wir haben es somit mit Systemen zu tun, konkret mit vernetzten Systemen, die mehr als die Summe ihrer Teile sind, wobei in diesem mehr die Struktur und in der Organisation das Netz der Wechselwirkung zu sehen ist (VESTER, 1993).

Aufgabe der Naturwissenschaften ist es, natürliche Systeme zu analysieren. Sie schaffen somit wesentliche Voraussetzungen für die Umweltbildung. Die naturwissenschaftliche Erkenntnis unterliegt einem ständigen Wandel und verlangt eine permanente Aktualisierung der Wissensvermittlung. Daraus ergibt sich eine besondere Verantwortung für Bildung und Erziehung. So sollte die Aufforderung WILHELM v. HUMBOLDTs an der Wende vom 18. zum 19. Jahrhundert: „Soviel Welt als möglich

zu ergreifen“ mehr denn je in der individuellen und gesamtgesellschaftlichen Einstellung zur naturwissenschaftlichen Bildung an Bedeutung gewinnen.

Die Fachwissenschaft Geographie bzw. das didaktische Fach Erdkunde nimmt in der Vermittlung naturwissenschaftlich umweltrelevanter Themen eine Schlüsselposition ein. HAGGETT (1991) stellt den engen Zusammenhang von Geographie und ökologischer Betrachtung über den klassischen Rahmen der Geographie hinausgehend deutlich dar. Zur Problematik der geographischen Raumgliederung bemerkt z.B. HASSENPFUG (in DAHNCKE u. HATLAPA, 1991, S. 154): „Unter Einbeziehung der Zeitdimension ergibt sich die Dynamik der Veränderung - sei es die der geologischen Vergangenheit oder die der prognostizierten Zukunft.“ Und weiter unten (S. 174): „Angesichts der gegenwärtig immer stärker in den Blick rückenden Umweltprobleme ist ... eine Rückbesinnung auf ganzheitliche Betrachtung unverkennbar. Bezogen auf diese Welt ist diese Betrachtungsweise eine zutiefst geographische.“

Von zentraler Bedeutung für die Umweltproblematik ist die evolutionäre Sichtweise. ERVIN LASZLO (1992, S. 144), einer der renommiertesten Mitglieder des Club of Rome, hat dies wie folgt formuliert: „Wissen über die Evolution dient als praktischer Ratgeber für das Leben in der heutigen Welt. Nur aufgrund dieses Wissens kann es uns gelingen, globale Unternehmen zu verwalten, moderne Gesellschaften zu regieren und unseren individuellen Lebensstil in Zukunft besser zu bestimmen.“ Auch TEILHARD DE CHARDIN (1960) schreibt, in der neothomistischen Tradition seiner konsequent teleologischen Sicht der Evolution stehend: „... nichts ist begreifbar außer durch seine Geschichte“ und sieht in einem imaginären Punkt Omega den logischen Endpunkt aller Entwicklung.

Ein Gesichtspunkt bei der Erkenntnisgewinnung, den CHARLES LYELL bereits 1834 vertritt, ist folgender: „The present is the key to the past.“ Aus dieser grundsätzlichen Aussage zum Aktualitätsprinzip in den Geowissenschaften kann die logische Konsequenz abgeleitet werden, daß in der Analyse der Vergangenheit auch der Schlüssel für die Zukunft zu suchen ist - „the past is the key to the future.“ Wie weit diese Extrapolation Einschränkungen unterliegt, ist eine offene Frage.

Natürliche Systeme erscheinen in ihrer räumlichen und zeitlichen Dimension häufig als probabilistische Systeme, die nur annäherungsweise erfaßbar sind. Erst eine Differenzierung in einen deterministischen Anteil, der vorherbestimmbar ist und einen indeterministischen Anteil – mit diskreter (unsteter) Lösungsmenge – ermöglicht Prognosen in Teilaspekten. Eine generelle Prospektion von Verläufen in probabilistischen Systemen ist jedoch unmöglich. In diesem Zusammenhang stehen Interpretationen, die sich aus der Chaostheorie – auf Basis der Thermodynamik offener Systeme – herleiten. Zentrales Phänomen sind die sogenannten seltsamen Attraktoren,

die sich durch chaotisches Verhalten unter gleichzeitiger Ausbildung differenzierter und geordneter Muster auszeichnen.

Streng genommen existiert im Naturgeschehen nur das Vergangene, denn auch die Gegenwart ist - infinitesimal betrachtet - nur die durch unsere Sinne summierte Vielfalt differenzierter Vergangenheitsabläufe. Jeder Moment ist in seiner Wahrnehmung bereits Vergangenheit. Ebenso wie die individuelle Vergangenheit nur bruchstückweise rekapitulierbar ist, ist die Rekonstruktion jedes Vergangenheitsablaufs lückenhaft. Diese Feststellung ist besonders bei der Interpretation des erdgeschichtlichen Werdens zu berücksichtigen. Fossilien sind häufig nicht mehr als „Wort- oder Satzketten im Buch der Erdgeschichte“. Sie sind aber die einzigen unmittelbaren Zeugen der Lebensentwicklung und deshalb von besonderer erkenntnistheoretischer Bedeutung. Die Lückenhaftigkeit der Fossilüberlieferung findet in der allgemeinen Wissensvermittlung zu wenig Berücksichtigung. Sie wird vermerkt, aber kaum reflektiert. Durch eine nähere Betrachtung dieses Phänomens lassen sich die Grenzen von Aussagemöglichkeiten aufzeigen. Erst auf dieser Basis kann ein tieferes Verständnis für erdgeschichtliche Prozesse gewonnen werden.

Als ein Ausdruck der globalen Umweltprobleme erscheint das aktuelle Artensterben. Dieser offensichtlich vom Menschen beschleunigte oder sogar induzierte Prozeß war u.a. Gegenstand der 1992 in Rio stattgefundenen Konferenz für Umwelt und Entwicklung der Vereinten Nationen. In diesem Zusammenhang warnt O.W. WILSON (1995) vor einem zukünftigen Zeitalter der Einsamkeit - dem Eremozoikum - das den vorausgehenden großen erdgeschichtlichen Aussterbewellen am Ende des Paläozoikums, des Mesozoikums und des Pleistozäns nicht nachstehen könnte.

Eine vertiefte Kenntnis über das fossile Leben und die damit verbundene Darlegung von Problemen und offenen Fragen können dazu beitragen, unsere Rolle im gegenwärtigen Naturgeschehen besser zu bestimmen. So wird hier das Ziel angestrebt, eine logische Brücke vom gegenwärtigen zum vergangenen Naturgeschehen zu schlagen, um ein tieferes Verständnis eventuell auch für das zukünftige Naturgeschehen zu erlangen.

Das Hauptanliegen dieser Dissertation besteht darin, die Wechselwirkungen in der belebten Natur aus der geohistorischen Bedingtheit heraus in Teilaspekten zu erläutern, kritische Wertungen von Fakten, Theorie und Hypothesen vorzunehmen, um daraus neuartige methodisch-hypothetische Ansätze und Darstellungsweisen abzuleiten. Dazu werden Aussagen aus speziellen, exemplarischen Analysen herausgearbeitet und ihre Relevanz für die Umweltbildung dargelegt.

Bei der Wissensvermittlung von naturwissenschaftlichen Sachverhalten besteht ein fachdidaktisches Grundproblem. Dieses besteht in der Verhältnismäßigkeit der Verwendung eines „noch zulässigen“ Reduktionismus bzw. eines „schon möglichen“ Holismus. Eine Ausgewogenheit zwischen Vereinfachung und Gesamtdarstellung von Fakten, Theorien und Hypothesen zu erzielen, ist ein Schwerpunkt der didaktischen Analytik. COMENIUS faßte in seiner 1627-32 erschienenen Didactica magna, Didaktik als die Kunst der abkürzenden Schnelligkeit beim Lernen auf. Nach TROMMER (in FRÄNZLE u.a., 1997) ist heute folgender wesentlich erweiterter Sinninhalt gegeben (S. 3): „Als pädagogisch wirksame Theorie geht Didaktik über den technischen Kunstgriff wirksamer Vermittlungsmethodik jedoch weit hinaus, ist zur Bewußtseinsbildung und zur verantwortungsvollen Anleitung, zum Handeln verpflichtet, soll der Weltaneignung z.B. Heranwachsender dienen und dem verantwortlichen Umgang mit der Welt.“

Der entscheidende didaktische Anspruch in dieser Arbeit besteht darin, naturwissenschaftliche Inhalte so verständlich darzustellen, daß eine optimale Wissensvermittlung erreicht wird. Dazu war es notwendig, von einer bisher üblicherweise mehr ergebnisorientierten (Fakten-) Darstellung zu einer mehr prozeßorientierten (dynamischen) Darstellung zu gelangen.

Von hohem didaktischem Wert ist die bildliche Darstellung, wie bereits aus PESTALOZZI's bekanntem Ausspruch deutlich wird: „Anschauung ist das Fundament aller Erkenntnis“. Eine Steigerung der Visualisierung ist jedoch die originale Begegnung (Exkursionen, Museen, u.a.), die eine vertiefende Basis für theoretische und abstrakte Durchdringung bietet.

Hintergrund dieser Arbeit über erdgeschichtliche Zusammenhänge sind die in Jahrzehnten erworbenen Kenntnisse in der musealen Arbeit, in der angewandten geologischen und paläontologischen Forschung und die in den letzten Jahren gewonnenen Erfahrungen in der Hochschullehrtätigkeit. Für diese didaktische Analyse erd- und lebensgeschichtlicher Prozesse standen neben umfangreichen Quellen auch eigene fachwissenschaftliche Untersuchungen zur Verfügung.

*Besondere, ihr nur eigene Kraft hat jede substantielle Form an sich gebunden,
Die frei vom Stoff und doch mit ihr vereint ist.
Man nimmt sie wahr, erst wenn sie sich betätigt;
Ihr Dasein zeigt sich nur in ihrer Wirkung,
Wie grünes Laub des Baumes Leben zeigt.*

DANTE (Fegefeuer, Achtzehnter Gesang)

Problemstellung

Die Bewältigung der heute deutlicher als früher auftretenden Umweltprobleme erfordert eine tiefere und komplexere Kenntnis über die Natur. Die Verantwortung des schulischen Bildungswesens ist in diesem Bereich hoch und liegt darin, Fehleinschätzungen und falschen „Weichenstellungen“ im Begreifen von Umweltzusammenhängen vorzubeugen. Dies bedeutet nicht, daß bisherige Lehrinhalte diesen Forderungen nicht gerecht werden, aber der Umfang sowie die Art und Weise des Weges erscheinen noch unzureichend. Mit dieser Arbeit soll ein Beitrag zum geowissenschaftlichen und auch biowissenschaftlichen Verständnis von umweltrelevanten Themen geleistet werden und sowohl der Fachdidaktik in der Schulausbildung (Sekundarstufe I/II und Gymnasialstufe) als auch der Hochschulausbildung (vornehmlich Lehrerausbildung) dienlich sein.

Das offensichtliche Defizit geowissenschaftlicher Schulbildung vor dem Hintergrund wachsender ökologischer Krisen wird u.a. in einem Positionspapier des Verbandes Deutscher Schulgeographen e.V. 1994 dahingehend ausdrücklich kritisiert, daß nur begrenzte Fähigkeiten zum Denken in globalen Zusammenhängen und in erdräumlichen Systemen und Prozessen zu konstatieren sind. Vertiefende Analysen sind in der Leipziger Erklärung der Alfred-Wegener-Konferenz zur Bedeutung der Geowissenschaften in Lehrerbildung und Schule enthalten (HAUBRICH u.a., 1996). Diesen Bildungslücken will die vorliegende Arbeit entgegenwirken, um insbesondere für den Geographieunterricht eine sachmethodisch erschlossene und vor allen Dingen didaktisch strukturierte Auswahl geologisch-paläontologischer Beispiele zu treffen, denen moderne Forschungsergebnisse zugrunde liegen. Die damit verbundene aktuelle geowissenschaftliche Information verleiht dieser Arbeit zum Teil lehrbuchartigen Charakter.

Für die Erforschung natürlicher Umweltphänomene und ihre Problematik nehmen, neben den naturwissenschaftlichen Basisdisziplinen die Geo- und Biowissenschaften eine zentrale Position ein.

Die in Abbildung 1 gegebene Darstellung setzt die Umweltbildung, bestehend aus der Trias Umwelterfahrung-Umweltbildung-Umwelterziehung, in Beziehung zu den Natur- und Geisteswissenschaften. Dabei liegen die Geo- und Biowissenschaften im physiko-ökologischen Ast (Naturwissenschaften) gegenüber dem kultur-ökologischen Ast (Kulturwissenschaften).

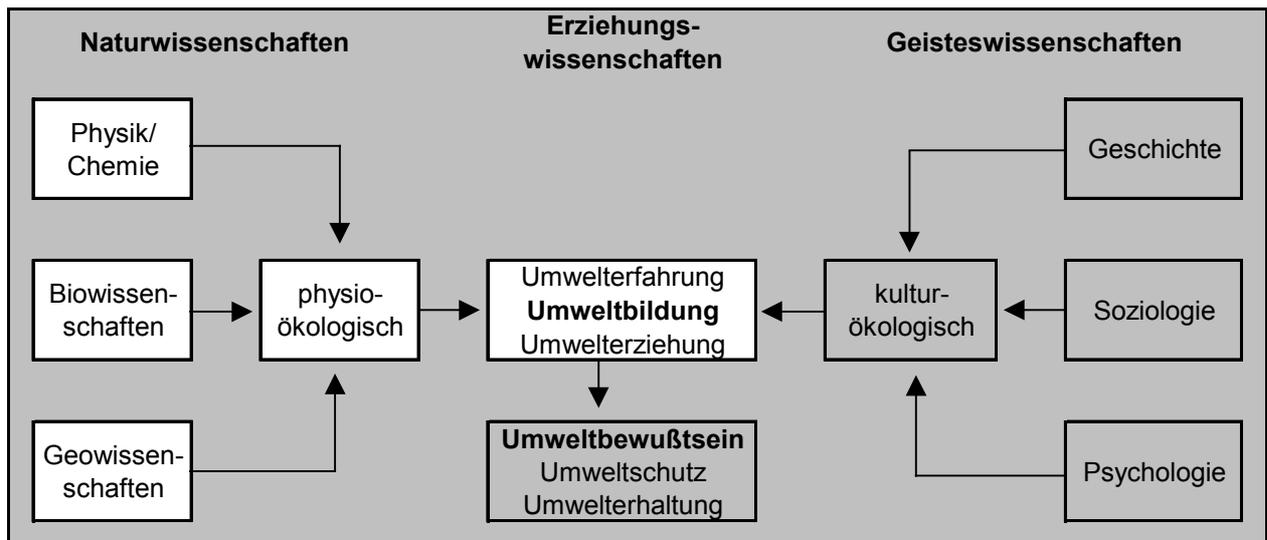


Abb. 1: Beziehungssystem der Umweltbildung / Umweltbewußtsein im allgemeinen Feld der Natur-, Geistes- und Erziehungswissenschaften

Der Umweltbildung geht die Umwelterfahrung voraus, und an diese schließt sich die Umwelterziehung an. In ihrer Beziehung zur Naturwissenschaft und darüber hinausgehend, stellen DAHNCKE und HATLAPA (1991, S. 9) folgendes fest: „Die meisten Vorschläge zur Umwelterziehung setzen im naturwissenschaftlichen und naturwissenschaftsdidaktischen Bereich an. Ohne Frage bedarf es solcher Ansätze. Nach unserer Auffassung wachsen die Probleme allerdings viel zu rasch an, um auf diesem Weg allein bearbeitet werden zu können.“ Die hier vorliegende Dissertation muß sich jedoch auf den ersten Teil dieser Aussage beschränken, wobei folgendes didaktisches Problem auftritt:

Es entsteht in der allgemeinen Wissensvermittlung häufig der Eindruck, daß Hypothesen wissenschaftliche Wahrheiten verkörpern. Diese Arbeit verfolgt das Ziel, diesen Eindruck zu korrigieren. Deshalb werden wissenschaftliche Inhalte nicht nur als Fakten dargelegt, sondern es werden die in der Diskussion stehenden offenen Probleme behandelt und die Allgemeingültigkeit der Fakten relativiert. Auch Fakten können in einem anderen Sinnzusammenhang gestellt zu einer Bewertungsver-schiebung führen. Dabei ergeben sich aus eigenen fachlichen Untersuchungen teilweise neue wissenschaftliche Ansätze und alternative Hypothesen, die das Bild der Geo- und Biowissenschaften in der Umweltbildung vertiefen und der Umwelterziehung indirekt förderlich sind.

Eine Hypothese ist eine widerspruchsfreie Aussage, deren Geltung nur vermutet ist und die in den Wissenschaften als Annahme eingeführt wird, um mit ihrer Hilfe schon bekannte wahre Sachverhalte zu erklären.

Das allgemeine Ziel aller Bemühungen liegt in der möglichst umfassenden Umwelterhaltung über den Weg von der Umwelterziehung über das Umweltbewußtsein zum umweltgerechten Handeln. Ein Umweltbewußtsein setzt neben der ökologischen

Sachkompetenz Ehrfurcht vor der Natur im Allgemeinen und Ehrfurcht vor dem Leben im Besonderen voraus (NEWIG, 1992). Hier setzt auch die zentrale Bedeutung des Umweltschutzes für den Rahmen fachübergreifender Curricula ein (SCHMIDT-SINNS, 1974).

Neben dem Begriff Umweltbildung müssen der eigentlichen Thematik vier Begriffe vorangestellt werden, die häufig in den Medien benutzt werden und Schlagwortcharakter mit positiver und negativer Akzentuierung erhalten haben und somit auch Abnutzungserscheinungen aufweisen. Diese sind Umwelt, Ökologie, Ökosystem und Umweltfaktoren. Sie müssen begrifflich bei gegenseitiger und äquivalenter Bedingtheit voneinander abgegrenzt werden.

Umweltbildung ist ein zentraler Begriff, der sich hier auf eine durch MICHELSEN (1996, S. 47) verwendete Aussage des Rates von Sachverständigen für Umweltfragen aus dem Jahr 1994 bezieht: „Durch Bildungsprozesse können den Menschen Einsichten, Einstellungen und Werterhaltungen vermittelt werden, die den Erhalt der Umwelt durch eine dauerhaft-umweltgerechte Entwicklung ermöglichen. Diese pädagogischen Prozesse sind als Umweltbildung zu charakterisieren, wobei Umweltbildung ein alle Bildungsbereiche umfassender Begriff ist, der zugleich Umwelterziehung, Umweltpädagogik, Umweltqualifikation und anderes mit einschließt.“

Umwelt ist die allgemeine Bezeichnung für Lebensraum, Gesamtheit der biotischen, abiotischen und anthropogenen Faktoren. Unterteilung in natürliche (physischer), soziale (kultureller) und technische Umwelt. Die natürliche Umwelt wird im Rahmen der Naturwissenschaften auf ihre Umweltfaktoren hin untersucht und in eine Systembetrachtung überführt (LESER u.a., 1998 u.a. Quellen). Unter dieser Definition ist auch die individuelle Beziehung zur Umwelt zu verstehen.

Ökologie ist die Wissenschaft von der Wechselbeziehung zwischen den Organismen untereinander und zu ihrer Umwelt. Sie ist übergreifendes Fachgebiet der Geo- und Biowissenschaften, Wirtschafts- und Sozialwissenschaften mit dem Ziel der Erkenntnis von Wechselwirkungen zwischen Organismus und Umwelt - also zwischen biotischer und abiotischer Materie (SCHAEFER, 1992).

Ökosystem (TANSLEY, 1935) ist die Kombination von Bio- und Geosystem in einem räumlich eingebundenen **Ökotope** (Geotope und Biotop) im Zusammenwirken mit der spezifischen **Biozönose** (MÖBIUS, 1877) und in sich modellhaft als Regelkreisläufe dargestellt (LESER u.a., 1998). Ökosysteme bestehen nicht schlechthin aus verschiedenen Arten, sondern aus örtlichen Populationen zahlreicher Arten (ELDREDGE, 1994), wobei die Interaktion das bestimmende Kriterium ist. Der in diesem Zusammenhang stehende Begriff Habitat ist i.w.S. synonym zu Biotop (SCHAEFER, 1992).

Umweltfaktoren sind die Einwirkungen der Umgebung auf ein Lebewesen oder auf eine Lebensgemeinschaft (SCHAEFER, 1992). Sie werden unterteilt in abiotische und biotische Faktoren. Nicht zu verwechseln mit Geofaktoren, die die Merkmale einer Landschaft bestimmen. Die Summe aller Umweltfaktoren (Umwelt im ökologi-

schen Sinn), die auf die Organismen einwirken und in der Regel als Ökosystem betrachtet werden, sind somit Gegenstand der ökologischen Forschung.

Spezieller Gegenstand dieser Arbeit sind neben dem Problemkreis Biodiversität und Fossilüberlieferung Themenbereiche aus Paläoökologie und Paläobiogeographie, für die folgende Definitionen gegeben werden:

Paläoökologie ist das Studium der Wechselbeziehungen zwischen verschiedenen Organismen sowie zwischen diesen Organismen und ihrer Umwelt in der geologischen Vergangenheit (DODD u. STANTON, 1990). Synonym sind die älteren Begriffe Paläobiologie und Paléthologie sowie im modernen Sprachgebrauch **Palökologie** (LEHMANN, 1986).

Biogeographie ist Arealsystemforschung. Anforderungen lebender Systeme (Populationen und Individuen) in ihren Lebensansprüchen in Raum und Zeit sind der biogeographische Forschungsgegenstand. Biogeographie ist biologische Raumbewertung mit geographischen Forschungszielen (MÜLLER, 1980). Die **Paläobiogeographie** läßt sich nicht aus dem Definitionsbereich der Biogeographie ausgrenzen (ETTER, 1994). Es wird hier lediglich das historische Moment betont und Methoden der Paläontologie, Paläogeographie und Paläoklimatologie finden hauptsächlich Anwendung.

Biodiversität (LOVEJOY, 1980) beinhaltet die Mannigfaltigkeit (Umfänge) der Arten in der gesamten Ökosphäre (=Biosphäre), im Gegensatz zur „einfachen“ Diversität, die die Mannigfaltigkeit in einer Lebensgemeinschaft beschreibt (SCHAEFER, 1992). WHITTAKER (1970) bezeichnet den globalen Artenreichtum als „gamma-Diversität“, die er der „alpha-Diversität“ gegenüberstellt. Unter rezenter Biodiversität, ist die heutige und unter fossiler Biodiversität die vergangene Lebensvielfalt zu verstehen.

Aus der Definition der Begriffe Ökologie/Paläoökologie, Biogeographie/Paläobiogeographie und rezente sowie fossile Biodiversität ergibt sich der in Abbildung 2 gegebene Zusammenhang. So sind die Spezialdisziplinen Paläoökologie und –biogeographie innerhalb der Paläontologie (Wissenschaft von den fossilen Lebewesen) mit Bezug zur Historischen Geologie (Erdgeschichtswissenschaft), als Pendants zur Ökologie und Biogeographie der Neontologie (Wissenschaft von den heutigen Lebewesen im Gegensatz zur Paläontologie) bzw. Physiogeographie (Wissenschaft von der Gesamtheit der natürlichen Gegebenheiten der Erdhülle) zu sehen. Neben der Äquivalenz der Begriffe zueinander besteht eine Komplementarität bzw. eine hierarchische Funktionalität untereinander. So basieren biogeographische und paläobiogeographische Befunde auf ökologische bzw. paläoökologische Voraussetzungen, welchen die Biodiversität übergeordnet ist.

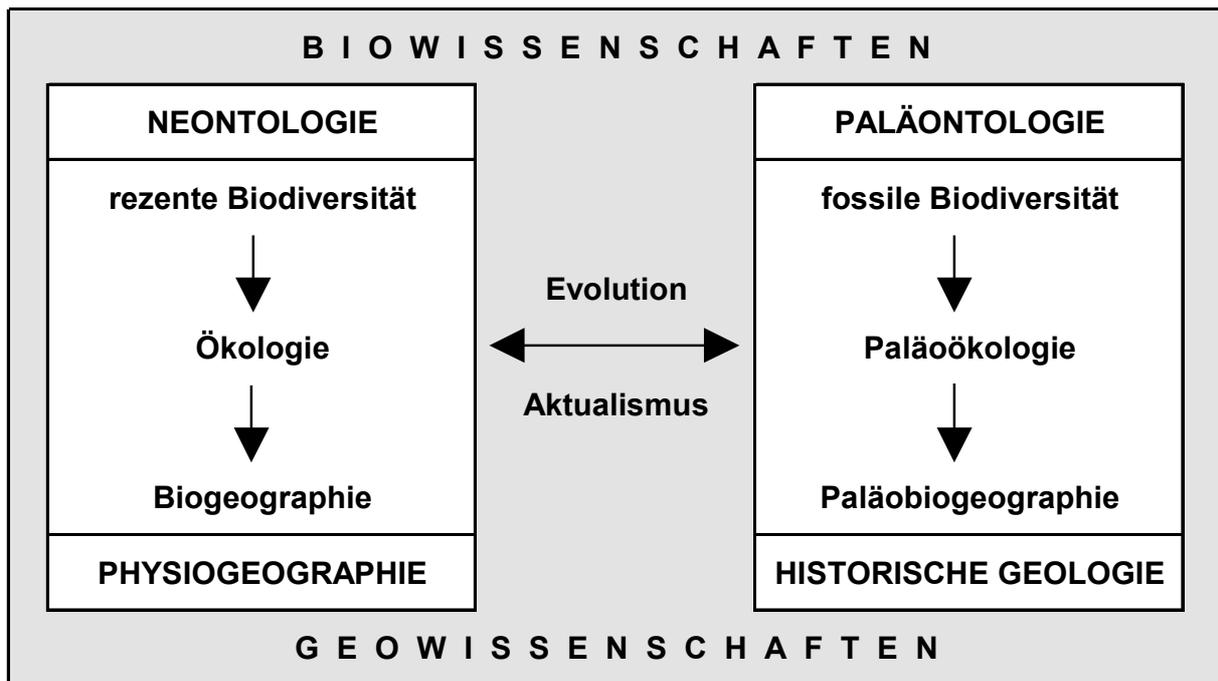


Abb. 2: Hierarchische Gegenüberstellung von Neontologie (Lehre von den heutigen Lebewesen) / Physiogeographie und Paläontologie / Historische Geologie (Erdgeschichte) im allgemeinen Feld der Bio- und Geowissenschaften

Von grundsätzlicher Bedeutung für die in Abbildung 2 enthaltenen Fachdisziplinen ist die Frage nach der Repräsentativität ihrer Fakten. Setzt man die beiden Säulen Neontologie/Physiogeographie und Paläontologie/Historische Geologie in eine Repräsentanzbetrachtung zueinander, ergibt sich folgendes Bild. Nach FRÄNZLE (1971) besteht das Ziel der Geographie als empirische Wissenschaft in einer in Modellen formalisierbaren, beschreibenden und genetisch erklärbaren, raumstrukturellen Analyse von Systemen der Erdoberfläche. Als eine Methode zur analytischen Erschließung dient die Ausweisung von Stichprobenrepräsentanzen (KUHN, 1994). Jene Auffassung von Geographie im Allgemeinen läßt sich uneingeschränkt auf die Physiogeographie und im übertragenen Sinn auch auf die Biologie übertragen. In der Säule Paläontologie/Historische Geologie tritt neben der Raumbezogenheit der Physiogeographie als wesentliches Element die zeitliche Komponente. Die Gesteine, Fossilien und Strukturen in der Erdkruste sind die Erdgeschichtsobjekte, wobei die Lückenhaftigkeit der Gesteins- und Fossilüberlieferung diese als zufällige Stichproben erscheinen läßt. Bei allen Aussagen ist ihre Repräsentanz zu prüfen. Somit besteht zwischen den beiden Säulen in Abbildung 2 zwar keine methodische Unvereinbarkeit, aber eine gewisse Einschränkung der Vergleichbarkeit.

Es erhebt sich nun die Frage, worin das Potential der historischen Geo- und Biowissenschaften für die Umweltbildung besteht. Die Betrachtung erd- und lebensgeschichtlicher Abläufe vermag in seiner evolutionären, dynamischen Komplexität ein größeres Verständnis für gegenwärtige und mitunter statisch erscheinende Naturgegebenheiten zu vermitteln.

Aus dem Gesamtkontext ergeben sich folgende **fünf Aussagen**, die die Leistungsfähigkeit unterstreichen:

1. Der funktionelle Zusammenhang von biotischer und abiotischer Materie bietet die Möglichkeit, Systemzusammenhänge umfassend darzulegen;
2. erdgeschichtliche Betrachtungen sind für die Entwicklung eines allgemeinen Zeit-Raumverständnisses besonders geeignet;
3. der interdisziplinäre Charakter der Paläoökologie und -biogeographie, der sich aus der engen Beziehung von Geo- zu Biowissenschaften ergibt, ermöglicht komplexe Aussagen zur Beschaffenheit der Lebewelt;
4. Biodiversitäts- und phylogenetische Forschung sind geeignet, das Verhältnis von objektiver Kenntnis zur subjektiven Darlegung herauszustellen;
5. Geographie- und Biologieunterricht bieten eine zentrale Plattform für diese komplexe Wissensvermittlung in Schule und Hochschule.

Vorgehensweise und Methodik

Nachdem der Rahmen der Arbeit abgesteckt war und die Zielvorstellung entwickelt wurde, ergab sich folgende Vorgehensweise. Anhand spezieller Beispiele aus der Erd- und Lebensgeschichte werden Problem- und Fragestellungen erarbeitet, in deren Diskussion verallgemeinernde Aussagen gewonnen werden. Auf der anderen Seite werden allgemeine Lehrbuchaussagen vorgestellt und anhand spezieller Beispiele erläutert. Das Aufzeigen wissenschaftstheoretischer Limitierungen eröffnet alternative Deutungsmöglichkeiten, deren Wahrheitsgehalt nicht immer gegeneinander aufgewogen werden kann. Im Speziellen Teil steht der Themenbezug mit Detailproblemerkörterung im Vordergrund. Hingegen hat der Allgemeine Teil schwerpunktmäßig den Problembezug zum Inhalt.

In dieser Arbeit wurden eigene fachwissenschaftliche Untersuchungen sowie hochschul- und museumspädagogische Erfahrungen eingebracht. Umfangreiche fachwissenschaftliche und -didaktische Literatur wurde analysiert. Die sich ergebene fachliche Problemanalyse beinhaltet auch die fachdidaktische Analyse, wobei letztere als didaktische Aussage am Ende eines Hauptkapitels steht.

Aus den drei folgenden aufeinander aufbauenden Interpretationsebenen ergibt sich die inhaltliche Strukturierung:

- Ebene der geowissenschaftlichen Grundlagen mit Darlegung
 Physischer Kreislaufsysteme
- Ebene der speziellen Beispiele aus den Themenkomplexen
 Paläobiogeographie (Raum und Zeit) und
 Paläoökologie (Form und Funktion)
- Ebene der Allgemeinaussagen mit den Themenkomplexen
 Phylogenie/Biodiversität,
 Lückenhaftigkeit der Fossilüberlieferung und
 biologische Typusproblematik

Die konkrete Vorgehensweise bei der Erstellung dieser Arbeit ist Tabelle 1 zu entnehmen. Neben einer Übersicht, die zum Teil der Gliederung entspricht, sind Anliegen und Zweck, die Methodik, die Arbeitsergebnisse und die Schlußfolgerungen der einzelnen Interpretationsebenen im Überblick zusammengefaßt.

Als Hauptelemente zur fachlichen und fachdidaktischen Analytik wurden folgende zwei methodische Wege beschritten:

- Literaturanalysen und
- eigene paläontologische Untersuchungen

Die **Literatur**, die für die Erarbeitung der Dissertation herangezogen wurde, weist entsprechend der Spannweite vom fachwissenschaftlichen bis zum bildungswissenschaftlichen Bereich im Niveau des Anspruchs ein breites Spektrum auf. Der erhebliche Umfang der herangezogenen Literatur ergab sich aus der Kombination von speziellen Sachinhalten mit den angestrebten Allgemeinaussagen und ist ein wesentlicher Teil der didaktischen Analyse. Außerdem wurde das Ziel verfolgt, Quellen, die dem grundsätzlichen Verständnis dienlich sind, in die Erörterungen einzubeziehen. Zusammenfassenden Publikationen wurde das Primat eingeräumt, da sie der Haupttransfer im Bildungsbereich gegenüber z.B. paläontologischen Spezialarbeiten sind. Insbesondere für die Beispiele aus dem Komplex Paläoökologie war spezielle Primärliteratur unvermeidbar. Bewußt wurden auch ältere bedeutende Arbeiten mit herangezogen, um auch der nicht unwesentlichen wissenschaftshistorischen Komponente Rechnung zu tragen.

Die **eigenen paläontologischen Untersuchungen** beinhalten einerseits neue Arbeitsergebnisse und andererseits den Rückgriff auf ältere Arbeiten. In der Regel sind diese Arbeiten unveröffentlicht oder nur in geringem Umfang bzw. als Kurzmitteilungen veröffentlicht. Die Bearbeitung der eiszeitlichen Säugerreste des Hamburger Raumes nimmt den größten Anteil dieser eigenen Untersuchungen ein.

Als Einzelmethodik wurden sowohl im Ergebnis der Literaturanalysen, als auch bei den eigenen paläontologischen Untersuchungen eine teilweise Quantifizierung von Sachverhalten vorgenommen. Fachdidaktische Aussagen wurden durch neuartige Visualisierung methodisch erschlossen.

In der textlichen Abfassung sind grundlegende Aussagen fett gedruckt hervorgehoben. Für weniger zentrale Darlegungen wurde eine engere Schreibweise gewählt. Da diese Dissertation sich auch an den interessierten Lehrer wendet, werden Fachtermini und Fossilnahmen größtenteils erläutert. Die Erarbeitung eines Glossars hätte den Rahmen dieser Arbeit gesprengt.

Hauptgliederung	Inhaltliche Schwerpunkte	Zentrale Problemdarstellung	Methodik der Erarbeitung und Darstellung	Spezielle Arbeitsergebnisse	Eigene hypothetische Aussagen und Schlussfolgerungen
I. Rahmen der Arbeit	Einleitung Problematik Vorgehensweise und Methodik	Frage nach der Rolle der Geographien in der Umweltbildung	Literaturanalyse und -diskussion; Visualisierung durch Abbildungen	Zusammenstellung von Definitionen; Neuansetzung der Stellung von Geographie und Biologie; Gewinnung von 5 Aussagen zur Leistungsfähigkeit der hist. Geo- u. Biowissenschaften für die Umweltbildung	Gegenwart ist die durch unsere Sinne summierte Vielfalt differenzierter Vorgehensweisen; Vergangenheit ist lückenhaft
II. Basisfall: Einmaliges Geschehen der Evolution	Indische Kreislaufsysteme mit: Gezeiten, Wasser-, Luft- und Lebenskreislauf; Schlüsselfossilien; Kurzdarstellung von System- und Chaostheorie	Art und Weise von Wechselwirkungen zwischen dem Kreislaufsystemen insbesondere im Biosphärenbereich	Literaturanalyse und -diskussion; Visualisierung mittels Diagramm-Strukturen und Abbildungen	Prägung des Begriffes Ökosphäre für Erdgeschichte allgemein; Darstellung der Beziehung zwischen Biosphäre und Geosphäre	Für die ÖO-Konzentration sind neben den Ozeanen endogene Vorgänge und die Erhaltung der Biosphäre erforderlich für natürlichen Treibhauseffekt
Didaktische Ebene der spezialisierten Grundlagen	Didaktische Aussagen zur: - Wissensvermittlung allgemein; - Schlüsselfossilien; - Rolle der Geographie; - Rolle der Geowissenschaften in der Wissensvermittlung	Verhältnis von wissenschaftlichen Erkenntnissen und Wissensvermittlung	Literaturanalyse und -diskussion; Thematisierung von geowissenschaftlichen Themen	Wissenschaftliche Hypothesen werden häufig fälschlich als Tatsache; Schlußfolgerungen werden als Faktum dargestellt	Wiss. Hypothesen dürfen nicht als Tatsache dargestellt werden; Paläontologie ist gut geeignet für Entwicklung von Zeit-Raum-Vorstellungen
III. Spezialfall: Paläogeographie ausgewählter Landwirbelgruppen	Plattentektonik, Landdrücken, Eiszeiten und Aussterbeereignis Wende Perm/Trias; - Verbreitungsgeschichte der Säugetiere und - Verbreitungsgeschichte der Vögel; - Paläogeographie des Jungpaläozäns und - Paläogeographie des Miozäns; - eigene Spezialuntersuchung der eiszeitlichen Säugetiere; - Aussterbeereignisse	Problematik der zeitlich-ökologischen Zuordnung von Östarien und Fossilien; Rekonstruktionen vergangener Land- und Wasserwelt; - Liebenhaftigkeit der Überlieferung; - Liebenhaftigkeit der Überlieferung; - Problematik der Rekonstruktion vergangener Lebensräume; - Aussterbeereignisse	Literaturanalyse und -diskussion; exemplarische Auswahl; Visualisierung von Verbreitungsmustern fossiler Lebensformen in Kontextdarstellungen, tabellarische Darstellungen; - eigene Spezialuntersuchung der eiszeitlichen Säugetiere (osteologische und taxonomische Bestimmung, Quantifizierungen und Abbildungen und Tabellen)	Spezialanalyse der Verbreitungsgeschichte der Amphibien; Deutung chinesischer Funde als älteste Flugsäuger; Konkrete Aussagen zur Verbreitung im Jungpaläozän des Harburgger Raumes; spezielle Ergebnisse zur Analyse von Mammulbeckenzähnen; Nachweis eines autochthonen (Mammulbeckenzähne)	Darlegung einer alternativen Deutung entgegen der Hypothese von großen Aussterbeereignis Wende Perm/Trias als Beispiel verschiedener wissenschaftlicher Interpretationsmöglichkeiten
Didaktische Ebene der spezialisierten Beispiele	Didaktische Aussagen zur: - Gegenüberstellung von phylogenetischen und stratigraphischen Daten; - diachrone Reaktionen zum oberkreidezeitlichen Aussterben; - Thema Eiszeit in der Fachdidaktik	Rolle des exemplarischen Ansatzes; Relativität von wissenschaftlichen Erkenntnissen; - subjektive Wahrnehmung von Elementarisierung geologischer Darstellungen für Wissensvermittlung	Literaturanalyse und -diskussion; graphische Umsetzung zur Veranschaulichung geowissenschaftlicher Themen; besondere didaktische Bedeutung haben die entwickelten Zeit-Raum-Diagramme	Erdgeschichtliche Lücken werden selten als solche wahrgenommen; - Darstellung der Herkunft der Nordsee; - Nordsee und Herkunft der Gesteine	Relativität der wissenschaftlichen Aussagen und die Subjektivität ihrer Wahrnehmung; - Wissenschaftler sind stärker beruhsichtigt, indem auf offene Probleme hingewiesen wird
IV. Allgemeiner Teil	Evolution und Diversität; - Phylogenie und Komplexität; - Ökosphäre; - Biodiversität und Lücke; - Vielfalt zentraler und fossiler Diversität; - Lückenhaftigkeit der Fossilüberlieferung; - biologischer Typusbegriff; - Anpassungsformen von Landwirbeltieren	Verhältnis von Phylogenie, Komplexität und „Hoherentwicklung“; allgemeine Erkennbarkeit von fossilen Verwandtschaften; - Verhältnis von Biodiversitätsaufgang zum Komplexitätsgrad; Frage nach der Dimension der fossilen Diversität; Bedeutung der Lückenhaftigkeit der Überlieferung für phylogenetische Aussagen; - Möglichkeit der biologischen Typusvorstellung für Schließung von Überlieferungslücken	Literaturanalyse und -diskussion; Visualisierung mittels Tabellen, Diagrammen und Abbildungen; - Biowissenschaften; - Biowissenschaften; - Reaktivierung von Aussagen	Alternative Vorschlag der endgeschichtlichen Gliederung nach gesamt-ökologischen Gesichtspunkten; - abweichende Gliederung nach geographischer Art und Gattungszahlen mit graphischer Darstellung; - Prägung des Begriffes „Lacunozeit“ für Lückenhaftigkeit der Überlieferung; - Prägung des Begriffes „Lacunozeit“ für äußere Erscheinungsbild fossiler und rezenter Formen	Abschätzung vom fossilen Biodiversitätsaufgang - führt zur Aussage, daß von ca. 1x10 ¹⁰ Arten insgesamt nur ca. 10 ¹⁰ Arten überleben mit den daraus resultierenden Lücken führt zu hypothetischen Aussagen von lückenhaft überlieferten Lebensformen aus dem gesamtökologischen-jökologischen Ansatz; - Prägung des Begriffes „Lacunozeit“ für einen neuen methodischen Weg aufzeigen
Phylogenie, Lebensvielfalt und Lücke	Didaktische Aussagen zur: - Bedeutung der Paläontologie für Erkenntnisgewinnung hinsichtlich Umweltproblematik	Frage nach der Aussagefähigkeit von Fossilien trotz großer Lacunozeit in Bezug zur Wissensvermittlung	Literaturanalyse und -diskussion	Anschaulichkeit der Wissensvermittlung gewinnt durch Verwendung konkreter endgeschichtlicher Beispiele; - Reduktion bleibt die zentrale Dimension schwer darstellbar; - Notwendigkeit der fachdidaktischen Umsetzung des Phänomens „Lücke“	Bedeutung des Faches Geographie wird durch Erdgeschichtsdarstellungen gestärkt; - Paläontologie vermittelt in der Fachdidaktik eine zentrale Dimension des Zusammenhanges; - für den Transfer in den Bildungsbereich muß stets klar zwischen gesicherten Fakten und in der Diskussion stehenden Hypothesen unterschieden werden
V.	Zusammenfassung Abbildungs- und Tabellenverzeichnis				Endaussage: Die Relativität von Fakten bedingt die Subjektivität von Aussagen und führt

Tab. 1: Übersichtsdiagramm zur vorliegenden Arbeit

II. BASISTEIL

ERDSPHÄREN ALS GRUNDLAGE DER EVOLUTION

1. Physische Kreislaufsysteme

1.1 Kosmische Kreisläufe

Kreisläufe sind Konstruktions- und Funktionsprinzipien der Natur sowohl im Makrokosmos - der Welt der Galaxien - als auch im Mikrokosmos - der Welt der Elementarteilchen (GRIMMEL, 1993). Entsprechend der Dimension kann man zwischen kosmischen, globalen und atomaren Kreisläufen unterscheiden. Nur die beiden ersten Kategorien (besonders die globalen bzw. medialen Zyklen) sind hier Gegenstand der Betrachtung.

Mit der Verdrängung des ptolomäisch-geozentrischen Weltbildes durch das heliozentrische Weltbild des KOPERNIKUS - als Restauration der Theorie des ARISTARCHOS VON SAMOS - begann die naturwissenschaftliche Neuzeit. Eng verbunden mit der Entwicklung des modernen kosmogonischen Denkens sind GALILEI, KEPLER, KANT und LAPLACE in Verbindung mit der Rationalität DESCARTES.

In der **kosmischen Dimension** sind folgende drei Kreislaufsysteme zu unterscheiden, denen noch weitere überzuordnen sind:

– **Umlauf des Sonnensystems** um das Zentrum unseres Milchstraßensystems

Die periphere Lage des Sonnensystems (30000 Lichtjahre vom Zentrum entfernt) bewirkt die lange Umlaufzeit von ca. 225×10^6 Jahren.

– **Revolution der Erde**

Der elliptische Umlauf der Erde um die Sonne umfaßt den Zeitraum von 365d 6h 9min 9,54s (mittlere - siderische - Sonnenzeit).

Die Periodizität der Rotationsachsenstellung zur Ebene der Ekliptik bewirkt den Wechsel der Jahreszeiten, wobei der sich periodisch verändernde Erdbestand zur Sonne die unterschiedliche Länge der Jahreszeiten bedingt.

Rhythmische Bewegungen, die durch den wechselnden Gravitationseinfluß von Sonne und Mond entstehen, sind die Präzession (kreiselartige Drehung der Erdachse um die Senkrechte / Platonisches Jahr ca. 26000 Jahre) und die Nutation (periodische Schwankung der Präzession) (GRIMMEL, 1993).

– **Rotation der Erde**

Die Rotationsdauer beträgt 23h 56min 4s. Die Erddrehung von West nach Ost ist nicht nur die Ursache von Tag und Nacht, sondern hat auch großen Einfluß auf

die Zirkulationen in der Atmosphäre, die Meeresströmungen und eventuell auch auf biologische Phänomene (Corioliskraft).

Offensichtlich hat sich die Rotationsgeschwindigkeit der Erde im Laufe ihrer Geschichte verlangsamt. Aus den Tages- und Jahreszuwachsringen fossiler Korallen konnte WELLS (1963) belegen, daß das Erdjahr im Kambrium 424, im Silur 402 und im Devon 396 Tage umfaßte. Dieser Befund entspricht auch der geophysikalischen Vorstellung, daß durch die Gezeitenreibung die Länge der Tage zugenommen hat (BRINKMANN, 1991), d.h. eine zunehmende Bremswirkung im Erde-Mond-System vorliegt.

1.2 Globale Kreisläufe

1.2.1 Globosphärengliederung

Die Erde hat einen mittleren Radius von 6371 km, eine Dichte von $5,5\text{g/cm}^3$ und eine Masse von $5,98 \times 10^{27}\text{g}$ (CLARK, 1977). Sie ist konzentrisch gegliedert. Diese Zonierung ist durch die Gravitation gegeben und spiegelt die elementare Zusammensetzung wider. Jede einzelne Zone entspricht einer spezifischen Erdsphäre, die hier mit dem neuen Allgemeinbegriff **Globosphäre** belegt werden soll, da der sich anbietende Begriff **Geosphäre** durch seine Einengung als Bezeichnung der Landschaftshülle (LESER u.a., 1998) besetzt ist. Der Landschaftshülle subordiniert ist die Geodermis (LESER in FRÄNZLE u.a., 1997), deren wesentlichster Teilbereich die Pedosphäre ist (Boden mit seinen ablaufenden Prozessen).

Mitunter wird in der geowissenschaftlichen Literatur, z.B. LANGE (in HOHL u.a., 1981) und GRIMMEL (1993) der Terminus Geosphäre auch im Sinne des hier geprägten Begriffes Globosphäre verwendet. MÜLLER (1980) bezeichnet die Geosphäre als ranghöchstes Ökosystem, das die Biosphäre im Wechselspiel mit den abiotischen Faktoren umfaßt.

Folgende Globosphären sind nach Dichteverhältnissen und Geochemie, mit den in ihnen wirkenden Kreisläufen, zu unterscheiden (nach HOHL u.a., 1981 u.a. Quellen):

- **Siderosphäre** (Eisen-Nickel-Kern) → magneto-dynamische Zyklen
- **Chalkosphäre** (Sulfid-Oxid-Schale/
Teil des unteren Erdmantels) → und
- **Asthenosphäre** (Fließzone/oberer Erdmantel) → Konvektionszyklus
- **Lithosphäre** (oberster Erdmantel
und Erdkruste) → Gesteinskreislauf
und Plattentektonik
- **Pedosphäre** (Bodenzone) → Bodenprozesse
- **Hydrosphäre** (Wasserhülle) → Wasserkreislauf
- **Atmosphäre** (Lufthülle) → Luftkreislauf
- **Biosphäre** (Lebenshülle) → Lebenskreislauf
- **Anthroposphäre** → Wirkungsbereich Menschheit

Zwischen den Sphären sind zwar deutliche Grenzen vorhanden, aber es bestehen intensive Stoff- und andere Austauschprozesse, bei denen die internen Kreislaufsysteme uhräderartig ineinandergreifen.

Die ersten drei Schalen werden auch als Kern, Mantel und Kruste bezeichnet. Davon nimmt der Erdmantel ca. 80% des Erdvolumens und ca. 70% der Erdmasse ein (CLARK, 1977). Die Erdkruste ist der unbedeutendste Anteil. Dabei ist zu berücksichtigen, daß die Erdkruste nicht der Lithosphäre gleichzusetzen ist. Die Lithosphäre umfaßt die Erdkruste und den äußeren Mantelbereich.

Zum besseren Verständnis werden in dieser Arbeit die natürlichen Erdsphären in **innere Globosphären** (Sidero-, Chalko- und Asthenosphäre) und **äußere Globosphären** (Litho-, Pedo-, Hydro-, Atmo- und Biosphäre) unterteilt.

Die interne Mobilität der Erde in ihren sphärischen Vorgängen wird durch zwei Energiequellen gespeist - die der Sonne und die der Erde selbst - wobei letztere den Erdkörper kontrolliert und die solare Energie nur die Oberfläche beeinflusst. Dieses dualistische Prinzip von Erd- und Sonnenwärme bestimmt das Gleichgewicht des Planeten Erde. Die Kreislaufsysteme sind mit gewaltigen kreisförmigen Mischmaschinen vergleichbar, in denen aber die einzelnen Teilchen ständig neue Wege beschreiten und Gemische höherer Ordnung entstehen lassen (GRIMMEL 1993).

Da paläoökologische Betrachtungen weiter unten im Vordergrund stehen werden, sind die Kompartimente von Ökosystemen hierbei von besonderem Interesse. Diese sind die oberflächennahen Erdzonen (Atmo-, Hydro-, Pedo-, Litho- und Biosphäre). Der enge Zusammenhang zwischen ihnen wurde in seiner Konsequenz von frühen Protagonisten des ökologischen Gedankens im 19. Jahrhundert und zu Beginn des 20. Jahrhunderts insbesondere von Ernst HAECKEL bzw. Jacob von UEXKÜLL gesehen (FRÄNZLE u.a., 1997).

1.2.2 Äußere Globosphärenkreisläufe

1.2.2.1 Gesteinskreislauf

Die Zone der Erde, die den Ort der Gesteine darstellt, ist die bis ca. 100 km mächtige **Lithosphäre**. Da die Lithosphäre die primäre Morphologie der Erdoberfläche prägt und in enger Berührung zur Hydro-, Atmo- und Biosphäre steht, wird sie hier zu den äußeren Globosphären gezählt. In ihr überwiegen die Magmatite und Meta-

morphite mit 95% gegenüber den Sedimenten mit nur 5% (Angaben bis 16 km Tiefe). Ca. die Hälfte der Lithosphäre sind basische Gesteine, die die Unterkruste (SIMA = Basaltschale) mit einer Dichte von ca. 2,9 bis 3,0g/cm³ bilden, gegenüber dem leichteren SIAL mit etwa 2,7 bis 2,8g/cm³. Letztere wird auch als Granitschale bezeichnet und ist von saurem Charakter (HOHL u.a., 1981).

Die Einteilung in basische bzw. sauren Gesteine ergibt sich aus dem unterschiedlichen Kieselsäuregehalt und entspricht nicht der üblichen chemischen Terminologie.

In Abbildung 3 wird eine Neuentwicklung des **Kreislaufs der Gesteine** mit Prozeßabläufen (z.B. Erosion) und Wirkungskräften (z.B. Gravitation) vorgestellt. Die Teilprozesse werden zwischen subaerisch (endogen) und aerisch (exogen) unterschieden. Der Kreislauf der Gesteine unterliegt, wie schon dargelegt, sowohl dem Energieeinfluß des Erdinneren (**endogene Dynamik**), als auch der solaren Energieeinwirkung mit all ihren Folgeerscheinungen (**exogene Dynamik**). Das Vorhandensein einer Atmosphäre und Hydrosphäre ist die unbedingte Voraussetzung für die Schließung des Kreislaufes durch die exogene Dynamik. Bestandteil des exogenen Teilkreislaufes sind der Wasser- und Luftkreislauf.

Während die Sonnenenergie als überwiegende Quelle für die klimatologischen, erosiven und biologischen Prozesse gesehen wird, wird der Erdwärme nur ein Anteil von ca. 0,1° C des Erdklimas zugebilligt (z.B. TRABERT in KAHLKE, 1981). Dagegen nimmt LARSON (1995) an, daß durch das Superplumeereignis in der höheren Kreide eine oberflächliche Temperaturerhöhung um ca. 10° C erfolgte! Unter Plumes versteht man aus dem Erdmantel aufquillendes Gestein, das die Erdkruste anhebt und zu Vulkanismus führt. Auch COURTILLOT (1990) hält, durch die im Zusammenhang mit dem oberkreidezeitlichen Dekkan-Trapp-Vulkanismus stehende CO₂-Erhöhung (Ansteigen des Treibhauseffektes), einen Anstieg der Jahresdurchschnittstemperatur für denkbar.

Offensichtlich besitzen verstärkte endogene Aktivitäten einen wesentlich höheren Einfluß auf klimatische Zyklizitäten in der Erdgeschichte als bisher angenommen. Somit könnten den Temperaturerhöhungen durch endogene Prozesse eine eventuelle „Initialzündung“ für vermehrte biologische (pflanzliche) Aktivitäten zukommen. Andererseits sind Hauptphasen von Gebirgsbildungen Zeiten gebremster Plattenkollision, die mit einer verringerten endogenen Wärmezufuhr gekoppelt sind und dem Einsetzen von Eiszeiten förderlich sein dürften.

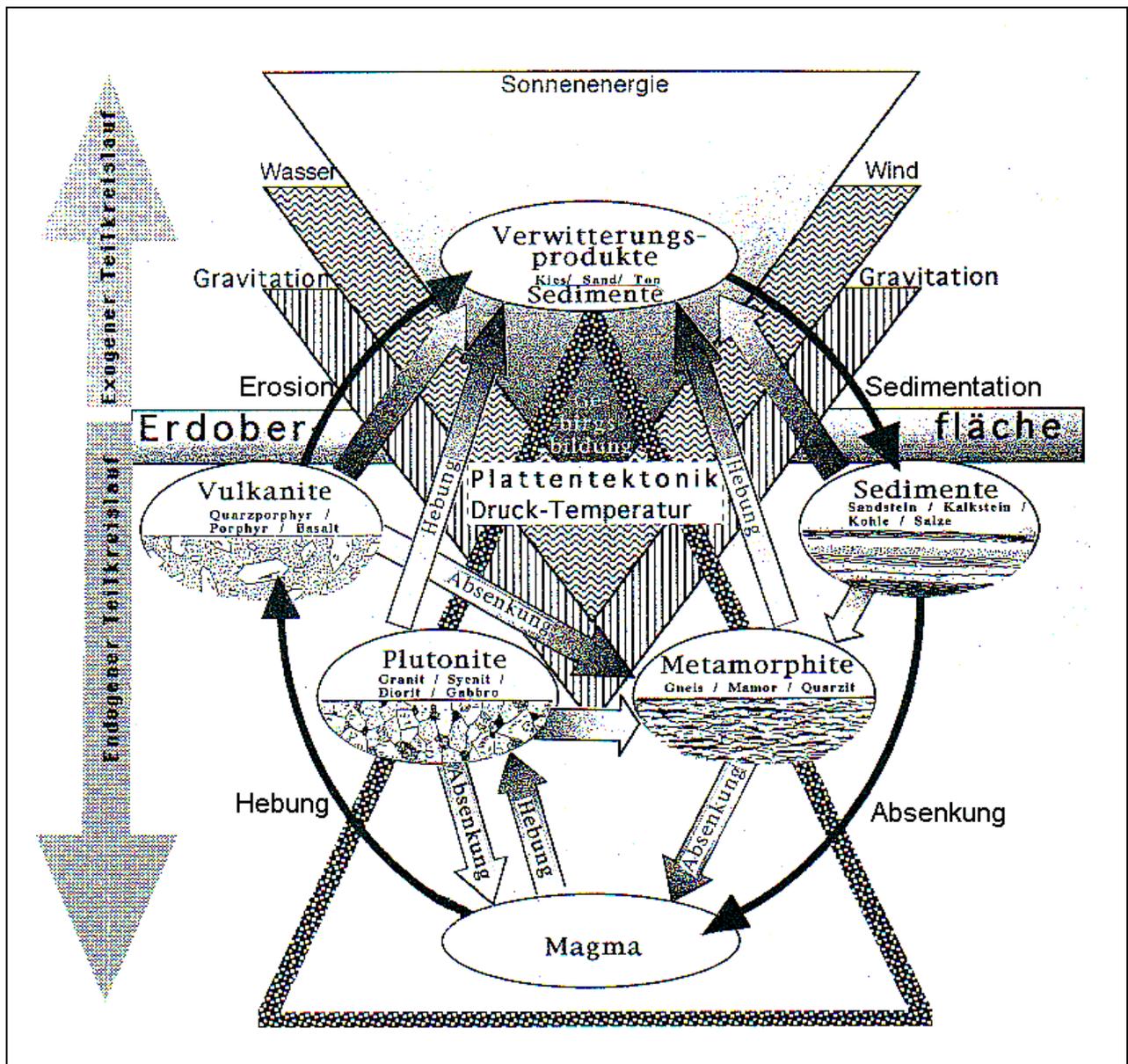


Abb. 3: Kreislauf der Gesteine mit Prozessabläufen und Wirkungskräften

Die Gesteine sind Manifestationen endogener und exogener Prozesse. Sie sind Mineralgemenge, deren stoffliche Erscheinung im festen Aggregatzustand vorliegt. Folgende hier gewonnene Aussage soll verschiedene Aspekte hervorheben, die sich aus dem Terminus Gestein ergeben:

Gesteine sind nicht nur Mineralgemenge → stofflicher Aspekt (woraus-Frage), sondern offenbaren durch ihren internen Habitus den Bildungsvorgang → genetischer Aspekt (wie-Frage) und sind das singuläre Abbild zeitlich fixierter geologischer Prozesse → historischer Aspekt (wann-Frage).

Die Gesteine als Zustandsformen chemischer Elemente und ihrer Verbindungen bilden die Lithosphäre, die ihrerseits die bis 70 km mächtige Erdkruste umfaßt, wie bereits oben geschrieben wurde. Die Abgrenzung zum Erdmantel ist durch deutliche seismische "Sprungzonen" gegeben (Mohorovicic - Diskontinuität).

Der Vorgang der Gesteinsbildung reicht weit in die Frühzeit der Erde zurück. Die Isua-Formation von Westgrönland ist mit $3,8 \times 10^9$ Jahren der bisher nachweislich älteste Krustenteil der ca. $4,6 \times 10^9$ Jahre alten Erde (CLOUD, 1988).

Ein entscheidender Vorgang der stofflichen Mobilität der Erdkruste ist die **Plattentektonik**. Mehrere Zyklen (der letzte seit ca. 200×10^6 Jahre) der Spreading- und Subduktionsabläufe mit Ballung der kontinentalen (kratonalen) Plattenanteile sind nachweisbar bzw. hypothetisch zu fordern. Initialprozeß für die Bewegung der Lithosphärenplatten sind fließbandähnliche Konvektionsströmungen innerhalb der Asthenosphäre. Die Theorie der Plattentektonik kann hier nicht im Detail vorgestellt werden. Stellvertretend für die große Fülle an Literatur sei auf BURCHFIELD (1987) verwiesen. Besondere Bedeutung kommt dem **Paläomagnetismus** (remanenter Magnetismus) zu. Durch die Einregelung magnetischer Minerale (z.B. Magnetit) und ihrer anschließenden Fixierung (Erstarrung) wird die „fossile“ Magnetisierungsrichtung überliefert. Die erdgeschichtlich unregelmäßigen Umpolungen sind in der Eigenrotation des Erdkerns zu suchen (BUHRKE, 1997).

Energetische Wärmeflüsse, die vermutlich auf radioaktive Vorgänge im Mantel und auf primäre Erdkernwärme zurückzuführen sind, bewirken die konvektiven Zirkulationen (Mc KENZIE, 1988). Direkte Beobachtung an der Oberfläche, insbesondere die Deutung paläomagnetischer Daten, von Vulkanismus und Erdbeben, submarinen Riftzonen, geologischen Analysen, lithologischen Strukturen, glazigenen Erscheinungen und Fossilien bieten plausible Aussagen, z.B. zur Position von Amerika gegenüber Europa/Afrika im meso-känozoischen Zyklus. Der zu Gunsten des Mobilismus (Plattentektonik) überwundene Fixismus geotektonischer Lehrmeinungen, die bis in die 60er Jahre des vorherigen Jahrhunderts vorherrschten, besteht nur hinsichtlich der Permanenz bzw. Nichtpermanenz von Kontinenten und Ozeanen. **Die Plattentektonik hat die Permanenz der Position von Kontinenten widerlegt, aber nicht die Permanenz des Lithosphärencharakters bezüglich kontinentaler und ozeanischer Räume.**

Die theoretische Erschließung der Erdkrustendynamik mittels der Theorie der Plattentektonik wird heute durch hochauflösende Meßverfahren im Millimeterbereich entscheidend unterstützt. Eine vielversprechende Methode ist durch die Radar-

Interferometrie gegeben (MASSONNET, 1997 u. ÖTTL, 1997). In den letzten Jahren hat das GPS (Global Positioning System) für geodätische Messungen zur plattentektonischen Dynamik breite Anwendung gefunden (REIGBER u. GENDT, 1996).

Vulkanismus und Erdbeben sowie das Geosynklinalkonzept und die Erscheinung der Epirogenese (großräumige, langzeitige und umkehrbare Hebungen und Senkungen der Erdkruste) fügen sich nahtlos in das plattentektonische Schema, in Einheit mit den orogenen (gebirgsbildenden) Prozessen, ein. Das „allgemeingültige“ (in der Erdgeschichte aber eingeschränkte) **Aktualitätsprinzip** in Verbindung mit den geohistorischen Befunden ermöglicht es auch, den klassischen geomagmatischen-geotektonischen Zyklus nach STILLE aus den 40er Jahren in die moderne Globaltektonik und ihre Nomenklatur relativ zwanglos einzubinden. Der **globaltektonische Großablauf** (von der Pangäa bis zur kontinentalen Provinzialisierung - Wilsonzyklus) dürfte seit Bestehen der festen Erdkruste mehrmals durchlaufen worden sein (letzter Zyklus seit der Trias). MURPHY u. NANCE (1995) u.a. propagieren einen 500×10^6 Jahre-Zyklus der Kontinentkonzentration bzw. -dispersion. Eine derartige Zyklizität wurde schon von älteren Autoren z.B. OLSZAK (1984) angenommen. Nach BROECKER (1994) hat die zwischen Spreading und Subduktion gebildete ozeanische Kruste eine durchschnittliche Existenzdauer von ca. 100×10^6 Jahren. Bezogen auf die gesamte Erdgeschichte könnte die Erde somit bis zu 45 mal einen Erneuerungsprozeß der ozeanischen Kruste durchlaufen haben. Auch HOWELL (1988, S. 96) schreibt: „Während der letzten zwei Milliarden Jahre könnten demnach gut und gern 20 Ozeane entstanden und wieder zerstört worden sein.“ Untersuchungen von YORK (1995) belegen, daß plattentektonische Vorgänge schon seit der Frühzeit der Erde ablaufen. Darauf weisen Magnetisierungsrichtungen im Kapvaal-Kraton hin, deren älteste Datierung bei $3,5 \times 10^9$ Jahren liegt.

Die Frage, ob in der Konzentration der kontinentalen Plattenanteile eine Zwangsläufigkeit der zyklischen Wiederholung besteht, ist offen. Ein Zustand wie die permotriadische Pangäa könnte auch ein einmaliger erdgeschichtlicher Zufall sein. **Nicht Kontinente driften, sondern Platten mit kontinentalen und ozeanischen Krustenanteilen.**

Für die Paläogeographie sind neben den Spreadingvorgängen auch die in Verbindung mit beschleunigten Ozeanbodenbildungsraten, z.B. während der Oberen Kreide, stehenden Ozeanbodenanhebungen bzw. -absenkungen von erheblicher Bedeutung. Die globale oberkretazische (Beginn Cenoman) Transgression findet hierin

ihre Erklärung (vgl. NICOLAS, 1995). So weisen Guyots im heutigen Tiefseebereich auf ehemaliges Strandniveau hin (BRÜCKNER, 1995).

Besondere Phänomene sind die sogenannten **Hotspots** – entstanden durch Mantelmaterial, das aus dem Mantelbereich des Erdkerns aufsteigt – welche die hinübergleitenden Plattenteile vulkanogen beeinflussen (VINK, u.a., 1995). Typische Beispiele einer derartigen Wanderung von Plattenteilen über einen relativ fest fixierten Hotspot sind die Inseln des Hawaii-Hotspot und des Malediven-Réunion-Komplexes (NICOLAS, 1995). Letzterer wird mit dem oberkreidezeitlichen Dekkan-Trapp-Vulkanismus (Plateaubasalt) in Zusammenhang gebracht, der das auslösende Moment für die extinctionsverdächtige Iridiumanomalie sein soll (COURTILLOT, 1990). Diese Iridiumanomalie gilt u.a. als Indiz für das Aussterben der Dinosaurier. Mehr Aussagen hierzu enthält Kapitel 3.3.1.

Eine sehr interessante neuartige Kombination plattentektonischer Prozesse mit Modellinterpretationen exogener Vorgänge für die Erklärung von Gebirgsbildungen, insbesondere an kontinentalen Plattengrenzen (Himalaya/Indischer Subkontinent), bieten PINTER und BRANDON (1997) an. Hervorgehoben wird die isostatische Wirkung sedimentärer Senkungszonen, die eine Verstärkung der echten orogenetischen Vorgänge bewirken soll. Beschleunigungen der Orogenese oder der Erosion von Gebirgsmassen bzw. auch Stillstand wird durch negative oder positive Rückkopplungen aus klimatischen Komponenten im systemtheoretischen Ansatz heraus erklärt.

Neben diesen prinzipiellen Kausalitätsbeziehungen im Lithosphärenbereich kommt der **Bodenbildung** als Teilprozeß im exogenen Abschnitt der Diagenese besondere Bedeutung zu. In geologischen Zeiträumen unterliegen Böden in der Regel der erosiven Zerstörung und sind daher nur in jüngeren erdgeschichtlichen Abfolgen (z.B. Pleistozän) relativ häufig überliefert. Der Boden ist eine viel zu wenig berücksichtigter Bildungsgegenstand und verlangt eigentlich höchste Aufmerksamkeit (HASSEN-PFLUG, 1998).

1.2.2.2 Wasserkreislauf

Die gegenüber der Landoberfläche etwa 2,5 mal so große Oberfläche der **Hydrosphäre**, bestehend aus Meer, Süß- und Brackwasser, ist die typische Sphäre des Planeten Erde.

An der Gesamterdmasse (ca. 6×10^{24} kg; KÖNIG u. LINSENMAYR, 1996) hat das Wasser einen Anteil von ca. 0,5%. Davon sind ca. 90% in den Ozeanen, 5% in den Gesteinen, 3% in Flüssen und Seen und 1,5% in Form des Eises enthalten (BROE-

CKER, 1994). Die ozeanische Oberfläche beträgt 361000000 km^2 , das ozeanische Volumen 1230000000 km^3 - entspricht 97,2% der Gesamtwassermenge (KELLER, 1988). Der Gegensatz zu BROECKER ergibt sich aus der unterschiedlichen Einschätzung des Grund- und tieferen Lithosphärenwassers.

Nur der enge Temperaturbereich zwischen ca. -80°C und ca. $+60^\circ\text{C}$ ermöglicht die fest-flüssige lebensspendende Phase der Verbindung H_2O . Die Erde ist (an der Oberfläche) ein Wasserplanet. Fast die gesamte Hydrosphäre ist Bestandteil der Biosphäre. Dementsprechend ist eine Hydro-Biosphäre einer Geo-Biosphäre (Landlebensraum) gegenüberzustellen (BICK, 1989). Konsequenterweise wären noch eine Atmo-Biosphäre und sogar eine Litho-Biosphäre hinzuzufügen (s. Kap. 6.2.1).

Die Hydrosphäre ist in die Lithosphäre und Atmosphäre durch Poren-, Oberflächen- und Kondenswasser bzw. Wasserdampf integriert. Entsprechend den sphärischen und regionalen Temperaturverhältnissen wechselt das Wasser seinen jeweiligen Aggregatzustand, immer mit der Tendenz, den Hauptzustand als flüssige Phase zu erlangen. Der Festzustand liegt in der Hochgebirgsregion und vor allem in der polaren Kryosphäre vor. Bedeutungsvoll für diesen ständigen, chimärenhaften Wandel des Wassers ist die damit verbundene Volumenänderung. Die Schwankungsbreite zwischen größter Dichte bei $+4^\circ\text{C}$ und steigendem Volumen mit abnehmender Temperatur ist auch einer der wichtigsten Faktoren bei der Gesteinszerstörung. EISSMANN (1981, S. 9) spricht von der „rastlosen Tätigkeit des Frostes“. Noch bedeutungsvoller ist die transportierende Kraft des Wassers in flüssigem - aber auch festem (plastischem) und gasförmigem (besser aerosolem) Zustand. Somit ist das Wasser ein Hauptmedium im exogenen Teilkreislauf der Gesteine und den Atmosphärenkreisläufen. Die biogenen Zirkulationen verlaufen in entscheidendem Maße im Zusammenwirken mit den physiko-chemischen Prozessen (Dipolcharakter, Lösungsvorgänge, Ionendissoziation) im Wasser.

Mit 71% der Erdoberfläche ist die **marine Hydrosphäre** der größte Lebensraum. Für den marinen Biosphärenbereich ist die Salinität von großer Bedeutung. Bei 35 g/kg (35 ‰) im Durchschnitt ist Natriumchlorid der Hauptvertreter. Wichtiger für den Biohaushalt der Meere (Biomineralisation) ist das in wesentlich niedrigeren Konzentrationen enthaltene Calcium. Entscheidend sind die Nährstoffe Phosphor, Stickstoff und Silicium. In Korrelation mit abnehmendem Salzgehalt nimmt auch die marine Arten-

vielfalt und die Schalengröße von Invertebraten deutlich ab (LAPORTE, 1981). Welche große Abhängigkeit der floristischen und faunistischen Mannigfaltigkeit zum Salzgehalt des Wassers besteht, legte REMANE (1940) dar. Zwischen zwei Optima von 35‰ (marin) und 0‰ (limnisch/fluviatil) Salzgehalt liegt ein deutliches Pessima zwischen 5 und 10‰. Bezüglich des Salzgehaltes liegen die Pessima aus der Betrachtungsrichtung des marinen Raumes bei 2-3‰ bzw. 40‰ (s. Kap. 3.1).

Brackwasserzonen stellen somit gegenüber marinen und limnischen Zonen verarmte Lebensräume dar, die eventuell ein beträchtliches Evolutionspotential besitzen. So sind Mangrovenwälder der erdgeschichtlich jüngste Versuch der terrestrischen Flora, die lebensfeindliche Brandungsregion mit dem Wechsel der Gezeiten zu erschließen (STORCH u. WELSCH, 1989).

Die hauptsächlichste Dynamik des Wassers ist an den eigentlichen **Wasserkreislauf** gebunden. Insgesamt werden jährlich etwa 380000 km³ Wasser verdunstet (LESER u.a., 1998). Für das globale Klimageschehen sind die oberflächlichen Meerwasserzirkulationen sehr wichtig. Sie werden durch die Corioliskraft und die erdumspannenden Tiefenzirkulationen in den Ozeanen gelenkt (SCHÄFER u.a., 1995). Die in mehr als 500 m Tiefe vorhandenen kalten Wassermassen werden als **Psychrosphäre** bezeichnet (STANLEY, 1994). Neben der gravitativ bedingten Undulation des Meeresspiegelniveaus, ist die Schichtung der marinen Hydrosphäre charakteristisch.

Die Dauer der marinen Teilzyklen des Wasserkreislaufes sind bemerkenswert unterschiedlich. Während atlantisches Oberflächenwasser nur eine durchschnittliche Verweilzeit von 10 Jahren besitzt, liegt diese in der Tiefe der atlantischen Psychrosphäre bei ca. 600 Jahren. Pazifisches Tiefenwasser verweilt sogar ca. 1300 Jahre (KELLER, 1988). Nur ca. 20% des über den Ozeanen verdunstenden Wassers gelangt als Niederschlag auf das Festland.

Ob dieses heutige Verhältnis über den erdgeschichtlichen Gesamtzeitraum von ca. 4 x 10⁹ Jahren seit Bestehen der Hydrosphäre konstant blieb, ist fraglich. Allein die hohen Salzmächtigkeiten des Perms (z.B. Zechstein von Schleswig-Holstein ca. 1000 m), in Verbindung mit stärkerer globaler Aridität, weisen auf hohe Verdunstungsraten hin.

Die Ausdehnung der **Kryosphäre** im Präkambrium, Ordovizium/Silur, Permokarbon und Quartär wird i.d.R. nach MILANKOVITCH (1930) auf periodische Schwankungen in den Bahnelementen der Erde (Umlauf des Perihel, wechselnde Bahnexzentrizität und Schiefe der Ekliptik → Strahlungskurve) zurückgeführt. Allerdings reicht diese Interpretation nicht aus, um die längeren erdgeschichtlichen gletscherfreien Zeiten zu erklären. Die Phasenhaftigkeit der Glazial- und Interglazialzeiten im Pleistozän läßt

sich hingegen gut mit der Strahlungskurve korrelieren (vgl. LANIUS, 1995). Marine Bohrungen und polare Eiskernbohrungen des jüngeren Zeitraums belegen, daß der Wechsel vom Ende eines Klimaoptimums zu einem beginnenden -pessimum und umgekehrt, wesentlich abrupter vor sich ging, als bis dahin angenommen (vgl. ALLEY u. BENDER, 1998). Diese Diskontinuitäten können mehrere Grad in wenigen Jahrzehnten betragen (BROECKER, 1996)! Der Wechsel von kryogenen und akryogenen Zeiten wird mehr und mehr in multilateralen Erklärungen gesucht (Kombination von Strahlungskurve und Globaltektonik), wie bereits KAHLKE (1981) darlegte. Besondere Bedeutung kommt dem **Treibhauseffekt** zu, der u.a. durch **Kohlenstoffdioxid (CO₂)** verursacht wird.

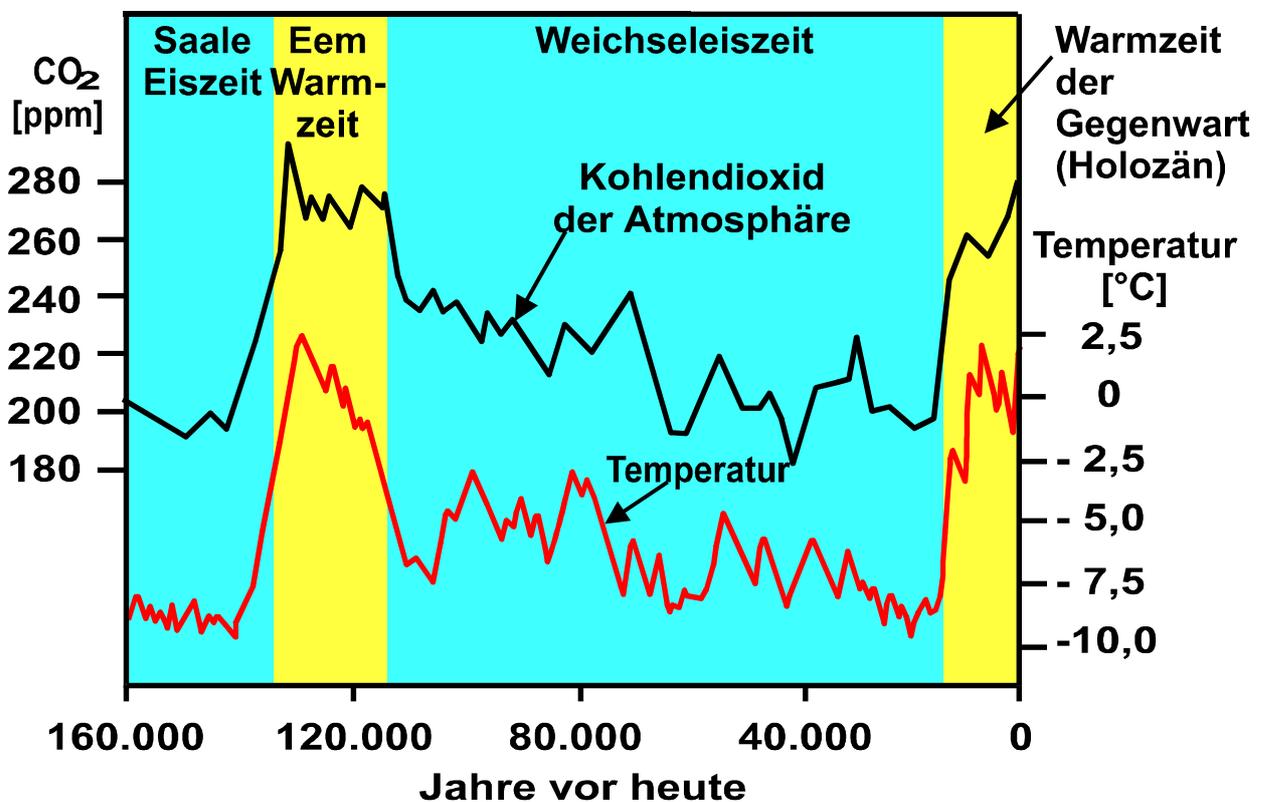


Abb. 4: Kohlenstoffdioxidgehalte und Temperatur in der Atmosphäre während der letzten 160000 Jahre mit Temperaturoptimum im Eeminterglazial und im Holozän (verändert nach FRAEDRICH, 1996).

Abbildung 4 zeigt die Ganglinie von CO₂ in der Atmosphäre seit den letzten 160000 Jahren (Saaleeiszeit). Zu erkennen ist, daß die CO₂-Gehalte in der Saale- und Weichseleiszeit etwa ein Viertel niedriger lagen als in der Eemwarmzeit und in der Warmzeit der Gegenwart (Holozän). Die CO₂-Gehalte wurden ermittelt aus der Analyse von Bohrkernen des grönländischen und antarktischen Inlandeises. Im Eis sind winzige Luftblasen eingeschlossen, die den CO₂-Gehalt früherer Zeiten dokumentie-

ren. Unterhalb von 2000 m befindet sich in den Inlandeiskappen Eis der letzten Eis- und Warmzeit. Die Temperatur kann über die Messung von O₂-Isotopen ermittelt werden.

Da der Mensch als Verursacher der CO₂-Variationen zu Beginn und am Ende der letzten Eiszeit nicht in Frage kommt, können diese nur durch natürliche Prozesse erklärt werden. Wahrscheinlich gibt es einen engen Zusammenhang zwischen den CO₂-gehalten in der Atmosphäre und im Ozean. Die Besonderheit von CO₂ liegt darin, daß es im Ozean in verschiedenen Formen vorliegt: Als gelöstes CO₂, als HCO₃ (Hydrogencarbonat) und als CO₃ (Carbonat). Durch die Wasseroberfläche findet ein ständiger Gasaustausch zwischen Luft und Wasser statt. **Da ein großer Teil des im Meerwasser gelösten CO₂ in HCO₃ und CO₃ umgewandelt wird, vermag das Meerwasser 60 mal so viel Kohlenstoff aufzunehmen wie die Atmosphäre!** Die atmosphärische Konzentration des CO₂ hängt folglich von derjenigen im Ozean ab bzw. wird vom Ozean beeinflusst.

CO₂ ist im kalten Wasser besser löslich als im warmen. Im Fall einer Abkühlung des Ozeans, wie zu Beginn der Weichseleiszeit, wird im Meerwasser mehr CO₂ gelöst, die Konzentrationen in der Atmosphäre sinken. Dadurch kann es noch kälter werden, was wiederum eine weitere Lösung von CO₂ im Ozean nachsichzieht. Meereskundler sprechen von einer „physikalischen Lösungspumpe“. Diese wird nach derzeitigem Stand der Forschung als viel effektiver angesehen als die „biologische Pumpe“ (JOCHEM, 1999). Bei dieser beginnt die CO₂ Aufnahme durch Photosynthese der Algen. Diese sterben später ab, sinken zum Meeresgrund und können im Sediment vergraben werden. Der in ihren Zellen eingebundene Kohlenstoff gelangt in die Tiefsee und damit wird er dem Kreislauf entzogen. Während Meeresbiologen in aufwendigen Meßprogrammen den Nachweis für die Bedeutung der „biologischen Pumpe“ zu erbringen versuchen, bestehen Meeresphysiker auf der Ansicht, daß ihre Rolle gegenüber der „physikalischen Pumpe“ zu vernachlässigen ist (JOCHEM, 1999).

Es bestehen also zwischen Meer und Atmosphäre und damit dem Klima komplizierte Rückkopplungsprozesse, auf die jedoch im Detail hier nicht eingegangen werden kann.

Meeresströmungen beeinflussen das Klima und die Klimaentwicklung ebenfalls. Das Wasser des Golfstromes – der Warmwasserheizung Europas – kühlt je weiter es nach Norden gelangt zunehmend ab und wird dadurch dichter und schwerer. In der Grönlandsee versinkt es. Bis zu 17 Millionen m³/sec kaltes und damit CO₂ reiches

Wasser „fallen“ in Tiefen von rd. 2000 m (JOCHEM, 1999). Der dadurch entstehende Sog im Oberflächenwasser treibt den Golfstrom an. Das in der Grönlandsee gebildete kalte Tiefenwasser fließt über einen Tiefenwasserstrom in die gesamten Weltmeere.

Ozeanographische Klimamodellierungen sowie geologische und meeresgeologische Forschungen zeigen, daß die Tiefenwasserbildung störanfällig ist und in der jüngeren Klimageschichte wiederholt zusammengebrochen ist. Am Ende der letzten Eiszeit erreichten die Temperaturen bereits ein interstadiales Niveau. Doch es gab einen Kälterückschlag. Beim Übergang von der Alleröd- zur jüngeren Dryaszeit vor etwa 11000 Jahren war innerhalb nur eines Jahrhunderts Nordeuropa und Kanada wieder vereist und Pollenanalysen zeigen, daß in Mitteleuropa zu dieser Zeit Birkenwälder noch einmal von arktischen Gräsern und Sträuchern abgelöst wurden. Ursache für diesen etwa 1000 Jahre dauernden Kälteeinbruch war das Zusammenbrechen des Golfstromes (BROECKER u. DENTON, 1990).

Die vielen offenen Fragen, die bezüglich des Nachweises von erdgeschichtlichen Vereisungen noch bestehen, kommen u.a. in der von KEMPER (1987) angenommenen, stärkeren, klimatologischen Phasenhaftigkeit der Kreide zum Ausdruck. Wesentliche Indizien hierfür sind sogenannte Glendonite in kretazischen Sedimenten, die als Indikatoren glazigenen polarmarinen Ablagerungsmilieus gedeutet werden. In seiner Darlegung des GAIA-Prinzips macht LOVELOCK (1993, S. 182) folgende Aussage: „Wir kennen die Ursachen der Vergletscherung noch nicht. Wir wissen jedoch, daß sie ein periodisch auftretendes Phänomen sind.“

Bei anhaltender interglazialer Tendenz könnte es zu einem weiteren Kryosphärenschwund kommen. Von den insgesamt ca. 37 Mio. km³ umfassenden, globalen Süßwasservorräten sind rund 30 Mio. km³ als Inlandeis gebunden. Allein die Antarktis enthält davon ca. 93%. Ein totales Abschmelzen dieser Eismassen würde den Meeresspiegel um 71 m anheben (FLOHN, 1985).

Ob das häufig angenommene Szenario vom Überfluten der globalen Schelfbereiche durch einen Temperaturanstieg um 1 bis 2° C und einer damit verbundenen Forcierung des Abschmelzens der Polkappen als Folge des anthropogen bedingten Treibhauseffektes zutrifft, wird wissenschaftlich bezweifelt. Abschmelzendes Packeis vermag den Weltmeeresspiegel nicht zu beeinflussen und für polares Inlandeis sind derartige Temperaturschwankungen bedeutungslos. Hingegen dürfte für verstärkte Transgressionen ein Anheben des Meeresbodens von entscheidender Bedeutung sein. So korreliert die oberkreidezeitliche weltweite Ausdehnung der Meere mit der Verdoppelung der Geschwindigkeit der Ozeanbodenbildung und ist auf ein Aufbeu-

len der noch warmen, neu gebildeten submarinen Kruste zurückzuführen (LARSON, 1995).

Neben der polaren Positionierung von Landmassen hat auch das terrestrische Relief große Bedeutung für die Erzeugung glazigener Bedingungen. So sind hohe Gebirge generell als Keime von Vergletscherungen anzusehen. Liegen diese in polaren Bereichen sind maximale glazigene Zustände erreichbar. Das könnte während der präkambrischen Eiszeiten der Fall gewesen sein.

In interglazialen Phasen dürften aufsteigende Landmassen (Isostasie), die vom Auflastdruck des Eises zunehmend befreit werden, für Transgressionen in anderen Küstenabschnitten verantwortlich sein, wie die rezenten Verhältnisse von Skandinavien zur niederländischen Küste belegen. Andererseits führen interglaziale Erwärmungen zu einer höheren Verdunstungsrate der Ozeane und damit zu verstärkten Niederschlägen über den polaren Gletschern, was wiederum eine Erhöhung der Gletschermächtigkeiten bewirkt. Dieses führt dann wieder zu verstärktem Albedo, Verlagerungen der Meeresströmungen etc. und damit zu einer glazigenen Trendwende. **Die Zusammenhänge zwischen Klima, Gletscherverbreitung und Meeresspiegel sind kompliziert und nicht nur durch einfache Temperaturschwankungen erklärbar.**

1.2.2.3 Luftkreislauf

Die **Atmosphäre** als äußerste Globosphäre ist zugleich die am stärksten beeinflussbare Zone. Die entscheidende Antriebskraft der atmosphärischen und darüberhinaus der biosphärischen Vorgänge liegt in der Sonnenenergie, die mit einer Verringerung auf 544 Watt/m^2 - der durchschnittlichen kosmischen Solarkonstante von 1250 Watt/m^2 - beim Eintritt in die Lufthülle wirkt. Für die Biosphäre wird als Durchschnittswert der Solarkonstanten 220 Watt/m^2 angegeben (MÜLLER, 1980). Bei zunehmender Höhe und abnehmender Dichte bleibt die prozentuale Zusammensetzung der Atmosphäre von 78% N_2 , 21% O_2 , ca. 1% Edelgasen und ca. 0,03% CO_2 konstant. Diese bis in 80 km Höhe reichende konstante Zone wird als Homöosphäre bezeichnet. Von besonderer Bedeutung oberhalb der Wetterzone (Troposphäre) ist die in der Stratosphäre angereicherte Ozonschicht (O_3) mit ihrem lebenserhaltenden UV-Absorptionsvermögen. Bereits bei Erreichung von ca. 1/1000 der heutigen Sau-

erstoffkonzentration (Urey-Punkt) setzte in erdgeschichtlicher Vergangenheit die Abschirmung der UV-Strahlung ein (JANTSCH, 1986). Von der gesamten einfallenden Strahlungsenergie wird mehr als 90% in den Ozeangebieten der Tropen und Subtropen bei wolkenlosem Himmel absorbiert. Der größte Teil dieser Energie wird in Bewegungsenergie der Moleküle, d.h. in Wärme umgewandelt. Kurzwellige Strahlung (UV) hat eine geringere Eindringtiefe als langwellige Strahlung. Nur noch 0,5% der auf der Wasseroberfläche auftreffenden Strahlung erreicht die Tiefe von 100 Metern (LANIUS, 1995).

Zwei Vorgänge bewirken hauptsächlich die Bewegungsabläufe in der Atmosphäre. Der Luftkreislauf unterliegt einerseits der Sonneneinstrahlungs- und Erdabstrahlungsenergie (thermische Komponente) und andererseits der Erdrotation mit der im Kapitel 1.2.1 erwähnten Corioliskraft (dynamische Komponente).

Das planetare Windsystem mit seinen Zyklonen und Antizyklonen bewirkt die troposphärische Durchmischung in vertikalen und horizontalen Luftzyklen (GRIMMEL, 1993). Der Luftkreislauf ist der atmosphärische Anteil des globalen Gaskreislaufes. Der endogene Gesteinskreislauf, die Biosphäre und der Wasserkreislauf stehen mit ihren gasförmigen Stoffphasen in enger Wechselwirkung zur Lufthülle (vgl. BROECKER, 1987). Dieses komplexe Geschehen ergibt in Verbindung mit den planetaren Komponenten die klimatologische Gliederung der Erdoberfläche.

Der atmosphärische Gehalt an **Kohlenstoffdioxid, Methan und Wasserdampf** ist verantwortlich für die Intensität des **natürlichen Treibhauseffektes**. Der Zusammenhang zwischen CO₂-Gehalt, Lösungswirkung durch das ozeanische Wasser und Ausprägungen eiszeitlichen Klimas (Pleistozän) wurde in Kapitel 1.2.2.2 behandelt. Auch aus der früheren Erdgeschichte sind Schwankungen des CO₂-Gehaltes bekannt. So ist eine deutliche CO₂-Verminderung in Jungpaläozoikum durch Berechnungen belegt (BREUER, 1996).

Ozonabbau und **CO₂-Anstieg** sind die häufig als dramatisch interpretierten atmosphärischen Veränderungen der neueren Zeit (z.B. v. RUDLOFF, 1993). Der anthropogene Faktor ist nicht mehr bestreitbar (FCKW - Ozonabbau, CO₂-Anreicherung durch Verbrennung fossiler Energieträger → **zusätzlicher Treibhauseffekt**), nur die Dimension ist Gegenstand der aktuellen Forschung. Die überragende Bedeutung von Kohlenstoffdioxid als Treibhausgas ist Gegenstand vielfältigster Untersuchungen

und wurde bereits durch Svante ARRHENIUS zu Beginn des 20. Jahrhunderts hypothetisch begründet (ARRHENIUS, 1896).

Die atmosphärische Anreicherung von CO₂ und CH₄ könnte über die erhöhte Erwärmung zur Verkleinerung der Eisschilde führen, und auch zur Freisetzung von großen Methanmengen aus den borealen Permafrostböden beitragen. Das Methan verstärkt den Treibhauseffekt, wodurch sich in einem positiven Rückkopplungseffekt der Trend noch potenziert. Ein zusätzlicher Treibhauseffekt, durch freiwerdendes **Methan** aus der Landwirtschaft, könnte bei anhaltendem Trend zu katastrophalen Folgen für die Menschheit führen. Diese Thematik ist auf vielen internationalen Kongressen, z.B. der Klima-Konferenz von Rio 1992 behandelt worden. Die häufig postulierte weltweite Überflutung von Schelfregionen und Inselketten sind Schreckensszenarien, die in dieser Form nicht haltbar sind. Das gesamte globale Klimageschehen könnte sich aber dennoch drastisch ändern. Allein eine Temperaturerhöhung um ein halbes Grad würde nach verschiedenen Literaturquellen zu einer katastrophalen Ausdehnung des Wüstengürtels nach Nord und Süd führen.

Die heutige Atmosphäre ist Ergebnis des Differenzierungsprozesses der abkühlenden Erdoberfläche. Die **Uratmosphäre** war aufgrund des Fehlens von freiem Sauerstoff eine stark reduzierte Gashülle (BERNHARDT, 1985).

Der Beweis ist das Vorhandensein von Pyrit (FeS₂) und Uranitit (UO₂) in präkambri-schen Sedimenten. Auch die Itabirite (Fe₂O₃ in Wechsellagerung mit Kieselschiefer) sind ein Hinweis auf anoxische Verhältnisse. In einer O₂-haltigen Atmosphäre wird zweiwertiges Eisen sofort in unlösliche, dreiwertige Eisenverbindungen überführt. Die Itabirite deuten dagegen auf große Mengen gelösten, zweiwertigen Eisens in den Urozeanen vor ca. 2 x 10⁹ Jahre hin.

Nach Untersuchungen von UREY und Mitarbeitern in den fünfziger Jahren waren neben H₂ im wesentlichen N und C in ihren Hauptverbindungen CH₄, NH₃ und H₂S die häufigsten Bestandteile der Uratmosphäre. Dieser Annahme wird heute nach dem "inhomogenen Akkretionsmodell" widersprochen mit den Hinweis, daß Methan und Ammoniak in Gegenwart von zweiwertigem Eisen chemisch nicht stabil seien und somit die Uratmosphäre hauptsächlich aus H₂O-Dampf, CO₂, und N₂ bestünde. Spurengase waren H₂S, SO₂, HCl, HF, H₂, CO, CH₄, NH₃ und Edelgase. Für den frühzeitigen hohen Anteil an CO₂ spricht auch das Vorhandensein von 3,8 x 10⁹ Jahre alten Kalkgesteinen (SCHIDLowski, 1988).

Vor ca. 1,2 x 10⁹ Jahre verwandelte sich die reduzierte Uratmosphäre in eine Luft-hülle mit ca. 3% des heutigen O₂-Gehaltes. Die O₂-Anreicherung steht in direktem

Zusammenhang mit der zunehmend autotrophen Lebensaktivität, bei der durch die Photosynthese organische Substanzen produziert werden (CLOUD, 1988) -
 $n\text{CO}_2 + n\text{H}_2\text{O} \rightarrow (\text{CH}_2\text{O})_n + n\text{O}_2$.

Das häufigste Molekül der Erdkruste ist O_2 und in fester Verbindung in Oxiden und Silikaten enthalten. Da in den Derivaten des juvenilen Magmas zweiwertiges Eisen und in den vulkanischen Exhalationen O_2 -freie Verbindungen (z.B. H_2 und H_2S) überwiegen, zeigt sich, daß trotz hohen O_2 -Gehaltes ein Sättigungsdefizit an O_2 in der Erdkruste vorliegt, und somit der Atmosphärensauerstoff nicht aus dem Erdinnern stammen kann. Die organogene Natur des Luft- O_2 ist nicht bestreitbar. Zusätzlich bleibt nur die Abspaltung des O_2 von Wasserdampf und CO_2 direkt durch das Sonnenlicht (Photolyse) unter gleichzeitiger Anreicherung von H_2 und CO (SCHIDLOWSKI, 1988). Die O_2 -Anreicherung durch Photosynthese übertrifft die Möglichkeit der Photolyse um Zehnerpotenzen. Insbesondere das Entstehen von kontinentalen Rot-sedimenten vor ca. 2×10^9 Jahre und das vor ca. $1,4 \times 10^9$ Jahre erstmalige Auftreten der Eukaryonten (primäre Lebewesen mit Zellkern) sind der Beweis für atmosphärischen Sauerstoff.

Das Auftreten der Eukaryonten verlangt einen mindestens 1%-Anteil des heutigen O_2 , damit auf dem sogenannten Pasteur-Niveau eine Atmung einsetzen konnte (z.B. LEHMANN u. HILLMER, 1997). **Spätestens seit dem Erreichen der heutigen O_2 -Konzentration von ca. 21% im mittleren Paläozoikum (Devon) ist die Atmosphäre wahrscheinlich in ihre stabile Phase eingetreten**, und die Wetterabläufe dürften seitdem prinzipiell den heutigen entsprechen.

Mit einem Überschreiten dieses Wertes (max. 25% O_2) in der Atmosphäre, liefe die Erde Gefahr in ein Flammenmeer getaucht zu werden. Sogar das feuchte Holz der Regenwälder würde sofort entflammen (LOVELOCK, 1993).

Die klimatischen Großabläufe in der Erdgeschichte ergeben sich aus den Wechselwirkungen globaler Kreisläufe (Atmosphäre, Hydrosphäre und Lithosphäre) und evtl. kosmischer Einwirkungen. In Zusammenhang mit der Hydrosphäre wurde im Kapitel 1.2.2.2 schon auf das Thema "Eiszeit" eingegangen. Der spezifische Zustand des exogenen Gesteinskreislaufes mit den Teilkomponenten Gesteinsdestruktion/Gesteinsaggregation und der Evolutionsablauf der Organismen sind unmittelbare Funktionen des Klimas und anderer Faktoren. Zyklizitäten in der Erdgeschichte und offensichtliche Korrelationen zwischen Tektonogenesen und Glazialzeiten (z.B. karbonische Varisziden/permokarbonische Eiszeit und känozoische alpidische Orogenese/quartäre Eiszeit) weisen auf eine periodische Störung des globalen klimatischen

Gleichgewichts hin. Die generelle Frage der Zyklizität oder Azyklizität orogenetischer und kryogener Phasen der Erdgeschichte soll hier nicht weiter vertieft werden.

Zeugnisse der **Paläotemperaturverhältnisse** sind Fossilien und das Verhältnis der Sauerstoffisotope ^{16}O zu ^{18}O in Kalken („Paläothermometer“). Diese Methode wurde von UREY in der Mitte des 20. Jahrhunderts entwickelt. Für die konkrete Beurteilung der paläoklimatischen Situation ist eine komplexe Faziesanalyse (Lithologie, Geochemie, Paläontologie) vorzunehmen (s. Kap. 4.1). Eine umfassende Darstellung mit vielen Einzelfakten zur Paläoklimatologie bietet SCHWARZBACH (1988).

1.2.2.4 Lebenskreislauf

Die Zyklen der Lebenstätigkeit vollziehen sich in der **Biosphäre, die** - bis auf wenige abiotische Standorte - **die Hydrosphäre, die oberste Zone der Lithosphäre, die Pedosphäre und die unterste Schicht der Troposphäre umfaßt** (MÜLLER, 1980). Im Überschneidungsbereich von Litho-, Atmo- und Hydro-/Biosphäre befindet sich die Pedosphäre, die sich als Kulmination zahlreicher zusammenwirkender Faktoren ergibt (Abb. 5). Trotz der großen erdgeschichtlichen Episodizität fällt ihr als Geodermis für die Lebenstätigkeit eine zentrale Rolle zu (LESER in FRÄNZLE u.a., 1997).

Durch das Zusammenwirken von unbelebter und belebter Natur ist die Biosphäre von allen Globosphären besonders komplex. CLOUD (1988, S. 160) bezeichnet „die Biosphäre ... (als) einen riesigen Stoffwechselapparat zum Einfangen, Speichern und Übertragen von Energie.“ In einem allgemeinen Beziehungsgeflecht werden z.B. in BECK, LIEM und SIMPSON (1991) diese komplexen Interaktionen, die in einem Ökosystem im Speziellen sowie in der gesamten Biosphäre im Allgemeinen wirken, deutlich gemacht.

Wenn bisher der Gleichgewichtszustand von Ökosystemen im Vordergrund der Betrachtung stand, wird diese Auffassung mehr und mehr durch eine dynamische Komplexitätsvorstellung verdrängt. Gerade im sukzessiven Wandel ist der Normalzustand der Ökosysteme zu sehen und nicht - wie bisher - überwiegend gesehen im sogenannten Gleichgewicht (MÜLLER, mündl. 1998).

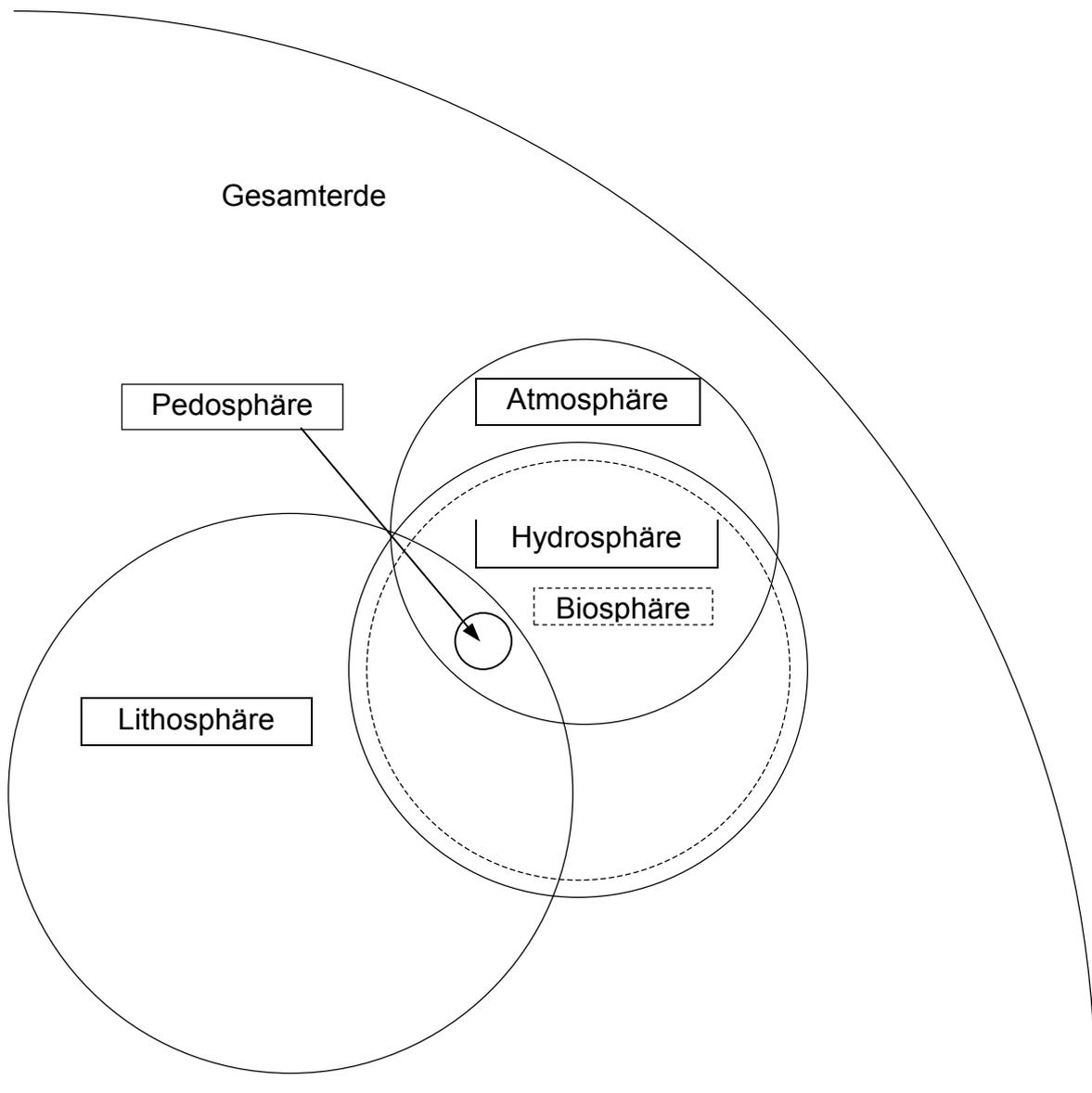


Abb. 5: Darstellung (in Form eines Venn-Diagramms) des Ineinandergreifens verschiedener Erdsphären, die hier allgemein als Globosphären bezeichnet werden

Beim **geochemischen Vergleich** von Lithosphäre, Hydrosphäre, Biosphäre und Atmosphäre ergeben sich nach der Elementzusammensetzung Ähnlichkeiten und auch Unterschiede zwischen diesen einzelnen Globosphären (Tab. 2a und Abb. 6a).

Lithosphäre		Hydrosphäre		Biosphäre		Atmosphäre	
O	62,500	H	65,400	H	49,800	N	78,300
Si	21,220	O	33,000	O	24,900	O	21,000
Al	6,470	Cl	0,330	C	24,900	Ar	0,930
H	2,920	Na	0,280	N	0,270	C	0,030
Na	2,640	Mg	0,030	Ca	0,073	Ne	0,002
Ca	1,940	S	0,020	K	0,046	H	0,001
Fe	1,920	Ca	0,006	Si	0,033		
Mg	1,840	K	0,006	Mg	0,031		
K	1,420	C	0,002	P	0,030		
Ti	0,270	B	<0,001	S	0,017		

Tab.: 2 a : Prozentuale Elementzusammensetzung der Gesteins-, Wasser-, Lebens- und Lufthülle der Erde (aus WHITE u.a., 1992)

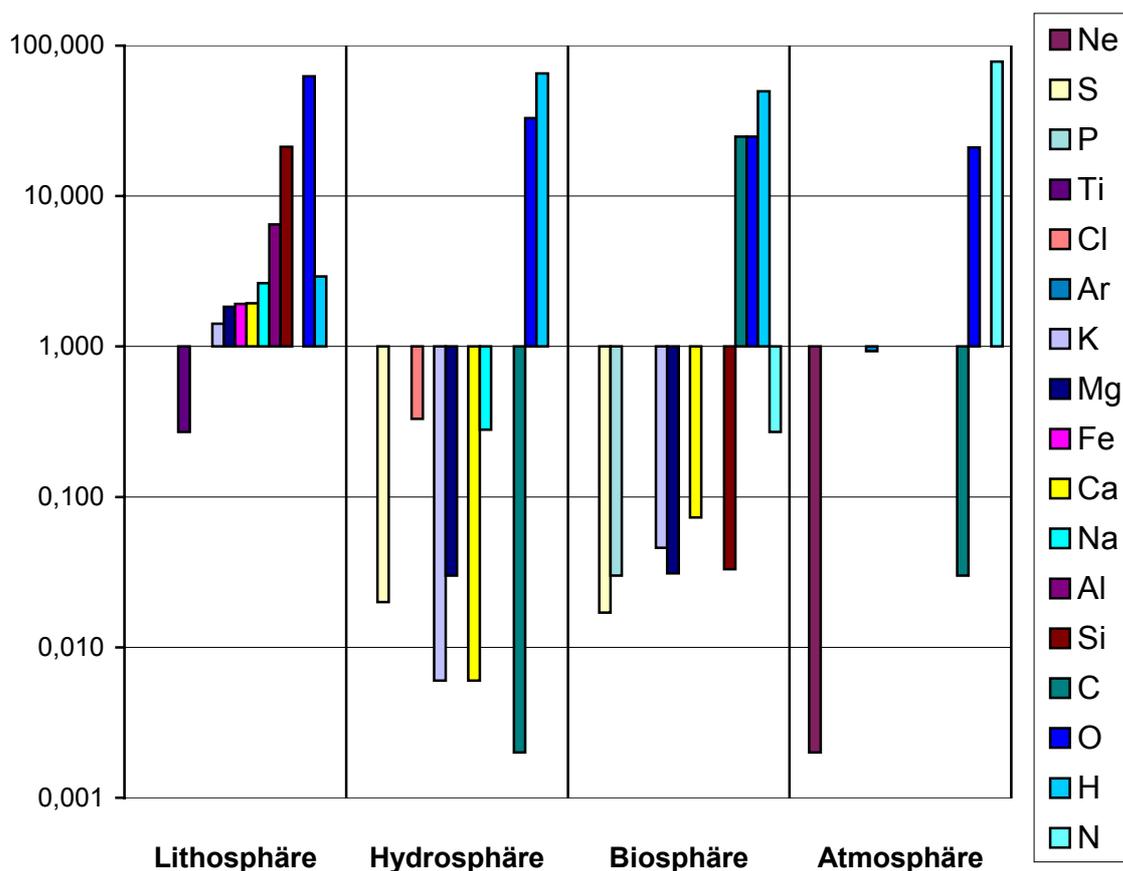


Abb. 6 a : Prozentuale Elementverteilung (logarithmisches Säulendiagramm) entsprechend Tabelle 2a

Eine Auswahl aus Tabelle 2a bzw. Abbildung 6a von charakteristischen Werten ergibt in Tabelle 2b und Abbildung 6b folgendes Bild:

	Lithosphäre	Hydrosphäre	Biosphäre	Atmosphäre
Sauerstoff	62,500	33,000	24,900	21,000
Silizium	21,220	< 0,001	0,033	< 0,001
Wasserstoff	2,920	65,400	49,800	0,001
Kohlenstoff	< 0,001	0,002	24,900	0,030
Stickstoff	< 0,001	< 0,001	0,270	78,300
H/O-Verhältnis	0,047	1,982	2,000	< 0,001

Tab. 2b: Prozentuale Darstellung der „fünf großen“ Elemente entsprechend Tab. 2a zuzüglich Bildung des Prozentverhältnisses Wasserstoff / Sauerstoff

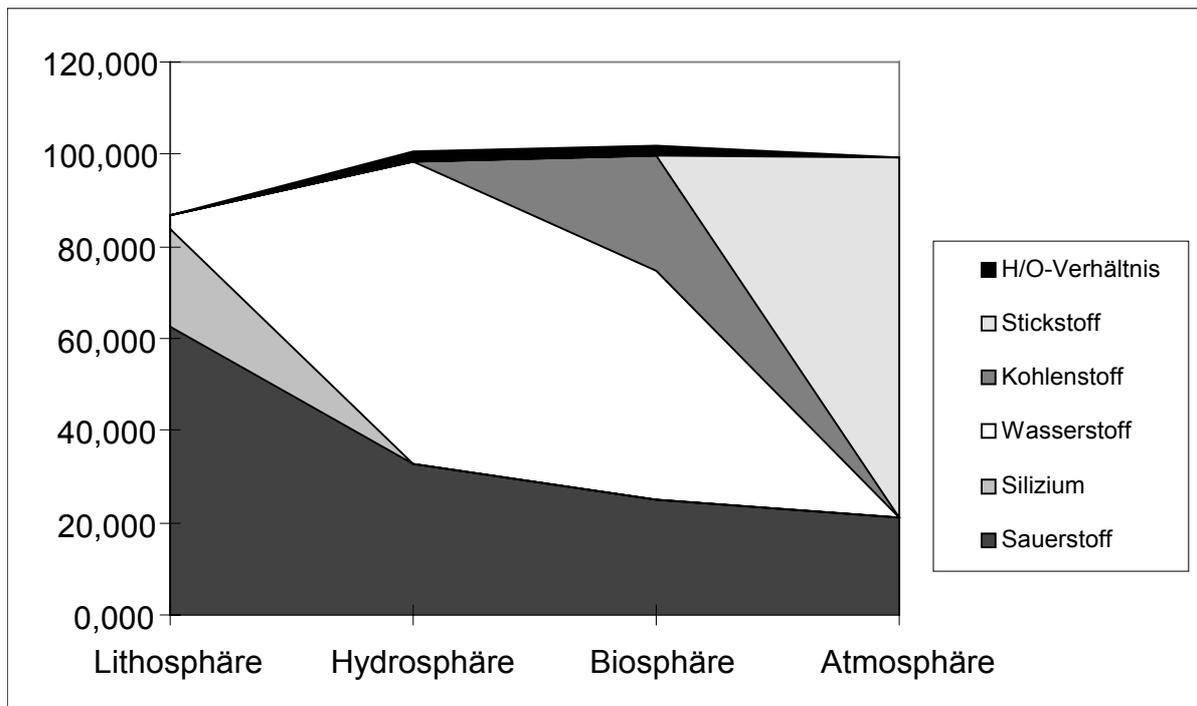


Abb. 6b: Prozentuale Diagrammdarstellung der „fünf großen“ Elemente, zuzüglich Prozenverhältnis Wasserstoff / Sauerstoff entsprechend Tab. 2b

Typisch für alle vier Globosphären ist der hohe Sauerstoffanteil. Darüber hinaus sind Silizium und Stickstoff die charakteristischen Elemente der Litho- bzw. Atmosphäre. Die große Ähnlichkeit zwischen Hydro- und Biosphäre kommt deutlich durch die Dominanz von Wasser- und Sauerstoff zum Ausdruck. Das Verhältnis dieser beiden Elemente ist in beiden Sphären mit dem Wert von ca. 2 fast identisch. Prinzipiell wären nach geochemischen Gesichtspunkten beide Sphären in einer Globosphäre zu

vereinigen. Der Unterschied besteht nur in dem für das Leben typischen Kohlenstoff. Metaphorisch ausgedrückt besteht die Biosphäre lediglich aus „etwas Ruß im Wasser“.

Neben den Individual-, stofflichen- und energetischen Kreisläufen der Lebewelt und ihren Nahrungsnetzungen mit trophischen Ebenen, ist es der **Kreislauf des Lebens im Verlauf der Erdgeschichte**. Für die Gesamtbetrachtung der biosphärischen Prozesse in der Erdgeschichte verwendet CLOUD (1988) den Begriff Biogeologie.

Neben dem ontogenetischen Zyklus ist es die Wechselwirkung der Organismen und auch der toten Biomasse mit der Umwelt in einem Ökosystem, die den Lebenskreislauf ausmacht. Gerade die Wechselwirkungen der Biosphäre mit den anderen Globosphären kommt in folgenden Beziehungen zum Ausdruck und wird in der Ausbildung der tierischen Außen- und Innenskelette besonders deutlich. Skelettbildende Minerale bei Tieren sind:

- Calciumkarbonat CaCO_3 in calcitischer und aragonitischer Ausbildung,
- opalines Silikat $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$,
- Calciumphosphat $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH}$ (auch im inneren Skelett der Wirbeltiere) (LAPORTE, 1981).

Im Präkambrium wurde Phosphat dem Karbonat als Biomineral vorgezogen. Mit dem verstärkten Auftreten von Phytoplankton zu Beginn des Kambriums wurde dem Meerwasser wahrscheinlich mehr Phosphor entzogen und notgedrungen trat Karbonat als Außenskelettbildner hervor. Möglicherweise ist dies die biochemische Erklärung für das nun gehäufte Auftreten von Fossilien durch das besser fossilisierbare Karbonat (PFLUG, 1984). Mit der Anreicherung von O_2 in der Atmosphäre als Ausdruck autotropher Tätigkeit, dem vorhandenen CO_2 und dem Verwitterungsprodukt Ca vereinigt sich der biologische Sauerstoffkreislauf mit dem Prozeß der Karbonatbildung. Der Karbonatzyklus liegt in der Natur in folgenden drei Sequenzen vor:

- atmosphärisches $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}_2\text{CO}_3$ im Regenwasser,
- Lithosphärenkalk wird in lösliches Calciumbikarbonat überführt $\text{H}_2\text{CO}_3 + \text{CaCO}_3 \rightarrow \text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$,
- durch Photosynthese in Gewässern Entzug von CO_2 (Erwärmung und Verdunstung) $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2 \rightarrow \text{CO}_2 + \text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O}$ (SCHMIDT, 1989).

Neben dem Sauerstoffkreislauf sind die Stickstoff- und Schwefelkreisläufe als weitere wichtige Zyklen in die Ökosysteme eingebunden.

Unter Rückkopplungsmechanismen wird auch der **Treibhauseffekt** deutlich. Durch den Anstieg von CO₂ in der Atmosphäre und damit der Temperatur erhöht sich die photosynthetische Aktivität der Pflanzen, wodurch verstärkt CO₂ der Luft entzogen und damit ein Temperaturrückgang eingeleitet wird (vgl. SCHLESER, 1995). Die klimatische Schwankungsbreite bleibt somit durch die Wärmeregulation der Pflanzenwelt relativ konstant (PFLUG, 1984).

Dieser Kerngedanke von der Eigensteuerung des Planeten Erde im Biosphärenniveau wird in der GAIA-Theorie LOVELOCKS (1992) vertreten und als planetare Physiologie propagiert. Ähnliche holistische Ansätze finden sich bereits bei JAMES HUTTON im 18. Jahrhundert, indem er den Wasserkreislauf der Erde mit dem Blutkreislauf verglich und somit unseren Planeten als Superorganismus bezeichnete.

Große Bedeutung für die CO₂-Zufuhr kommt der vulkanischen Tätigkeit zu. Direkte Untersuchungen konnten beim Ausbruch des Pinatubos im Juni 1991 vorgenommen werden. Die dabei postulierte Temperaturabnahme durch die Zunahme von Treibhausgasen (hier hauptsächlich SO₂) wurde tatsächlich gemessen (LAUSCH, 1993).

Den chemisch-biogenen Prozeß der CO₂-Kreislauf beschreibt vereinfacht BROECKER (1994) wie folgt:

- im Boden reagiert Wollastonit (CaSiO₃)
 $3\text{H}_2\text{O} + 2\text{CO}_2 + \text{CaSiO}_3 \rightarrow \text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^- + \text{H}_4\text{SiO}_4$;
- die Ionen wandern ins Meer und Organismen bauen Calcit bzw. Opal auf
 $\text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^- \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$ bzw.
 $\text{H}_4\text{SiO}_4 \rightarrow \text{SiO}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$;
- im Subduktionsvorgang reagieren Calcit und Opal zu Wollastonit, wobei Kohlenstoffdioxid entweicht
 $\text{CaCO}_3 + \text{SiO}_2 \rightarrow \text{CaSiO}_3 + \text{CO}_2$
Wollastonit und Kohlenstoffdioxid vollenden somit in der Erdkruste bzw. in der Atmosphäre ihren Kreislauf.

Neben diesen Faktoren ist die ozeanische Rolle für die CO₂-Konzentration jedoch von größerer Bedeutung.

Mit der **Entstehung und weiteren Entwicklung des Lebens** auf der Erde im Übergang von der geochemischen zur biochemischen evolutionären Phase vor mehr als $3,5 \times 10^9$ Jahren entwickelte sich allmählich - ausgehend vom marinen Milieu - die Biosphäre in immer komplexeren Strukturen (CLOUD, 1988) (s. Kap. 6.1 u. 6.2). Der entscheidende Schritt war die Implantation von aeroben bzw. photosynthetisierenden Prokaryoten (Einzeller ohne Zellkern) in mit Mitochondrien ausgestattete Einzeller. In der Endosymbionten-Hypothese (u.a. MARGULIS, 1970) wird auf diesem Wege die Entstehung der Eukaryonten (Einzeller mit Zellkern) erklärt. Die in der Frühzeit der Erde voranschreitende Anreicherung der Atmosphäre mit aggressivem Sauerstoff stellte die Lebewesen vor erhebliche Probleme (CLOUD, 1988). So ist die Entste-

hung der Eukaryonten als Antwort der Evolution des Lebens auf die Abwehr von Sauerstoff zu werten, wobei erst bestimmte Enzyme die Giftigkeit des Sauerstoffs aufgehoben und umfunktionalisiert haben. Die Trennung in heterotrophe und autotrophe Organismen setzt sich von den Prokaryoten über die einzelligen Eukaryonten bis zu den Multicellular-Wesen (BECK, LIEM u. SIMPSON, 1991) in Form der Tiere, Pflanzen und Pilze fort.

GOULD (1998) spricht sinngemäß sogar davon, daß alle Eukaryonten und damit alle Pflanzen und Tiere eigentlich nur bakterielle Symbioseformen darstellen! Eine Übersicht über die frühesten Lebensformen geben PFLUG und REITZ (1986).

Bei der **Besiedlung neuer Lebensräume** eilten innerhalb der „Multicellularia“ die autotrophen Cormobionta (Pflanzen) den heterotrophen Gastrobionta (Tiere) voraus. Dabei sind zwei Faktoren von grundsätzlicher Bedeutung:

- Die Pflanzen bilden die Nahrungsgrundlage der Tiere und
- die Pflanzen liefern den freien atmosphärischen Sauerstoff für die Atmung der Tiere.

Es besteht eine doppelte einseitige Abhängigkeit der Fauna von der Flora. Tiere sind ohne Pflanzen nicht möglich - aber ein Planet ohne Tiere ist denkbar.

Diese fast banale Tatsache verdeutlicht die zeitliche Phasenverschiebung in der Anagenese der Flora und Fauna. Weitere Aussagen zu evolutionären Prozessen in der Lebewelt enthält Kapitel 6.1.

Neben der frühzeitigen Herausbildung der Eukaryonten durch Endosymbiose und der anschließenden Entstehung der „Multicellularia“ mit ihrer Trennung in Cormobionta und Gastrobionta sind die herausragenden Evolutionsereignisse die "Erfindung" des Außenskeletts zu Beginn des Kambriums und schließlich die Eroberung des Festlandes im Silur/Devon (STANLEY, 1986). Eingeleitet wurde die sogenannte „kambrische Revolution“ - dem schlagartigen Erscheinen der meisten heutigen Tierstämme (LEVINTON, 1998) - mit der Ediacara-Fauna im vorausgehenden Vendium, die neben ihrem Typusvorkommen in Australien auch aus Namibia (schon seit 1908 - aber nicht erkannt) bekannt ist (REHFELD, 1996). Das „plötzliche“ Auftreten hartschaliger Invertebraten (Wirbellose) an der Wende Proterozoikum (Vendium)/Kambrium wird nach verschiedenen Quellen mit einem Rückgang der UV-Strahlung durch verstärkte Ozon-Filtration in Verbindung gebracht.

Diese plausible Deutung soll hier folgendermaßen erklärt werden. Im Präkambrium konnte eine Beschattung größerer Individuen noch keinen Schutz in den euphotischen marinen Bereichen bieten. Jeder Ansatz in dieser Richtung endete jäh mit letalem Ergebnis. Erst nachdem ein Schwellenwert in der UV-Filterung überwunden

wurde, konnte die Radiation der größeren beschalteten Invertebraten einsetzen, d.h. wäre der O₃-Schild früher entstanden, hätte schon vor 1 oder 1,2 Milliarden Jahren die kambrische Fauna entstehen können (vgl. auch GOULD in MAY, 1980). Dem hätte natürlich wiederum eine beschleunigte Evolution photosynthetisierender Akarybionten und Eukaryonten vorausgehen müssen. Einzuwenden ist, daß zahlreiche Formen, z.B. Hohltiere im Oberflächen- und Flachwasser bereits frühzeitig existierten (Ediacara-Fauna). Wenn man die selektive Bedeutung der UV-Strahlung betont, müßte den Polypenverwandten eine größere Strahlungsresistenz als anderen Invertebraten zugesprochen werden. Möglicherweise hat die Beschaltung primär weniger eine Strahlenschutzfunktion, sondern beinhaltet mehr einen konstruktiven Aspekt, z.B. für die Ermöglichung der Muskelinsertion.

Die Stammesgeschichte der Organismen ist als Summe ontogenetischer Individualzyklen aufzufassen, die ZIMMERMANN (1969) als Hologenese bezeichnet. Geburt und Tod erscheinen somit als inhärentes Prinzip auch bei der Entstehung neuer Arten und dem Erlöschen ganzer Formengruppen. In der modernen **Paläontologie** nimmt die Problematik des Entstehens und Verlöschtens eine zentrale Position ein. Insbesondere durch amerikanische Forschungen wurden viele Details zusammengetragen und zu Modellen weiterentwickelt. Schwerpunkt sind die erdgeschichtlichen Bio-Events (Innovations-, Radiations-, Spreading- und Extinctions-Events) (vgl. WALLISER u.a., 1986). In den folgenden Kapiteln werden als Schwerpunkt der Dissertation fallweise einzelne Probleme vorgestellt, diskutiert und miteinander in Verbindung gebracht.

Abschließend zu diesem Kapitel soll ein kurz skizziertes, stichpunktartiges, **geohistorisches Biosphärenszenario** unter Bezugnahme auf Tabelle 3 vorgetragen werden. Hierin sind die weiter oben aufgeführten Sachverhalte in eine chronologische Abfolge aufgeführt und in ihren Zusammenhängen dargestellt (u.a. sind einige Gesichtspunkte PFLUGs, 1989, enthalten).

- Entstehung der Erde;
- Abkühlung des Erdkörpers, Ausbildung der Hydrosphäre und der Uratmosphäre;
- Entstehung des Lebens - „Ursuppe“ - durch „Ausfällung“ aus der Uratmosphäre, Problem der Zusammensetzung, ob eine aus Ammoniak/Methan oder aus Stickstoff/Kohlenstoffdioxid/Wasserdampf bestehende Uratmosphäre vorhanden war;
- durch dichte Atmosphäre starke Reflektion des Sonnenlichtes, Treibhauseffekt sehr hoch infolge Resterdwärme;
- chemosynthetisierende Akaryonten (Archaeobakterien) bilden in der „Ursuppe“ die große Biomasse;
- Zunahme des die Atmosphäre durchdringenden Sonnenlichtes bewirkt mit der einhergehenden Erhöhung der UV-Strahlungseinwirkung eine beschleunigte Zerstörung (Selektion) der Biomasse;

- mehr Licht bewirkt auch die Herausbildung und Forcierung photosynthetisierender Lebens (Cyanobakterien-Stromatolithen);
- Beginn der Sauerstoffanreicherung, Herausbildung eines schwachen Ozonschildes, wodurch die Entstehung der Eukaryonten ermöglicht wurde. Starke vulkanische Aktivitäten senken immer wieder den atmosphärischen Sauerstoffgehalt durch Zuführung reduzierender Förderprodukte;
- Differenzierung der Biosphäre in autotrophe (Pflanzen) und heterotrophe (Tiere) Eukaryonten, daneben behalten die Prokaryonten eine dominierende Position;
- verstärkter Entzug von CO₂ durch Photosynthese senkt den Treibhauseffekt und führt zu den präkambrischen Vereisungsphasen. Allerdings ist zu bedenken, daß die Rolle des Ozeans bei der Schwankung des atmosphärischen CO₂-Gehaltes eine bedeutend größere ist und somit der pflanzlichen Aktivität nur eine grenzüberschreitende, auslösende Wirkung zukommt;
- weitere Zunahme der Photosynthese führt zur Vergrößerung des Ozonschildes, was wiederum komplexe Lebensformen (Mehrzeller) ermöglicht;
- das relativ plötzliche Auftreten (oder durch Überlieferungslücken vorgetäuscht!?) der kambrischen Fauna weist auf eine Schwellenwertüberwindung der UV-Toleranz von kleinen, unbeschalten zu großen, beschalten Formen hin. Die UV-Einwirkung war offensichtlich der entscheidende Selektions- und Extinctionsfaktor, aber auch Innovationsfaktor (Erhöhung der Mutationsrate);
- Atmungs-Sauerstoff- und Ozonspiegel steigen weiter, so daß das Leben die schützende Wasserhülle im (Ordovizium?) Silur teilweise verlassen kann;
- Schwankungen im Energiehaushalt der Erde (Sonneneinstrahlung, endogene Prozesse, CO₂- u.a. Schwankungen) initiieren im gesamten folgenden Phanerozoikum Aussterbewellen;
- während des Höhepunktes der variszischen Tektogenese im Karbon wird durch Vulkanismus CO₂ in der Atmosphäre angereichert und damit eine Temperaturerhöhung infolge des verstärkten Treibhauseffektes bewirkt, und/oder plattentektonische Prozesse verändern das Meeresströmungsregime und damit die Tiefenwasserbildungssituation mit Konsequenzen hinsichtlich der CO₂-Löslichkeit;
- die pflanzliche Aktivität wird deutlich durch „CO₂-Düngung“ erhöht (terrestrische Sporophytenassoziation). Durch Photosynthese wird CO₂ der Atmosphäre entzogen und in Biomasse umgewandelt (Kaustobiolithe). Der O₂-Gehalt muß mindestens $\frac{3}{4}$ des heutigen betragen haben, sonst wären keine flächenhaften Waldbrände aufgetreten, die aber fossil belegt sind;
- die ausklingende variszische Tektogenese verringert die CO₂-Zufuhr. Die nachwirkende starke photosynthetische Aktivität senkt den CO₂-Spiegel in der Atmosphäre. Auch hier ist die Hauptrolle in der marinen CO₂-Löslichkeit zu sehen;
- der nachlassende Treibhauseffekt führt zur Temperatursenkung und gipfelt in der permokarbonischen Eiszeit, in deren Folge ein (rascher oder langzeitiger) Aussterbeprozess ablief;
- erst der sibirische Trapp-Vulkanismus an der Wende Perm/Trias führte ergänzend zur marinen Wirkung wieder zur Erhöhung des CO₂-Spiegels;
- die folgende Temperaturerhöhung führte zu einer Beschleunigung der chemischen Verwitterungsprozesse mit erhöhter Ca-Anreicherung in den Meeren;

- eine Folge war die starke marine Karbonatbildung in den Weltmeeren während des gesamten Mesozoikums, die u.a. das Ergebnis der generell global wärmeren Meere war;
- am Ende der Kreide bewirkte der alpidische Vulkanismus mit Erhöhung der Spreading-Raten an ozeanischen Plattengrenzen, einschließlich Entstehung der Dekkan-Trapp (und/oder kosmischer Impact), eine Temperaturerhöhung und darauf folgenden Temperaturabfall mit den bekannten Aussterbeereignissen;
- die känozoische Entwicklung war temperaturdifferenzierter bzw. ist besser belegt und u.a. eine Folge der globaltektonischen Spreadingprozesse und den damit verbundenen alpidischen Orogenesen sowie Veränderungen im marinen Regime;
- einsetzende großräumige Begrünung der Landfläche (Süßgräser) mit dadurch bedingtem Rückgang des Albedoeffektes; fraglich bleibt das vorherige Verhältnis der Wüsten- zu den Urwaldgebieten;
- die Vorläufer der quartären Eiszeit im Jungtertiär sind eventuell Nachwirkungen der Senkung des CO₂-Spiegels durch Photosyntheseaktivität vorausgehender Kohlenstoffliefernder Phasen, die aber nur als Überschreitung der durch die marine Löslichkeit des CO₂ bereits entstandene kritische Situation zu sehen ist;
- Vergrößerung der Vereisungsfläche führt zur Erhöhung der Albedo und Erniedrigung des Meeresspiegelniveaus; die Ursachen der Vereisungen sind vielfältig (Kontinente im polaren oder polarnahen Raum, Sonneneinstrahlungskurve entsprechend Erdbahnparameter, Veränderung der Meeresströmungen etc.);
- anthropogene Einflüsse können nach den pleistozänen Vereisungen wieder zu einer drastischen Erhöhung des Treibhauseffektes führen, wobei die Quantifizierung dieser Beeinflussung im Verhältnis zu den natürlich ablaufenden Prozessen Gegenstand der aktuellen Forschung ist.

Zusammenfassend zeigt sich, daß der wechselnde Gehalt an O₂ und CO₂ aber auch CH₄ und anderen atmosphärischen Gasen im Wechselspiel mit endogener Aktivität und der Photosynthese offensichtlich mitverantwortlich ist für klimatologische Schwankungen (kryogene und akryogene Phasen). Die Ozeane spielen die entscheidende Rolle für die atmosphärische Konzentration von CO₂ und sind damit für den natürlichen Treibhauseffekt ausschlaggebend.

Die Innovationen (Entstehung und Entfaltung) bzw. Extinctionen (Aussterben) in der Lebewelt dürften neben den Umweltfaktoren vor allen Dingen durch Ozonschwankungen ausgelöst worden sein. Diese führen zu Veränderungen in der UV-Intensität, die wiederum eine Absenkung bzw. Erhöhung der Mutationsrate zur Folge hat.

Das Ergebnis von endogenen Wirkungen und kryogener Eisbindung sind Meeresspiegelschwankungen, die ihren Ausdruck in Transgressionen und Regressionen finden. Paläogeographische Konfigurationen sind mitentscheidend für klimatologische und biogeographische Provinzialisierung. Diese, auf das Wesentliche beschränkte Sicht historischer Biosphärenszenarien, läßt bei aller Plausibilität noch viele Fragen offen.

10^6	J.	Äon	Ära	System/Periode	Serie/Epoche	
0		P H A N E R O Z O I K U M	KÄ- NO- ZOI- KUM	QUARTÄR	HOLOZÄN	
0,01					PLEISTOZÄN	
0,5	→				TERTIÄR	PLIOZÄN
1	→					MIOZÄN
2	→					OLIGOZÄN
10	→					EOZÄN
20				PALÄOZÄN		
30			M E S O Z O I K U M	KREIDE	OBER-KREIDE	
40					UNTER-KREIDE	
50				JURA	MALM	
60					DOGGER	
70					LIAS	
80				TRIAS	OBER-TRIAS	
90					MITTEL-TRIAS	
100					UNTER-TRIAS	
110				PERM	OBER-PERM	
120					UNTER-PERM	
130			KARBON	OBER-KARBON		
140				UNTER-KARBON		
150			DEVON	OBER-DEVON		
160				MITTEL-DEVON		
170		UNTER-DEVON				
180		SILUR	OBER-SILUR			
190			UNTER-SILUR			
200		ORDOVIZIUM	OBER-ORDOVIZIUM			
210			MITT.-ORDOVIZIUM			
220			UNT.-ORDOVIZIUM			
230		KAMBRIUM	OBER-KAMBRIUM			
240			MITT.-KAMBRIUM			
250			UNTER-KAMBRIUM			
260		PRÄ- KAM- BRIUM	ALGONKIUM	JUNG-ALGONKIUM		
270	→			ALT-ALGONKIUM		
280		ARCHAIKUM	ARCHAIKUM	ARCHAIKUM		
290				(ARCHÄOZOIKUM)		
300	→					
310	→					
320						
330						
340						
350						
360						
370						
380						
390						
400						
410						
420						
430						
440						
450						
460						
470						
480						
490						
500						
510						
520						
530						
540						
550						
560						
570						
580						
590						
600	→					
1000	→					
2000						
3000						
4000	→					
4600	→					

Tab. 3: Erdgeschichtliche Gliederung nach HAQ u. van EYSINGA (1987). Nach neuesten Erkenntnissen beginnt das Kambrium bereits mit 540×10^6 J. ! (Vgl. MACDOUGALL, 2000). (Die Pfeile weisen auf Maßstabssprünge hin).

1.3 System und Chaos

Moderne Interpretationen evolutionärer Prozesse erfolgen mehr und mehr nach Aussagen der System- und Chaostheorie. Im folgenden sollen insbesondere die Interaktionen zwischen Organismus und Umwelt in diesem Sinn herausgestellt werden.

Die Wechselbeziehungen zwischen Organismus und Umwelt besitzen systemaren Charakter. Ergänzend zur Einleitung sei hier die in diesem Sinne gegebene Definition von SCHWENKE und SCHRAMM (1974, S. 203) zitiert: „Ökosysteme (sind) alle wissenschaftlich sinnvoll abgrenzbaren konkreten und abstrakten Organismus - Umwelt - Wirkungsgefüge der Biosphäre; sie sind an sich ranglos, in der Regel hochkomplex, energetisch und stofflich offen, selbstregulierend und partiell selbstorganisierend“.

Dies bedeutet, daß **Ökosysteme** im Sinne der Allgemeinen Systemtheorie (v. BERTALANFFY, 1953 u. 1968) Komplexe sind, deren Komponenten miteinander kommunizieren, d.h. miteinander in steter Wechselwirkung stehen. **Systeme zeichnen sich dadurch aus, daß die Beziehungen der Einzelteile einer besonderen räumlichen und/oder zeitlichen Ordnung bzw. Struktur (System als Raum-Zeit-Gefüge) unterliegen** (SCHAEFER, 1992). Da Ökosysteme sich durch Hochkomplexität, Selbstregulation und -organisation, energetische und stoffliche Offenheit auszeichnen, stellen sie irreversible Systeme dar. Im Gegensatz zu den reversiblen Systemen der Klassischen Physik, die mit dem Ersten Hauptsatz der Thermodynamik beschrieben werden, besitzen Systeme mit biogenen Strukturen grundsätzlich einen irreversiblen Charakter, wie auch viele Prozesse der abiotischen Materie (Kosmologie, Entstehung der Elemente u.a.), d.h. sie sind polar mit einem Richtungssinn ausgestattet. Diese Polarität und Richtungsorientierung, auf eine Zeitachse bezogen, wird in den Biowissenschaften mit der Evolutionstheorie (Phylogenie) beschrieben. **Die Stammesgeschichte der Lebewesen ist ein irreversibler Prozeß** im Sinne des Zweiten Hauptsatzes der Thermodynamik (MONOD, 1971), der bei gerichteten Vorgängen eine Zunahme der Entropie beinhaltet. Entropie ist dabei als ein „Maß der Unordnung“ anzusehen, d.h. die thermodynamische Wahrscheinlichkeit, verschiedene Zustände in einem System zu erlangen.

Ein Beispiel der Übertragung auf universelle Systeme ist die Hypothese vom Wärmetod des Weltalls. Grundaxiom ist dabei, das Weltall als geschlossenes System zu betrachten, in dem - bei ständiger Entropiezunahme - eine absolute Homogenität der Temperatur als Endzustand des Universums erreicht wird.

Die Aussagen des Zweiten Hauptsatzes der Thermodynamik - auf lebende Systeme angewandt - besitzen die Einschränkung, daß es sich nicht um geschlossene lineare, sondern um offene nichtlineare Systeme handelt (ERBEN, 1990). Die biologische Thermodynamik wurde von PRIGOGINE in den 70er Jahren des vorigen Jahrhunderts entwickelt (vgl. PRIGOGINE, 1985).

Entscheidend ist hierbei, daß sich die generelle Entropieentwicklung (dS) aus einem Entropieentwicklungsanteil – der einem geschlossenen System entspricht (d_iS) – und einem mit der Außenwelt in Beziehung stehenden Entropieanteil (d_eS) zusammensetzt. Letzterer kann zu – oder abgeführt werden, d.h. positiv oder negativ sein. Eine Übertragung dieser Vorstellungen nimmt FRÄNZLE (1994) durch die Analyse des Verhältnisses von Artenvielfalt und Nährstoffgehalt in tropischen Pflanzengesellschaften vor. Als Aussage ergibt sich hierbei, daß die Diversität von Pflanzengesellschaften auch bei Abnahme des Nährstoffgehaltes in den Böden zunehmen kann – eine für tropische Regenwälder typische Erscheinung.

Wesentlich ist die Erkenntnis, daß **Ordnung aus dem Chaos entsteht**, wobei eine besondere Bedeutung den **dissipativen Strukturen** zukommt. Diese Strukturen, die sich nicht im Gleichgewicht befinden, sind offene Systeme, welche sich durch ständigen Energie- und Stoffaustausch zu stabilen Strukturen weiterentwickeln können. Das **Prinzip der Selbstorganisation** läßt sich überall in der Natur erkennen. So sind Teilabschnitte des Gesteinskreislaufes, z.B. Transport und Akkumulation als Prozesse aufzufassen, die zu dissipativen Strukturen führen. Schließlich werden durch anwachsende Entropie diese in einen stabilen Gleichgewichtszustand - dem eines spezifischen Sedimentgesteins - überführt und anschließend wieder zerstört.

In diesem Zusammenhang steht ein anderes natürliches Phänomen - die Fraktale MANDELBROTS (1986). Formen, wie Küstenlinien, Bäume, Berge, Wolken, Galaxien u.a. sind fraktale Strukturen mit Selbstähnlichkeit der Wiederholung im Detail (BRIGGS u. PEAT, 1995). Beispiele sind die „Pietre paesine“, die Landschaftsgesteine der Toscana, die lange als Naturspiele abgetan wurden. Vielleicht ergibt sich auf dieser Basis ein neues Verständnis für eine komplexere Naturbetrachtung, insbesondere bei der Analyse der Umweltphänomene. Die Beziehungen von fraktalen Mustern zu geographischen Raumstrukturen, u.a. anhand des bekannten Beispiels der Küstenlinie Großbritanniens von MANDELBROT stellt KUHNT (1994) vor.

Da Evolutionsabläufe in der belebten und unbelebten Natur allgegenwärtig sind, ist die Klassische Thermodynamik als ein Sonderfall im Gegensatz zur Energetik irreversibler Systeme anzusehen. Somit erscheint der Zweite Hauptsatz als Normalfall (CRAMER, 1989). Zum Verhältnis von biologischen Systemen aus der physikalischen Sicht offener Systeme schreibt LANIUS (1995, S. 235): „Die Evolution der Lebewesen ist eine Folge von Prozessen der Selbstorganisation. Durch Änderung innerer und äußerer Bedingungen wird ein Evolutionszustand instabil, der wiederum einen Prozeß der Selbstorganisation auslöst und damit zu einer neuen Struktur des

Systems führt. Die Dynamik des Prozesses ist nichtlinear. Die Übergänge zwischen den Systemzuständen tragen den Charakter von Bifurkationen. Das spezifische Element der Selbstorganisation auf dem Weg der Evolution des Lebens ist die Selbstreproduktion.“ Und weiter unten (S. 236): „Selbstreproduktion in Verbindung mit Mutation, Rekombination und Selektion charakterisieren den Weg der biologischen Evolution als einen historischen Prozeß ...“. An anderer Stelle warnt LANIUS (1995) vor übertriebenen Anwendungen der Chaostheorie auf biologische Systeme und Prozesse.

Bifurkationen sind Ausdruck des Überganges von der Ordnung ins Chaos und sind somit indeterministisch (CRAMER, 1989). Stammbaumdarstellungen demonstrieren zeitlich ablaufende Bifurkationen. Ihre konsequenteste Ausprägung finden sie in der Hennigschen Kladistik (HENNIG, 1950). Bifurkationspunkte erscheinen als Anfänge dissipativer, d.h. chaotischer Strukturen im Sinne PRIGOGINES (1985), die sprunghaft und indeterministisch über Selbstorganisation zu einer höheren Ordnung führen (HUBER, 1996). Die dabei in Erscheinung tretende Vielfalt des Lebendigen kann man als Informationsentropiezunahme auffassen. Hierbei ist Entropie als Ereignismenge im informationstheoretischen Sinne – nach SHANNON aus der Mitte des vorigen Jahrhunderts – zu sehen.

Das Spannungsfeld von Ordnung und Chaos führt in der Phylogenie der Organismen offensichtlich zur Höherentwicklung (Arogenese bzw. Anagenese), die sich durch eine Zunahme der individuellen funktionellen Differenzierung und Komplexität auszeichnet. Generell wird die biologische Evolution als Optimierungsprozeß aufgefaßt (KÄMPFE u.a., 1985) (s. Kap. 6.1). Differentiell betrachtet erscheint die Phylogenie als Summe der Abfolge von Einzelanpassungen. Die spezifischen Anpassungsercheinungen - die Arten - sind somit als Realisierungen von Bifurkationen zu werten. Das heißt, die konkrete Artentstehung könnte man als einen chaotischen Prozeß auffassen.

Eine umfassende Darstellung und Synthese der systemimmanenten Selbstorganisation natürlicher Prozesse in Interaktion mit menschlicher Erkenntnis und Aktivität wird von JANTSCH (1986) gegeben. Hierin wird „die dynamische Verbundenheit des Menschen mit der Evolution auf allen Ebenen, eine Verbundenheit über Raum und Zeit, die ihn selbst als integralen Aspekt einer universalen Evolution erscheinen läßt“ zu einer programmatischen Vision (S. 19).

2. Didaktische Aussagen

Die im **Basisteil** enthaltene Darstellung **dient als Rahmen dieser Arbeit**, in dem insbesondere Aspekte des äußeren Erdaufbaus betrachtet werden. Dabei besteht der Schwerpunkt in der Darlegung von Biosphärenprozessen mit einem gerafften Bild vom erdgeschichtlichen Werden des Lebens, sozusagen als Bühne für die weiteren Kapitel. Moderne Interpretationen von Prozessen in der belebten und unbelebten Natur finden in der Allgemeinen System- und Chaostheorie ihre theoretische Durchdringung und wurden im Kapitel 1.3 angerissen. Hier sind didaktische Verknüpfungen zur Erdgeschichtsvermittlung empfehlenswert.

Bereits in der Einleitung wurde das **Manko in der naturwissenschaftlichen Bildungsvermittlung** dargelegt. In der schon erwähnten **Leipziger Erklärung** (HAUBRICH u.a., 1996) wird hierzu folgendes hervorgehoben (S. 4):

„Wir beklagen

das Defizit der geowissenschaftlichen und geographischen Bildung unserer Gesellschaft und die unzureichenden Entfaltungsmöglichkeiten der Geowissenschaften im Geographieunterricht der Schule sowie in der Ausbildung der Geographielehrerinnen und -lehrer an der Hochschule.

Wir gründen diese Erklärung auf die folgenden nationalen und internationalen Dokumente:

- International Charter on Geographical Education (Washington 1992).
- Universelle Erklärung der Menschenrechte 1948 (insbes. Artikel 25 und 26). ...“

Generell soll der Erdkundeunterricht dem Verständnis der gesellschaftlichen **Schlüsselprobleme** im Sinne einer Allgemeinen Bildung (KLAFKI, 1985) dienen, womit der globale und umfassende Rahmen des Faches sichtbar wird (vgl. SCHMIDT-WULFFEN, 1994 u. HOFFMANN, 1995). Ein Ziel besteht dabei, die Nachhaltigkeit (Sustainable Development) als Leitprinzip der weiteren Entwicklung der Erde deutlich zu machen.

KÖCK (1992) spricht vom **Schlüsselfach Geographie** mit entsprechenden **Schlüsselfunktionen**. Die Schlüsselfunktionen drücken sich in der Herausbildung der Orientierungsfähigkeit, der Befähigung zum Denken und Handeln in räumlichen Systemen sowie der Raumverhaltenskompetenz aus. Diese Schlüsselfunktionen beschränken sich allerdings nicht nur auf die Physische Geographie mit der Geologie als Basiswissenschaft. Die **Geowissenschaften** sollten verstärkt als Grundlage für die interdisziplinäre, globale und gesamtgesellschaftliche Wissensvermittlung im Schulfach Geographie/Erdkunde herangezogen werden da, sie das naturwissen-

schaftliche Basiswissen vom Planeten Erde liefern. Unter Geowissenschaften wird ein Wissenschaftsfeld verstanden, das neben der **Geologie, Paläontologie** u.a. auch die **Physische Geographie** umfaßt und fließende Übergänge zu anderen naturwissenschaftlichen Disziplinen aufweist (HAUBOLD u. DABER, 1989). Vertiefende Darlegungen zum Verständnis Geowissenschaften - Gesellschaft und Schule sind MEISSNER (1996), KAMINSKE (1996) und RICHTER (1996) zu entnehmen. Die didaktische Relevanz, die sich aus dem Verhältnis von Physiogeographie und Geowissenschaften für den Schulunterricht ergibt, wird von LESER (1996) dargelegt.

Der Schlüsselcharakter des Faches Erdkunde/Geographie ist nicht einfach zu umreißen. Wenn LESER (1980) noch klar das Wesen der Geographie in seiner Vielschichtigkeit umreißen konnte, hat sich dieses Bild im Erdkundeunterricht eher „nebulös“ gewandelt. BIERWIRTH (1992, S. 48) schreibt provokativ: „Um das Image der Erdkunde ist es deshalb so schlecht bestellt, weil niemand so recht zu wissen scheint, was die Erdkunde eigentlich macht.“ Der **Erkunde** wird als Fach der „didaktischen Mitte“ eindeutig **Zentrierungscharakter** zugesprochen. In der interdisziplinären, fachübergreifenden **Umweltproblematik** nimmt die Erdkunde auf der Basis der Geologie eine umfassendere Position als die traditionell ökologische Inhalte vermittelnde Biologie ein. Diese Position der Erdkunde/Geographie ergibt sich daraus, daß sie gegenüber der Biologie den anorganischen Rahmen liefert und die Verbindung zur Lebewelt herstellt und somit einem umfassenden Umweltverständnis dient.

Als Vergegenständlichung vielfältiger und teilweiser abstrakter Vorstellung erscheint der Begriff des „Weltbildes“ bedeutungsvoll. HAUBRICH (1996) geht auf die Vielgestaltigkeit der **Weltbilder** ein, die in der Geographie der Schule als Abbildungen des Planeten Erde (Globus, Karte) in Erscheinung treten.

Neben dieser kognitiven Sicht der Dinge stehen die affektiv-emotionalen und weltanschaulichen Grundeinstellungen. HAUBRICH (1996) unterscheidet dementsprechend zwischen harmonischen, apokalyptischen und visionären Weltbildern. Bei der geographischen Weltbildfindung steht die idiogeographische Betrachtungsweise, die auf ein Thema oder einen Themenkomplex bezogen ist, i.d.R. im Vordergrund. Die Summe der Idiogeographien kann zur nomothetischen - allgemeingültigen - Betrachtung führen (BÖHN u.a., 1999). So führt als Beispiel die Summe aller Strukturelemente in der Erdkruste zur Verallgemeinerung des gesetzmäßigen tektonischen Regimes.

Die Weltbilder haben sich im Laufe der Geschichte des Geographieunterrichts mehrmals gewandelt. So weist SCHMIDT (1986, S. 12) auf den **wissenschaftshistorischen Paradigmenwechsel** hin, der Ausdruck der kulturhistorisch veränderten

Denkkategorien ist: „Eine andere Fehleinschätzung, die wesentlich schwerer auszuräumen ist, besteht in der stillschweigenden Annahme, die Menschheit habe schon immer in den heute vorgetragenen Denkkategorien gedacht.“ Diesem Aspekt wird andeutungsweise in dieser Arbeit in wissenschaftshistorischen Bezügen Rechnung getragen. Unter Paradigmenwechsel versteht man umwälzende Umschwünge in der Lehr- und Forschungstradition eines Faches (BÖHN u.a., 1999). Grundlegende Aussagen zu dieser Problematik machte KUHN (1973). Als ein Beispiel für einen derartigen grundlegenden Wissenschaftsumschwung kann die Ablösung der Vorstellung von der Konstanz der Kontinente und Ozeane durch den Mobilismus, den die Plattentektonik verkörpert, gelten.

Die Veränderungen in der wissenschaftlichen Faktenbasis führen zu grundsätzlichen Problemen bei fachdidaktischen Analysen mit anschließendem Transfer in die Schulbücher. SCHMIDT (1986, S. 12) stellt diese Problematik sehr deutlich dar: „Die scharfe Konkurrenz neuer Biologie-Lehrbücher untereinander zwingt die Autoren dazu, den jeweils neuesten Kenntnisstand der Wissenschaften in schulrelevante Lehrinhalte umzuarbeiten. **Dabei geschieht es allzu leicht, daß derzeitige wissenschaftliche Modellvorstellungen wie endgültig gesicherte Erkenntnisse behandelt werden.** Die mit großer Überzeugung vom Lehrer **vorgetragenen** und abgeprüften biologischen **Sachverhalte müssen so den Schülern wie bewiesene, unumstößliche Tatsachen erscheinen Modellvorstellungen werden dann mit der Wirklichkeit fälschlich gleichgesetzt.**“ Diese Problematik der didaktischen Reduktion trifft im gleichen Grad auch auf die geologischen Inhalte erdkundlich-geographischer Lehrbücher zu.

Konkurrierende wissenschaftliche Hypothesen müssen als das ausgewiesen werden, was sie in Wirklichkeit darstellen - nämlich nicht absolute wissenschaftliche Wahrheiten, sondern nur Meilensteine auf den Weg dahin, die der unterschiedlichsten verifizierenden „Akkumulation“ und falsifizierenden „Erosion“ unterliegen.

Grundsätzlich sollte im Erdkundeunterricht auch die Chance genutzt werden, naturwissenschaftliche Grundlagen der Physik, Astronomie und Chemie mit einzubeziehen. Dabei sollte die Vermittlung von solidem Basiswissen vor jeder oberflächlichen Spekulation stehen.

Eine gute didaktische Aufbereitung von Theoriengeschichte und Aussterbephänomenen (z.B. Dinosaurier) mit klarer Gegenüberstellung von Fakten, Hypothesen und

Einwänden bietet SCHMIDT (1986). Die hierin dargelegte differenzierte und relativierende Betrachtungsweise kann für die allgemeinbildende Wissensvermittlung Modellcharakter tragen und simplifizierenden Darstellungen entgegenwirken.

Großer Beliebtheit in der schulischen geowissenschaftlichen Wissensvermittlung erfreut sich die **Plattentektonik**. Verschiedene Möglichkeiten der Wissensvermittlung in Kombination mit Vulkanismus, Erdbeben, Urkontinentausprägung u.a. Phänomenen zeigen beispielsweise ERNST u. ERNST (1996) auf.

Es erscheint zwar fast banal, wenn hier darauf verwiesen werden soll, daß beim „Puzzlespiel mit den Kontinenten“ nicht der Eindruck entstehen darf, daß die Landmassen auf den Ozeanen schwimmen und so Ursache und Wirkung verwechselt werden.

Neue Medien sind für die moderne Geographievermittlung bereits unverzichtbar und können ein komplexeres Bild von der Erde liefern. Die Anwendung von Satellitenbildern im Erdkundeunterricht als **Geoskop** komplettieren und aktualisieren das physiogeographische Weltbild erheblich und üben als originale Begegnung einen besonderen emotionalen Reiz aus (HASSENPFUG, 1996). Unter „Geoskop“ wird hier ein die Gesamterde betreffendes Analogon zu „Mikroskop“ verstanden.

Welche Bedeutung die Fernerkundung u.a. für die aktuelle Einschätzung der Biomasse sowohl für den terrestrischen Vegetationswandel - mit den auftretenden Schäden -, als auch für die Phytoplanktonsuccessionen besitzt und unterrichtsmethodisch empfehlenswert ist, legt z.B. NEUMANN-MAYER (1996) dar.

Ein bisher zu wenig beachteter Aspekt sind **komplexe Zeit-Raum-Vorstellungen**, diese sollten für die geographische, d.h. speziell für die geowissenschaftliche Bildung erschlossen werden. Die **Paläontologie liefert hierzu**, insbesondere mit ihren Teildisziplinen Paläobiogeographie und Paläoökologie **beste Beispiele**. Die **Raumkompetenz ist** ein zutiefst **geographisches Anliegen** - die **Zeitkompetenz** in Verbindung **mit Raumkompetenz liegt im Aufgabenbereich der Geologie**. Hinzuzufügen wäre noch die Systemkompetenz, die für beide und für die in diesem Rahmen gleichfalls wichtigen Biowissenschaften zutrifft.

Dem komplexen Zeit-Raum-Verständnis sollte das erdgeschichtliche Gerüst in der Faktenvermittlung vorausgehen. In der Literatur werden verschiedene Darstellungsformen angeboten - die einfachste ist die Tabellenform (vgl. Tab. 3). Abbildung 7 zeigt eine hier entwickelte spiralförmige (logarithmische) **Variante der Erdgeschichtsdarstellung**. Diese großformatige **Schautafel wird im Bildungswesen** (Schule und Museum) **erfolgreich eingesetzt**, wie die positive Resonanz zeigt. Allerdings ist diese Darstellung sehr komplex und bietet sich erst ab Sekundarstufe II und für die Leh-

rerbildung an. Die Art der Ausführung rückt die Chronologie mit der Evolution des Lebens in den Vordergrund. Paläogeographische Sequenzen sind als plattentektonische Bilder eingefügt. Insgesamt erscheint das Bild dieser Schautafel als Ammonit, wobei die einzelnen Fangarme den Stämmen der Lebewesen entsprechen. Somit ist hier didaktisch der Zusammenhang von Erdgeschichte und heutiger Lebensvielfalt (Biodiversität) herausgearbeitet. Im letzten Hauptkapitel (IV) nimmt das Thema Biodiversität eine zentrale Position ein.

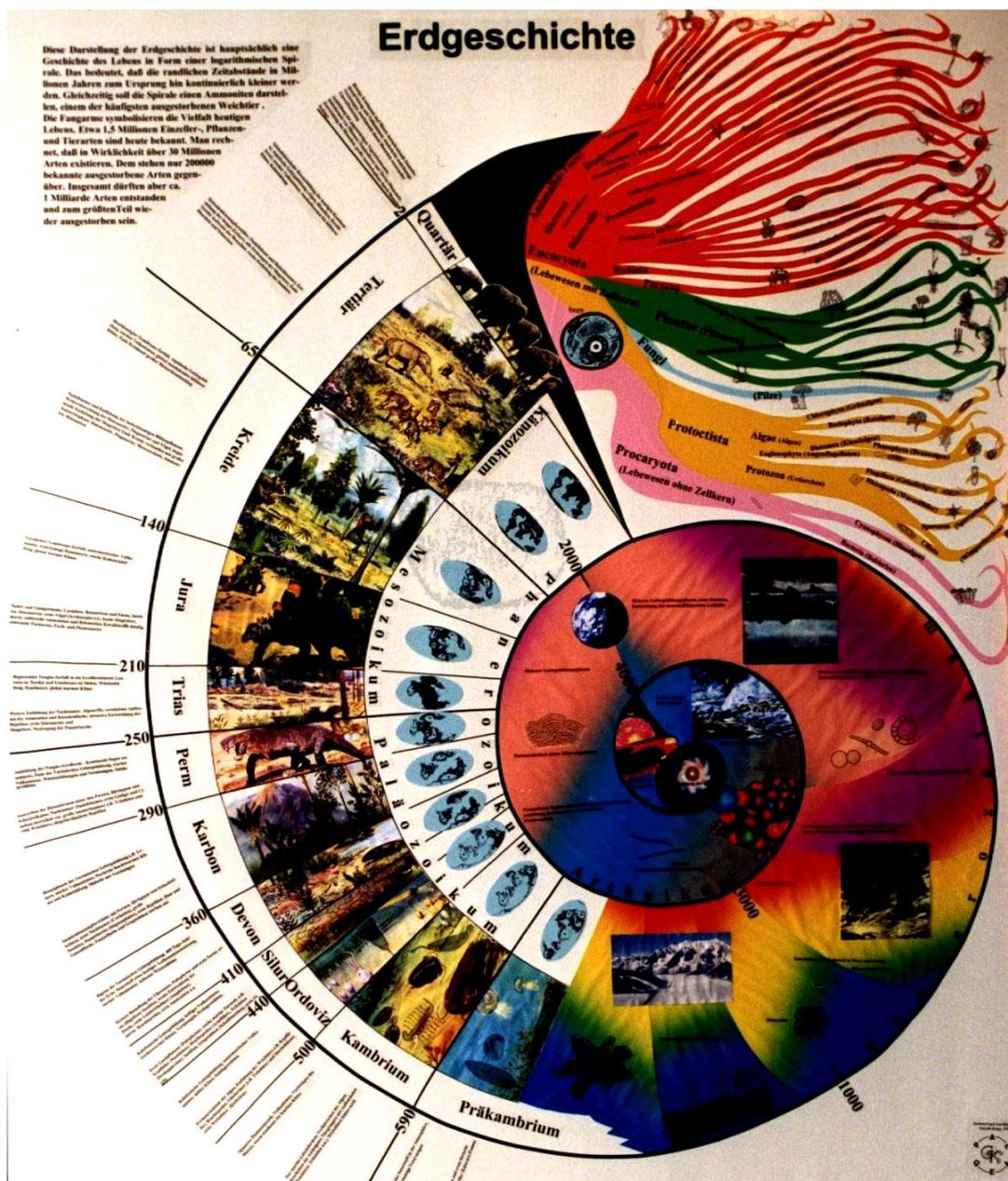


Abb. 7: Für den Bildungsbereich (Schulverband Bordesholm/Eiszeitmuseum S.H.) nach Kriterien der Anschaulichkeit aufbereitete großformatige Schautafel

III. SPEZIELLER TEIL VERBREITUNG UND ÖKOLOGIE FOSSILEN LEBENS

3. Paläobiogeographie ausgewählter Landwirbeltiergruppen

3.1. Aspekte der Aus- und Verbreitung

Generell ist zwischen Verbreitung als Zustand und Ausbreitung (Migration) als Vorgang begrifflich eine Trennung zu vollziehen. Die Voraussetzungen für das überlieferte Bild der räumlichen und zeitlichen Muster fossiler Lebewesen ist ihre Migration in der Erdgeschichte und ihre artliche Wandlung als allopatrische Spezifikation (räumlich getrennte Artbildung) infolge geographischer Isolation (MAYR, 1963). Diese Thematik ist als Paläobiogeographie Gegenstand der paläontologischen Forschung, die in Wechselwirkung mit zahlreichen anderen Disziplinen steht.

Die Paläontologie, die mit einer gewissen Esoterik behaftet ist, hat in ihrer Popularisierung durch die Medien häufig ein trivialisierendes und z.T. auf Dinosaurier reduziertes Bild erdgeschichtlicher Prozesse erhalten. Ihre Aussagen für systemare Zusammenhänge in Raum und Zeit sind jedoch wesentlich komplexer. Paläobiogeographie und Paläoökologie nehmen dabei interessante und zentrale Positionen ein. Ein enger Zusammenhang besteht zwischen Paläoökologie, Paläobiogeographie, Paläoklimatologie und Globaltektonik. Die disjunkte (isolierte) Verbreitung unterschiedlicher Pflanzen- und Tiergruppen ergibt sich aus dem Zusammenwirken globaler tektonischer und klimatologischer Ereignisse.

Auf die enge methodische Verflechtung von Biogeographie und Ökologie hat schon HAECKEL (1866) hingewiesen. Ausführliche Darlegungen finden sich hierzu bei MÜLLER (1980) und Mc KERROW (1981).

VOGEL (1984, S. 11) sagt: „Ein sehr wesentliches Anliegen der Paläoökologie ist es, zum Entwurf paläogeographischer Zustandsbilder der verschiedenen Zeiten und Regionen beizutragen.“ Daß dieses Grundanliegen mit vielen Schwierigkeiten zu kämpfen hat, sollen die folgenden Ausführungen verdeutlichen. Als erdgeschichtliche Ereignisse ragen insbesondere die Kontinentalverschiebungen und die quartäre Vereisung heraus. Während plattentektonische Prozesse kontinuierlich verlaufen,

treten Glazialepochen nur relativ kurzzeitig mit ca. 2 bis 10 Millionen Jahren Dauer und temporär nur alle 150 bis 300 Millionen Jahre auf.

Seit WEGENER wurde die Möglichkeit der Drift der Kontinente intensiv diskutiert und erreichte nach 1960/61 durch HESS, DIETZ u.a. ihre endgültige Anerkennung. Der Streit zwischen Anhängern und Gegnern der von WEGENER (1915/1929) vorgestellten Kontinentalverschiebungstheorie dauerte Jahrzehnte. Die Erkenntnis der „sea-floor spreading“ führte zum „plate tectonics“-Konzept und damit zum Nachweis der Kontinentalverschiebung auf geophysikalischer Grundlage. Welch schlagartig, erlösende Wirkung die Plattentektonik für die Biogeographie seit den 60er Jahren hatte, erläutert z.B. ILLIES (1965).

THENIUS (1977) faßt die Paläobiogeographie als Teilgebiet der Paläogeographie und Paläontologie zugleich auf und weist somit auf den interdisziplinären Charakter dieser Forschungsrichtung hin. Gerade hier zeigt sich die nicht esoterische, sondern generalisierende und somit exoterische Bedeutung der Paläontologie für Nachbardisziplinen, z.B. der Biostratigraphie, Faziesanalyse und Phylogenie. In einer anderen Arbeit (1982, S. 1037) schreibt der Autor: „Zur tiergeographischen Problematik ist folgendes zu sagen: Wie die Fossildokumentation immer wieder bestätigt, sind aus der gegenwärtigen geographischen Verbreitung einzelner Faunenelemente keine konkreten Aussagen über deren Herkunft möglich. Das heutige Verbreitungsbild ist erdgeschichtlich gesehen ein Augenblicksbild und das Ergebnis eines historischen Prozesses, der nur durch Fossilfunde erhellt werden kann.“ Diese Aussage erscheint trivial, zeigt aber Grundpositionen auf, die die allgemeine Bedeutung der Paläontologie herausstellt. Noch allgemeiner sieht ERBEN (1959, S. 124) die Stellung der Paläontologie: „Daneben kennzeichnen die ... Problemstellungen und die Art der ... errungenen Fortschritte in völliger Klarheit das tatsächliche Wesen der Paläontologie, deren Januskopf der Biologie, aber zugleich auch in unveränderter Weise der Geologie zugewendet bleibt.“

Das Ziel der Paläobiogeographie besteht darin, mit phylogenetischen (stammesgeschichtlichen) Untersuchungen spezifischer Organismengruppen wahrscheinliche paläogeographische Positionen plausibel zu machen oder umgekehrt mittels gesicherter paläogeographischer Darstellungen Aussagen zu den wahrscheinlichsten phylogenetischen Zusammenhängen zu erhalten.

BANARESCU (1978, S. 27) warnt in diesem Zusammenhang vor folgender Vorgehensweise: „(So) entsteht manchmal ein Zirkelschluß; die Paläogeographie stützt sich auf biogeographische Daten Später stützen sich wiederum ... Biogeographen auf dieselben paläogeographischen Rekonstruktionen ...“ Eine derartige Vermengung von Fakten ist nach Möglichkeit zu vermeiden. Gänzlich sind derartige subjektive Analysen jedoch nicht zu vermeiden und die Gefahr eines circulus vitiosus ist immer gegeben. HARTMANN (1986, S. 471) verweist auf den mitunter fragwürdi-

gen Zusammenhang von Biogeographie und Plattentektonik, wenn er schreibt: „Bei der kritischen Durchsicht (der) biogeographischen Beiträge wird sichtbar, daß einmal der geologischen Entwicklung von Tier- und Pflanzengruppen, ihrer Entfaltung in der Erdgeschichte, nicht ausreichend Aufmerksamkeit geschenkt wird, daß der taxonomische Rang der zur Debatte stehenden systematischen Einheit nicht genügend beachtet wird, und daß zum anderen der Biologe oft dazu neigt, dem Blick auf die Landkarte größere Bedeutung zuzumessen als einer paläogeographisch/paläoökologischen Analyse des Raumes unter der Berücksichtigung der Dimension „Zeit“.“ Er gelangt zu folgender Endaussage (S. 480): „Die Plattentektonik ist eine interessante Wissenschaft, und wir verdanken ihr viele neue Resultate. Man sollte jedoch nicht so weit gehen, das Studium der interessanten Phänomene der aktiven und passiven Ausbreitung von Tieren und Pflanzen - sie gehören zu den spannendsten Themen der Biologie überhaupt - dem sanften Driften der Platten und Krusten zu opfern.“ Diese Hinweise sind in erster Linie an Biologen gerichtet.

Nur unter einer streng chronologischen Analytik der Migrationsgeschichte ausgewählter Organismen kann ein reales Abbild der paläogeographischen Situation, unter Einschluß aller Migrationsmöglichkeiten, entwickelt werden. Eine anschauliche Darstellungsmöglichkeit ist mit kombinierten Zeit-Raum-Dendrogrammen gegeben (vgl. Kap. 3.4.2). Die Grundlage muß also eine abgesicherte Geochronologie sein. Hier besteht das Problem der Biostratigraphie. Auf die einschränkende Gültigkeit des biostratigraphischen Prinzips weist z.B. TRÖGER (1984) unter Berufung auf KAY und HEDBERG dahingehend hin, daß die Wanderungsgeschwindigkeit ein zeitlich versetztes Einsetzen einer Art in Abhängigkeit zur Entfernung ihres Entstehungsortes bedingt. 1986 kommt TRÖGER zu der Aussage (S. 63): „Alle biostratigraphischen Gliederungen im terrestrischen wie im marinen Bereich besitzen keine weltweite Gültigkeit.“ Ähnlich äußerte sich beispielsweise bereits in einer älteren Arbeit EHRENBERG (in v. BERTALANFFY, 1950). Die horizontale Reichweite einer Art steht in einer engen Beziehung zum Grad des Provinzialismus und dieser zur paläogeographischen Situation der möglichen Migrationswege. Ist die Chronologie gesichert, in Form absoluter Datierung bzw. magnetostratigraphischer Relativdatierung, kann ein Migrationsgeschwindigkeitsgradient bestimmt werden, und damit können paläobiogeographische Aussagen zuverlässiger getroffen werden.

Im Zusammenhang mit Problemen der Absolutdatierung weist STANLEY (1994) beispielsweise auf die unterschiedlichen Angaben, die während des Zeitraumes von 1959 bis 1982 in der Literatur zur Dauer des Silurs zwischen 15 und 45 Mio. Jahren angegeben wurden, hin. Ähnlich differierende Zeitangaben sind auch für die übrigen paläozoischen Systeme in der Literatur vorhanden (COTILLON, 1992). Die Abweichungen im Zeitgerüst des gesamten Phanerozoikums im Zeitraum 1937 bis 1987 sind insgesamt sehr erheblich (vgl. PATURI u.a., 1991) und lassen bei weiteren methodischen Verbesserungen und Vorgehensweisen zukünftig noch andere Zahlen erwarten.

Die radiometrische Altersbestimmung weist häufig Schwankungsbreiten von mehreren Millionen Jahren auf. Da sie nur auf bestimmte Gesteine anwendbar ist, bleibt die Korrelation der verschiedenen Gesteinskomplexe problematisch. Wie problematisch stratigraphische Korrelationen sind, soll Abbildung 8 verdeutlichen. In Ermangelung von Leitfossilien geben häufig nur markante Gesteinshorizonte Anhaltspunkte für eine lithostratigraphische Einhängung in das biostratigraphische Standardprofil (Orthostratigraphie). Auch vorhandene gleichartige Fossilien können in den verschiedenen Profilen Ausdruck faziellen Wechsels sein und nur scheinbar Gleichzeitigkeit vortäuschen.

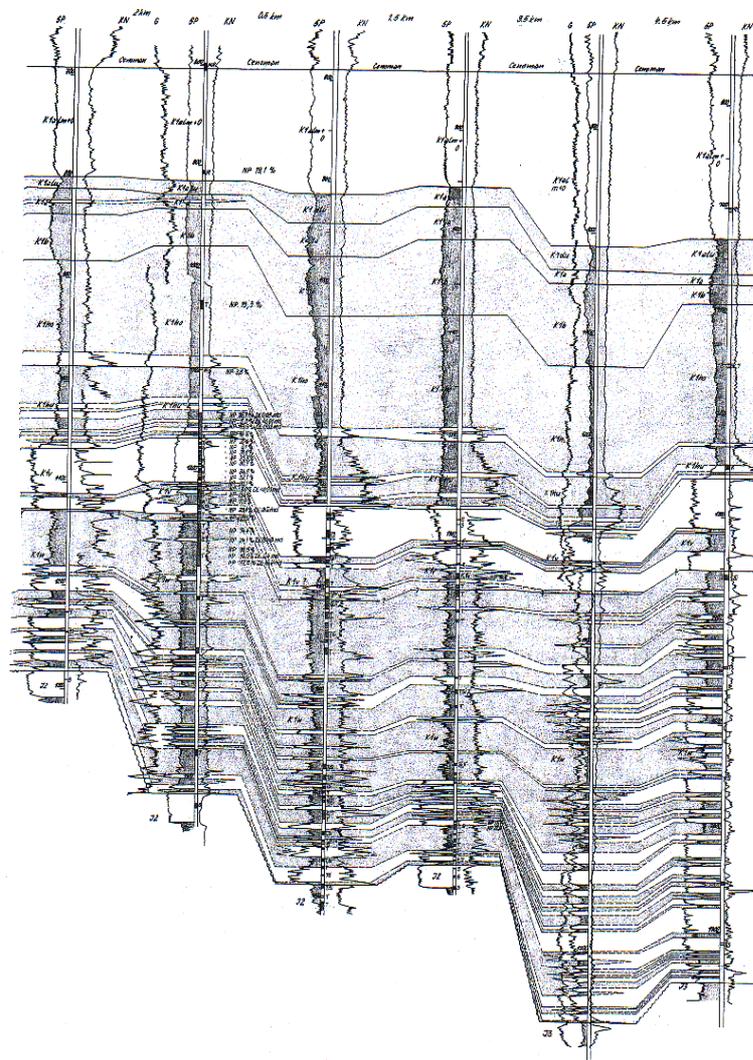


Abb. 8: Darstellung einer unterkreidezeitlichen Wechsellagerung von Ton-, Sand- und Kalkstein des tieferen Untergrunds Südwestmecklenburgs nach Bohrungen und Geophysik. Die Entfernungen der Bohrpunkte lassen auch andere Korrelationsmöglichkeiten (Verbindungen der einzelnen Schichten) zu! (aus KOPP, 1985)

Moderne geostatistische Prüfverfahren mittels „fuzzy (unscharf)-logic-Ansätze“ erweiterter Variogrammanalysen ermöglichen Aussagen über die Zulässigkeit von korrelativen lithostratigraphischen Interpolationen benachbarten Bohrungen (vgl. PIOTROWSKI u.a., 1997).

NESTLER (1979) schränkt die Arbeitshypothese der „Isochronie der Leitfossilien“ ein, indem er aussagt, daß sie bei hohen Genauigkeitsansprüchen nicht vertretbar ist und der Wert eines Leitfossils abhängig von der Ausbreitungsgeschwindigkeit der Population ist. Im gleichen Sinn äußert sich auch COTILLON (1992). Dem gegenüber steht z.B. die Aussage von SCHNEIDER (in MENNING, PILOT u. SCHNEIDER, 1986), daß die Leitfossilmethode - definiert als „Isochronie identischer Evolutionsniveaus“ unter Bezugnahme auf JAEGER (1981) - bei Vernachlässigung der Ausbreitungsdauer regional bis global anwendbar ist, d.h. die Leitformen werden als quasi isochron betrachtet. Es liegt somit kein prinzipielles, sondern ein graduelles Problem vor.

Bei allem vorsichtigen Skeptizismus des Wertes von Organismen für paläogeographische Determination sei nochmals auf THENIUS (1977) verwiesen: Wichtig ist die Auswahl von Elementen, die weder aktiv noch passiv (z.B. Windtransport oder Verschleppung durch Vögel) Meeresstraßen überwinden können - und wörtlich (S. 24-25): „Dies gilt in erster Linie für Amphibien und primäre Süßwasserfische, ferner für bodenbewohnende Würmer (Oligochaeten), Süßwassermuscheln und -krebse, doch zählen auch große Landsäugetiere (z.B. viele Huftiere) und manche Pflanzen dazu.“ Ähnlich äußert sich auch DARLINGTON (1957). Dem wäre hinzufügen, daß natürlich auch Kleinsäuger, z.B. Microtinen, dafür sehr gut geeignet sind. Mit Oligochaeten, speziell Lumbricidae nahm schon MICHAELIS in WEGENER (1929) Beweisführungen vor.

Allerdings muß immer die Möglichkeit der passiven Verdriftung berücksichtigt werden. MENARD (1987) gibt die größten Distanzen für die Überwindung ozeanischer Räume von verschiedenen Tiergruppen an, wobei nicht zwischen aktiver und passiver Ausbreitung unterschieden wird. Fliegende Wirbeltiere (Fledermäuse und Landvögel) weisen Maximaldistanzen von 3600 km auf. Kleine Landwirbeltiere (Eidechsen, Schlangen, Landschildkröten, Nagetiere und auch Amphibien) können bis zu 1100 km überwinden. Größere Säugetiere und insbesondere Süßwasserfische liegen deutlich darunter. Im Fall der Amphibien und Süßwasserfische dürfte es sich größtenteils um Wind- oder durch Vögel verursachte Verdriftung von Laich und Jungformen handeln, da ein Kontakt mit Salzwasser für Lurche außerordentlich

schädlich ist. Ein bekanntes Beispiel für Windverdriftung ist das Phänomen des Froschregens. Das Fehlen von Amphibien auf den Großen Antillen, im Gegensatz zu ihrem zahlreichen Vorkommen in Indonesien (bis zu 80 Arten), könnte u.a. mit Hauptwindrichtungen zusammenhängen. Für Indonesien waren aber die pleistozänen Landverbindungen zum asiatischen Festland ausschlaggebender. Es erscheint kaum erwähnenswert, daß vor dem mittleren Mesozoikum nur aerische Verdriftung in Frage kam, da erst ab Jura Pterosaurier und folgezeitlich Vögel verstärkt eine Rolle spielten. Permotriadische Gleitflieger und frühe Flugsaurier (z.B. *Eudimorphodon*) dürften für diese Erscheinung bedeutungslos gewesen sein.

Die Vielfältigkeit der pflanzlichen Ausbreitungsstrategien kommt in ihren Diasporen zum Ausdruck. In der Art der Ausbreitung wird zwischen Autochorie und Allochorie unterschieden. In der Allochorie (Fremdausbreitung) kommen die beiden Möglichkeiten der Ausbreitung durch Tiere (Zoochorie) und durch Wind (Anemochorie) in Frage (STRAKA u. FRIEDRICH, 1995).

In diesem Zusammenhang sei auf die große Bedeutung der Inseltheorie von MACARTHUR und WILSON aus den 60er Jahren verwiesen (vgl. MÜLLER, 1980), ohne auf ihre explizite mathematische Formulierung einzugehen. Der älteren „age and area theorie“ von WILLIS aus den 20er Jahren, die das Alter von Arten in Beziehung zur Arealgröße setzt, wird heute nicht mehr die Bedeutung zugesprochen, die sie einmal besaß. Sie entspricht kaum der Wirklichkeit (SEDLAG u. WEINERT, 1987). Die Inseltheorie stellt die Basis für die Vorstellung vom ökologischen Equilibrium dar. Als Beispiel sei auf die Insel Krakatau verwiesen, deren Lebewelt 1883 durch einen Vulkanausbruch zum größten Teil vernichtet wurde. Sukzessive konnte die Wiederbesiedlung durch Pflanzen und Tiere beobachtet werden. Die nächsten Inseln sind Sebesy und Sumatra mit 15 km bzw. 30 km Entfernung. 1923 waren bereits neben einer dichten Pflanzendecke hunderte Arthropodenarten, einige Schnecken-, 26 Vogel- und je 3 Reptilien- bzw. Säugerarten vertreten (z.B. MÜLLER, 1980 und LANGE, 1989). Seitdem scheint das ökologische Gleichgewicht wieder hergestellt. Leider gibt es keine Literaturhinweise auf Amphibien vor und nach der Vernichtung der Insel.

Neben Amphibien, die aufgrund der Konstanz ihrer ökologischen Valenz am besten terrestrische Zusammenhänge offenbaren (RENSCH in v. BERTALANFFY, 1950), sind es vor allen Dingen fossile terrestrische Säugetiere, die paläogeographische Ausbreitungsmöglichkeiten in Form terrestrischer Verbindungen signalisieren. So kommt ihnen eine Priorität der Signifikanz paläogeographischer Rekonstruktionen durch folgenden Sachverhalt zu: **Je jünger die fossilen Faunen sind, desto mehr nimmt die Wahrscheinlichkeit auf weitestgehende Vollständigkeit der Überlie-**

ferung der Formentypen gegenüber den älteren amphibischen und reptilischen Tetrapoden oder auch Invertebraten zu. Säugetiere spielen noch vor Niederen Tetrapoden eine bedeutende Rolle als „**sigillum fossilium**“, als fossile Siegel für terrestrische Zusammenhänge.

Auch bei den Mammalia besteht das biostratigraphische Problem darin, daß **Faunengleichheit nicht Zeitgleichheit bedeuten muß, bzw. Faunenungleichheit ist häufig mit Zeitgleichheit anzutreffen (Provinzialisierung).** Folgende Fiktion soll in einer als „**Futurobiogeographische Retrospektive**“ zu bezeichnenden Betrachtungsweise diesen Umstand verdeutlichen:

Versetzt man sich 10 Millionen Jahre in die Zukunft und nimmt die gegenwärtige Säugetierwelt als fossilisiert an, würde man die Säugetiere der Holarktis ins Quartär stellen, also auf 10 Millionen Jahre datieren. Die afrikanische Säugetiergemeinschaft aber stünde an der Wende Mio-/Pliozän, dies entspräche den Siwalik- und Pikermischichten. Bei etwas vorangeschrittener Evolution stünde sie im Pliozän - also würde ihr ein Alter von ca. 15 Millionen Jahren zukommen. Die archaische Monotrematen-Marsupialia-Fauna Australiens entspräche spätmesozoischem Entwicklungsniveau (ca. 65 Mio. Jahre vor heute) - also ca. 75 Millionen Jahre abzüglich 15 Millionen Jahre Weiterentwicklung, das wären immerhin noch 60 Millionen Jahre. Zwischen der Zeiteinstufung der holarktischen und nothogäischen Säugetierwelt könnte sich somit ein stratigraphischer Fehler von ca. 50 Millionen Jahren einschleichen! Eine ähnlich Argumentation findet sich bereits bei ABEL (1921).

Wenn auch dieses Beispiel überspitzt erscheinen mag, zeigt es doch deutlich die Gefahren zeitlicher Parallelisierungen auf. Natürlich engen entsprechende Leitformen solche Fehlerquellen ein, jene gilt es aber zuverlässig auszuweisen. Der heutige Zeitschnitt ist ein Zustand der absoluten Ungleichheit der Säugetierfaunen - ein Höchstmaß an Provinzialisierung. *Homo sapiens* und *Rattus norvegicus* könnten die Rollen von Leitformen spielen - aber wie könnte man sie erkennen? Wäre man nicht eher geneigt, eine Wanderung eines artkonstanten *Homo sapiens* von archaischen zu progressiven Faunenvergesellschaftungen durch die Zeit anzunehmen?

3.2 Paläogeographie, Dinosaurier und frühe Säugetiere

Fast während des gesamten Mesozoikums herrscht in der Verbreitung der Dinosaurier über Nordamerika, Europa, Asien, Afrika und Australien, aber auch durch vereinzelte Funde aus Südamerika, Indien und Antarktika belegt, eine große Einheitlichkeit. Details zur frühmesozoischen (Trias/Unterer Jura) Faunenähnlichkeit sind beispielsweise BRIGGS (1995) zu entnehmen. Erst in der Oberen Kreide setzt eine deutliche Provinzialisierung der Dinosaurier (s. Kap. 3.3.2.1), insbesondere bei den Hadrosauria und Ceratopsida innerhalb der Ornithischia ein (HAUBOLD, 1989). Die

Säugetiere sind im Jura nur sporadisch nachgewiesen und werden erst in der Oberkreide zahlreicher.

Entsprechend der konsequenten phylogenetischen Systematik im Sinne HENNIG (Kladistik) weist z.B. ILLIES (1965) die Placentalia (höhere Säuger) als apomorphe (abgeleitete) Schwestergruppe der plesiomorphen (ursprünglichen) Marsupialia (Beuteltiere) aus, wobei letztere unter Annahme einer transantarktischen und somit spätmesozoischen Arealverknüpfung im Rahmen plattentektonischer Prozesse in die südliche Hemisphäre abgedrängt wurden. Diese Annahme entspricht prinzipiell auch der älteren Verdrängungshypothese nach MATTHEW (1915). SIMPSON (1965) sieht für die klassische A-S-Gruppe (Australien-Südamerika-Gruppe) der Marsupialia eher eine Ausbreitungsrouten über Asien. Tatsächlich kennt man Didelphidae auch aus dem Alttertiär Europas - schon CUVIER wies sie im eozänen Gips von Montmartre in Paris nach - und neuerdings auch aus dem Oligozän Kasachstans und Afrikas mit *Kasserinotherium tunisiensis*. Aus dem Miozän Nordthailands sind ebenfalls Marsupialia (*Siamoperadectes*) (DUCROCQ u.a., 1992) bekannt geworden. Die Position von Südamerika und Afrika in Verbindung mit Australien, Antarktika und Indien als Teile des Urkontinentes Gondwana, läßt jedoch die Südausbreitung wahrscheinlicher erscheinen. Die ältesten Marsupialia entstammen aber der Unterkreide Nordamerikas.

Bei aller Bedeutung der Geschichte der Säugermigration für paläogeographische Aussagen kann man etwas provokativ feststellen, „daß man sich beeilen muß“, anhand fossiler Mammalia paläogeographische Zusammenhänge zu rekonstruieren, ehe neue Funde eine ubiquistische Verbreitung belegen. Beredtes Beispiel, auf das weiter unten nochmals eingegangen wird, ist der Fund des mitteleozänen Ameisenbären *Eurotamandua joresi* aus Messel, der den südamerikanischen Endemismus der Xenarthra im Tertiär vor der Entstehung der pliozänen Panamabrücke widerlegt. Die folgenden Nachweise reißen sich in diese Problematik ein, wobei *Ernanodon antelios* aus dem Jungpaläozän Südchinas ein nicht gesicherter Vertreter der Xenarthra ist (KUHN-SCHNYDER u. RIEBER, 1984). STORCH (1989) zweifelt hingegen nicht an der Zugehörigkeit von *Ernanodon* zu den Xenarthra. Des Weiteren sind einige als altweltliche Notoungulaten angesprochene Formen des Paläozäns Chinas taxonomisch nicht gesichert. Selbstverständlich sind neue Fakten in die paläobiogeographischen Erörterungen entsprechend einzubeziehen und bestehende Hypothesen notfalls zu korrigieren. Im Fall *Eurotamandua* ist eine oberkretazische bis pa-

läozäne transatlantische Ausbreitungsrouten der ancestralen Xenarthra zu fordern, wie es z.B. STORCH (1984 u. 1989) darlegt und von THENIUS (1980) auch für die Platyrrhina und Caviomorpha angenommen wird. Auf diese Möglichkeit weisen auch eozäne Krokodile (*Sebecosuchia*) hin. Der im Zentralatlantik bestehende Ceará-Sierra Leone-Rücken und die im Südatlantik noch vorhandene Rio Grande-Schwelle (Walfischrücken-Region), sind als Rest dieser paläogenen Landbrücke zu werten. Dagegen treten im Mitteleozän von Messel mit *Pholidocerus hassiacus* und *Leptictidium nasutum* autochthone Igelverwandte bzw. archaische Insektenfresser - STORCH (1989) bezeichnet sie als „europäische Oldtimer“- auf.

Im Eozän hatte der Atlantik mit 1800 km erst etwa ein Drittel seiner heutigen Breite. Die Bilder der driftenden Kontinente sind häufig zu stark schematisiert und heutigen Konfigurationen nachempfunden. Gedanklich muß man über längere Zeit inselartige Verbindungen zwischen den aufreißen Kontinenten fordern. Ähnlich äußert sich auch HOFFSTETTER (1980) zur Ausbreitung der Platyrrhina. So weist z.B. Indien während seiner mesozoischen Norddrift immer enge Beziehungen zum afrikanischen Block und Südamerika, mit allerdings nur spärlich nachgewiesenen Dinosauriern auf (HALLAM, 1973 u. LAMBERT, 1993). Eine starke insuläre Isolation Indiens lag offensichtlich nie vor (SAHNI, 1984). Im beginnenden Eozän sind die faunistischen Beziehungen Indiens zum asiatischen Festland sehr eng. Zu Afrika bestehen zumindest nach Funden von Rodentier (Nagetiere) und Pelobatiden (Froschlurche) im Alttertiär keine Beziehungen mehr (HARTENBERGER, 1982). Die Analyse mesozoischer Wirbeltiere Thailands, insbesondere der Nachweis von Stegocephalen (*Cycloptosaurus*), läßt die Annahme zu, daß der südostasiatische Block nicht später als zum Beginn der Oberen Trias mit dem asiatischen Zentralgebiet kollidierte (BUFFETAUT, 1983).

Bei aller großen paläobiogeographischen Signifikanz terrestrischer Säuger oder auch anderer Tetrapoden läßt sich natürlich nicht belegen, ob Landbrücken bei einer Konstanz der Kontinente vorlagen oder Drift der Kontinente im Rahmen plattentektonischer Prozesse stattfand. Letztere Annahme bildet, wie weiter oben bereits dargestellt, den geologisch-geophysikalischen Erklärungshintergrund - die „prima causa“ - der älteren Migrationsgeschichte der Mammalia und Niederen Tetrapoden. Hingegen wurde die jungtertiäre bis pleistozäne Ausbreitung durch die faltentektonischen (Panamabrücke) und klimatologischen, d.h. glazigenen Prozesse (Beringbrücke) kontrolliert. In diesem Zusammenhang schreibt STORCH (1984, S. 227): „Selbstver-

ständig hat sich die paläogeographische Interpretation paläontologischer Befunde im Rahmen der jüngsten Ergebnisse der Plattentektonik zu bewegen. Es ist aber darauf hinzuweisen, daß dieses Konzept vor allem tektonische „first-order phenomena“ verfolgt, d.h. sich mehr auf großräumige Kontinentalbewegungen konzentriert. Daher kann der Wirbeltierpaläontologe hinsichtlich des Wie, Wann und Wo ehemaliger interkontinentaler Landbrücken Priorität über Methoden der Geophysik und Ozeanographie zukommen.“ Dem ist anzumerken, daß zwischenzeitlich zahlreiche Arbeiten tektonischen Kleinstplatten, den sogenannten Terranen, gewidmet sind.

3.3 Paläobiogeographie der Säugetiere

3.3.1 Faunenumbruch und Entfaltung der Säugetiere

Die Säugetiere als höchste Entwicklungsform und letzte Klasse der Vertebrata gehen, wie die Vögel, auf reptilische Vorfahren zurück. Während die Aves, gemeinsam mit den Dinosauriern, Pterosauria und Crocodylia, Derivate der Thecodontia (primitive diapside Reptilien) sind, also zusammen mit diesen und den Squamata (Schuppenechsen) die Unterklasse der Diapsida bilden, gehören die Mammalia als Klasse eigentlich zur Unterklasse der Theromorphae innerhalb der Niederen Tetrapoden nach v. HUENE (1956). Bezüglich des Begriffes „Niedere Tetrapoden“ sei auf Kapitel 4.2.2.1 verwiesen.

Die Säugetiere stehen der Wurzel der Reptilien zusammen mit den anapsiden Schildkröten näher als diese den Squamata und Crocodylia. Die frühere Ableitung der Theromorphae läßt indirekt die Säuger der amphibischen Wurzel näher stehen als den Squamata, Dinosauriern u.a. Reptilien.

So könnte die ältere Vermutung, die auf HUXLEY, HAECKEL, MARSH und andere zurückgeht (vgl. KUHN-SCHNYDER, 1967), daß die Säugetiere nicht von Reptilien, sondern von Amphibien abstammen, in gewisser Hinsicht ihre Berechtigung haben. Als Indiz wurde der gemeinsame Drüsenreichtum der Haut von Amphibien und Säugern im Gegensatz zu den Reptilien angeführt. Die Fähigkeit der Drüsensekretion könnte somit doch ein sehr ursprüngliches Merkmal sein.

Die anapsiden „Cotylosauria“ des Permokarbons sind die Stammform aller höheren Tetrapoden (Kap. 4.2.2.1). Die Tendenz der Öffnung des geschlossenen Schädeldaches (Fenestrierung) von den Anapsida zu den Synapsida mit einem Paar Schläfenöffnungen (Theromorphae, Sauropterygia u.a.) und zu den Diapsida mit zwei Paar Schläfenöffnungen führte zu einer Verbesserung der muskulären (Halsaus-

bildung) und sekretorischen Schädelorganisation. Dieser Trend, der sich paläontologisch nur osteologisch nachweisen läßt, ist in verschiedenen Zweigen der anapsiden Cotylosauria und der bereits synapsiden Pelycosauria nachweisbar. Die Entwicklung der Temporalöffnung des Schädels wird auf verschiedenen Wegen besprochen. Diese und andere Evolutionstendenzen entsprangen einem erhöhten Selektionsdruck, der durch die permokarbonische Eiszeit im Bereich Gondwana und der Präuralenke wirkte. Es würde zu weit führen, die Entfaltung der Therapsida (Säugetiersaurier) als Abkömmlinge der Pelycosauria zu erläutern. Es sei hier nur erwähnt, daß die Therapsiden mit den primitiven Pelycosauriern in der Gattungsanzahl den „Dinosauriern“ (Saurischia und Ornithischia) mit 275 zu 294 Gattungen kaum nachstanden (CARROLL, 1993). Die Radiation der Cotylosaurier, Pelycosaurier und Therapsida ist ein klassisches Beispiel für heterochron verlaufende phylogenetische Trends nach der Watsonschen Regel vom Mosaikmodus der Evolution (Kap. 6.1.1). Die Hauptverbreitungsgebiete der Therapsiden - exakter der bisherige regionale Hauptnachweis - liegen in Südafrika und in der Präuralregion. Neben den untergeordneten Funden aus Nordamerika ist der Nachweis einer zu den Cynodonten gehörenden Gattung (*Procyonosuchus*) aus Korbach (Nordhessen) von großer Bedeutung. Diese Reste aus dem Oberen Perm Deutschlands sind der erste Nachweis eines höheren Therapsiden außerhalb Gondwanas und sind ein weiterer Beleg für die Existenz der Pangäa (WELLNHOFER, 1992a). Der Nachweis von australischen Therapsiden ist dagegen weniger spektakulär (KING, 1983).

Im Verlauf der Trias entstanden aus Unterordnungen der Therapsida, den Cynodontia, Tritylodontia, Bauriamorpha und Ictidosauria die Säugetiere. Insbesondere unter den Ictidosauria sind nach KEMP (1982) - hier als Tritheledontidae bezeichnet - die unmittelbaren Ahnen der Mammalia zu suchen. Unter der Mannigfaltigkeit der organischen Umbildung des Reptils zum Säuger ragt neben der Ausbildung eines sekundären Gaumendaches die osteologische Umgestaltung des Unterkieferskelettes besonders heraus. Auf REICHERT (in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts) geht die Erkenntnis zurück, daß das quadrato-articulare Gelenk der Reptilien zum squamosodentale Gelenk der Säuger wird. Das Quadratum des Schädels und das Articulare des Unterkiefers nebst der Columella der Reptilien werden unter Reduktion der Schädelknochen zu Incus und Malleus des mittleren Ohres, wobei der Unterkiefer nur noch aus dem Dentale besteht. Eine didaktisch überzeugende Vermittlung dieser speziellen Problematik ist z.B. von MENZDORF (1986) gegeben worden.

Als wesentliche Ergänzung zur Entstehung der Säuger sei noch die aus dem 19. Jahrhundert stammende Cope-Osbornsche Trituberkularhypothese erwähnt, die die Herleitung des tribosphenoiden (mehrhöckrigen) Zahnes primitiver Mammalia vom haplodonten (einhöckrigen) Reptilienzahn beinhaltet (vgl. LEHMANN, 1986). Auf die spezifische Terminologie der einzelnen Zahnhöcker mit ihren phylogenetischen Äquivalenzen sei hier verzichtet und auf CARROLL (1993) verwiesen.

Die charakteristische osteologische Umgestaltung der Therapsiden auf dem Wege zu den Säugetieren liegt somit, neben der Entwicklung der Mehrhöckrigkeit der Zähne, in der Umgestaltung des Unterkiefergelenkes.

Obwohl die Organisationshöhe der Säugetiere die der Reptilien bei weitem übertrifft, spielten jene seit ihrem Erscheinen in der Oberen Trias vor 205 Millionen Jahren bis Ende Kreide vor 67 Millionen Jahren keine bedeutende Rolle gegenüber den Reptilien. Diese untergeordnete Rolle muß man in paläoklimatologischen und paläogeographischen Ursachen suchen, durch die die Homöothermie der Mammalia im Mesozoikum keinen Selektionsvorteil darstellte. Möglicherweise bedingte der endgültige Pangäazerfall im Mesozoikum und die damit verbundene Differenzierung des Paläoklimas eine Erhöhung des Selektionsdruckes und der Mutationsrate, die zum Aussterben der Saurier führten. Der Lebensraum wurde für Vögel und Säugetiere frei. Die relativ plötzliche Radiation der Mammalia zu Beginn des Tertiärs weist darauf hin. Die Frage der Polyphyly bzw. Diphylie von Monotremata (Kloakentiere) und Eutheria (Marsupialia = Beuteltiere und Plazentalia = höhere Säuger) soll hier nicht erörtert werden.

Hauptpunkt dieses Faunenumbruches ist die viel diskutierte Hypothese des traditionell als plötzlich definierten Niederganges der Dinosaurier, Flugsaurier, Sauropterygier, Ichthyosaurier und zahlreicher Invertebraten, wodurch angeblich erst der Lebensraum für die Vögel und Säugetiere frei wurde. Im Mittelpunkt steht die Alvarez-Alvarez-Hypothese seit 1980 (ALVAREZ u. ASARO, 1990), die man überspitzt als eine Neuauflage des Cuvierschen Katastrophismus ansehen kann.

Katastrophistische Ideen zur Erdgeschichte lassen sich über CUVIER zurück bereits bei BONNET und WHISTON im 18. bzw. 17. Jahrhundert nachweisen (RIEPEL, 1992). Überhaupt war das Theoriengebäude der Diluvianer ausschließlich von Katastrophen - über die biblischen Auslegungen teilweise hinausgehend - diktiert. Eine Einstellung, die erst durch HUTTON, v. HOFF und LYELL als Wegbereiter der Geologie überwunden wurde. Eine späte Variante des Katastrophismus mit mystischen Aspekten war HÖRBIGERS Welteislehre in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts.

Neben anderen Autoren hat JAEGER (1986) die moderne Hypothese der oberkreatazischen Bolidenextinction mit seinen Worten „ad absurdum“ geführt und als Scheinproblem herausgestellt, unter Bezugnahme auf andere Autoren und eigene Untersuchungen, z.B. an der Iridium-Typuslokalität „Stevens Klint“ in Dänemark. Er schreibt, daß im Zuge der Diskussion eine beeindruckende Litanei - allerdings ist diese diffamierende Wortwahl als überzogen abzulehnen - tödlicher Wirkungen von extraterrestrischen Impakten vorgetragen wird. JAEGER (1986, S. 643) kommt bei seiner Analyse zu folgender Endaussage: „Der Massentod an der K-T-Grenze (Kreide-Tertiär) fand nicht statt!“ Hauptargument der Impactbefürworter ist die hohe Iridiumanreicherung an der KTB (Kreide-Tertiär-Boundary). Bei Stevens Klint ist es der Fischton mit dem 160-fachen über der Norm. Dazu verweist JAEGER auf die wesentlich größeren Mengen an Iridium und Platin im Kupferschiefer des höheren Perms (basaler Zechstein). Nach diesem Vergleich erscheint der Fischton von Stevens Klint als „schwacher Abglanz des permischen Kupferschiefers“ (S. 633). JAEGER hat möglicherweise Recht mit der Annahme, daß viele euxinische Sedimente ähnlich hohe Konzentrationen aufweisen, aber nicht mit einem Impact in Verbindung zu bringen sind. Bezüglich der Kupferschieferablagerung sei aber angemerkt, daß sie etwa zeitgleich mit dem endpermischen (Djulfa-Stufe) Aussterbeereignis ist (s. Kap. 4.2.3). Ob hier aber ein Zusammenhang besteht, bleibt fraglich. Nach RAMPINO und STOTHERS (1988, in LEARY u. RAMPINO, 1990) lassen sich die Massenextinctionen des Dzulfi-an/Guadalupians (Ende Perm) mit dem Zechstein und den Sibirian-Trapps ebenso wie die K/T-Extinction mit den Dekkan-Trapps gut korrelieren (BESSE u.a., 1986).

Allerdings ist JAEGER auch nicht frei von Polemik, wenn er die vielzitierte Aussage, daß kein Landtier schwerer 25 kg die KTB überlebte, mit dem Hinweis auf überlebende, mehrere Meter lange und zentnerschwere Krokodile belegt. Erst wenn eine Art definitiv unterhalb und oberhalb der KTB nachgewiesen würde - was auch bei den Krokodilen nicht der Fall ist - wäre dieser Einwand berechtigt.

SLOAN u.a. (1986) wiesen nach, daß in Montana, Alberta wie Wyoming, neben dem allmählichen Rückgang der Dinosaurier, eine parallele Zunahme primitiver Ungulaten erfolgte. Dem entsprechen auch Nachweise von Condylarthren im Maastricht von Bolivien - eine späte Bestätigung der Ansichten AMEGHINOs aus dem 19. Jahrhundert über die Vergesellschaftung von Dinosauriern und höheren Säugetieren. Weitere Ausführungen sind HAUBOLD (1989) zu entnehmen. **Die in der Literatur weit verbreitete Darstellung der Zeitgleichheit des Aussterbens verschiedenster Tiergruppen Ende Kreide ist eine Fiktion, entstanden aus unzulässiger zeitlicher Raffung und fragwürdiger Korrelation.**

Eine interessante Hypothese vertritt LEWY in jüngster Zeit. Er plädiert für eine direkte Abstammung der gehäuselosen Kraken (Octopoden) und beschalteten *Argonauta* von den Ammoniten (vgl. REHFELD, 1998). Diese schwer beweisbare Ansicht würde bedeuten, daß nur ein Teil der Ammoniten bis Ende Kreide ausgestorben ist.

Am oberkreidezeitlichen Einschlag eines Meteoriten auf Yucatán (Chicxculub-Krater) kann nach neuesten Untersuchungen, u.a. durch Anwendung modernster Radarsysteme in der Raumfähre Endeavour nicht mehr gezweifelt werden (EVANS u.a., 1995). Trotz dieses sich erhärtenden positiven Befundes bleibt der vermutete Zusammenhang zwischen Meteoriteneinschlag, Iridiumanomalie und Massenaussterben fragwürdig.

3.3.2 Faktoren und Muster der Migration

3.3.2.1 Plattentektonik, Eiszeiten und Landbrücken

Die Wanderwege der rezenten Säugerarten sind abhängig von der geographischen und klimatischen Situation, sowie vom Nahrungsangebot und von Konkurrenzdrücken. Die rezente Verbreitung der Säugetiere ist nur aus erdgeschichtlicher Sicht und aus dem Zusammenwirken aller Faktoren heraus erklärbar (THENIUS, 1980). Zwischen Globaltektonik, Vereisungszeiten und Organismenausbreitung bestehen enge Koinzidenzbeziehungen. Der Zerfall der jungpaläozoischen Pangäa führte zwangsläufig zu einer Zerteilung der bestehenden Floren- und Faunengemeinschaften. So sind die heutigen tiergeographischen Regionen, teilweise auf den meso-/känozoischen Zerfall von Gondwana und Laurasia zurückzuführen.

Bestimmte fossile Pflanzen- und Tierformen beweisen den ehemaligen Zusammenhang zwischen den Kontinentalblöcken. So zeigt sich z.B. der ehemals permische Zusammenhang von Südamerika und Afrika in der gemeinsamen permotriadischen *Glossopteris*-Flora der Karrooformation. Auch das Vorkommen der kleinen aquatischen Echse *Mesosaurus* (Abb. 9a) im Perm Brasiliens und Südafrikas, als „sigillum fossilium“, und das der terrestrischen Therapsidengattung *Lystrosaurus* aus der älteren Trias Gondwanas, einschließlich antarktischer Nachweise, macht den Zusammenhang offenkundig. Ein gleichfalls überzeugendes Beispiel in diesem Zusammenhang ist die rezente disjunkte Verbreitung der limnischen Lungenfische *Lepidosiren* in Südamerika, *Protopterus* in Zentralafrika und *Neoceratodus* in Australien (Abb.

9b). Eine didaktische Aufbereitung dieses Sachverhaltes mit der Problematik konvergenter Evolution (s. Kap. 6.4.3) liegt beispielsweise durch KIRSCH (1986) vor.

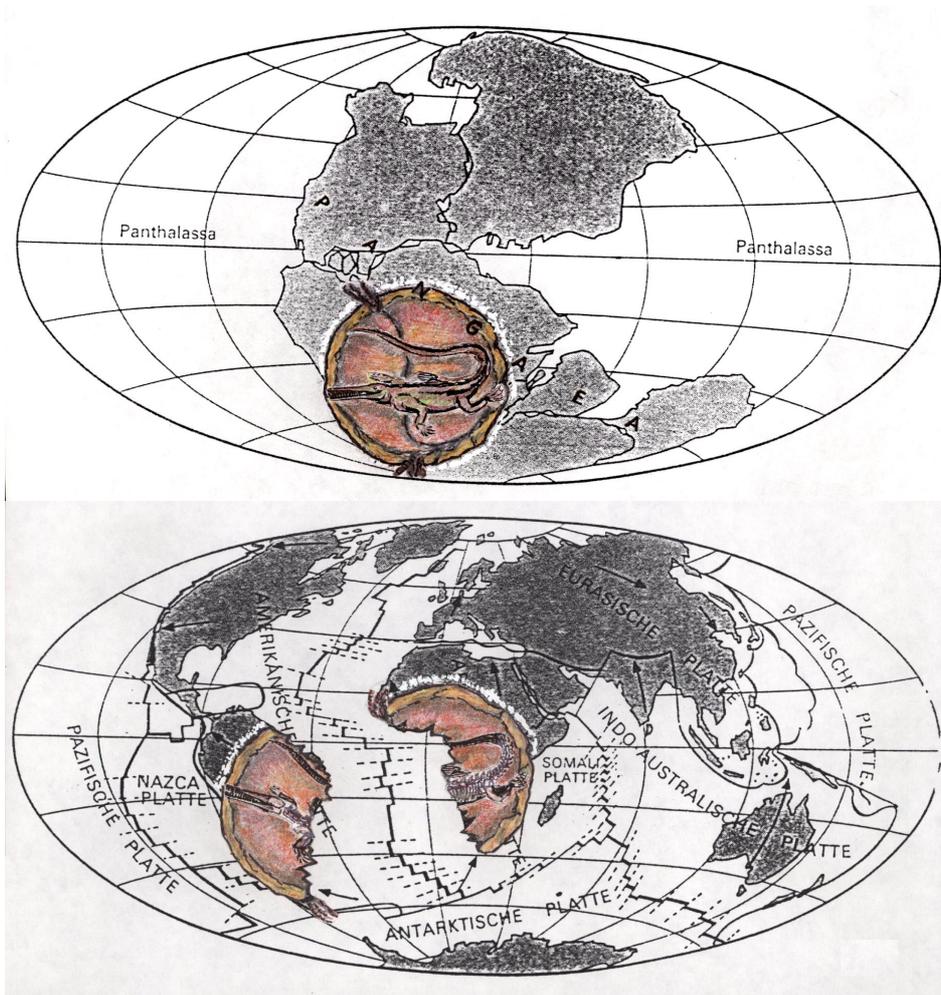


Abb. 9a: Fossilvorkommen der kleinen permischen Echse *Mesosaurus* in Afrika und Südamerika als Beleg ("fossiles Siegel") für das Auseinanderbrechen des Urkontinentes Gondwana

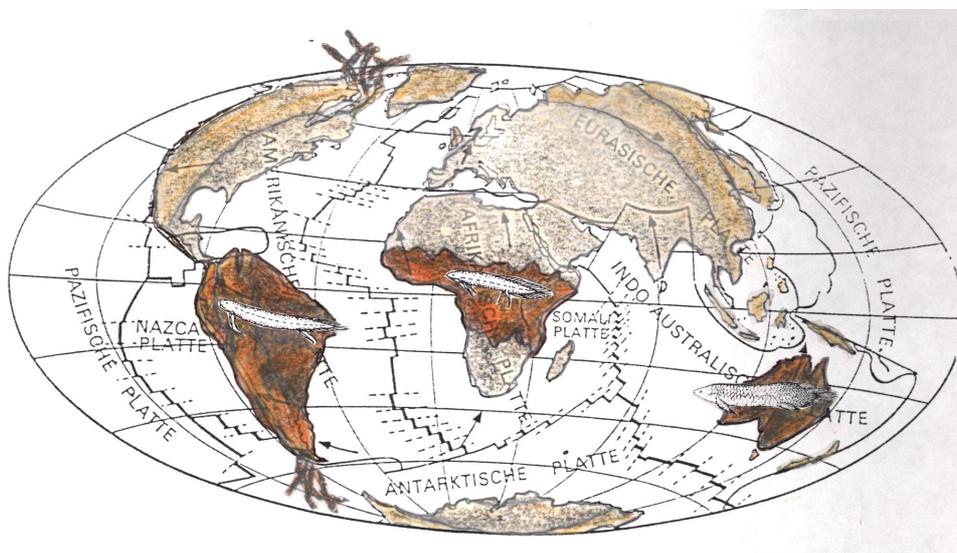


Abb. 9b: Rezente Verbreitung dreier Lungenfischgattungen in Südamerika, Afrika und Australien, gleichfalls als Beleg ("zerbrochenes fossiles Siegel") für Gondwana

Mit den heutigen Säugerassoziationen lassen sich exakte Hinweise zur Geschichte und zeitlichen Fixierung des **Kontinentalzerfalles** geben. So bewirkte die Abtrennung Australiens, daß die Evolution seiner Säugerwelt auf der Organisationshöhe der Oberen Kreide stehen blieb. Ausgangs des Mesozoikums waren die Monotremata (Kloakentiere) und Marsupialia (Beuteltiere) offensichtlich weltweit vertreten. So sind Schnabeltiere im Alttertiär Patagoniens nachgewiesen. Ein einzelner Backenzahn konnte der Gattung *Obdurodon* zugewiesen werden, die aus dem Jungtertiär Südaustraliens bekannt ist und mit dem rezenten Schnabeltier (*Ornithorhynchus*) nah verwandt ist (o.A., 1992). Die Isolation Australiens, bedingt durch den Zerfall Gondwanas, verhinderte das Einwandern der höheren plazentalen Säugetiere (Ausnahmen: Dingo, einige Muriden, Fledermäuse und weiteren Formen in heutiger Zeit). Die Ausbreitungsrouten der Marsupialia verlief zwischen Australien und Südamerika über die, an der Wende Kreide/Tertiär klimatisch günstiger liegende Antarktis. Südamerika nahm bis zum jüngeren Tertiär ebenfalls eine insuläre Position ein. Die Herausbildung der Panamabrücke führte zum teilweisen Aussterben von Beuteltieren und primitiven herbivoren Plazentalia. Gleichfalls bewirkte das Anschweißen von Indien an Eurasia seine Einbeziehung in die Entwicklungsgebiete der höheren Säugetiere.

Daß Klima und Temperatur generell auf die Verbreitung und morphologisch-funktionelle Ausprägung großen Einfluß haben, belegt die Bergmannsche Regel. Danach sind Säugetiere in den kühleren Klimaten größer als in den wärmeren Regionen. Dieser Größengradient erklärt sich aus der Relation von Körpervolumen zur Oberfläche. Kleine Tiere besitzen im Verhältnis ihres Volumens eine relativ große Oberfläche und unterliegen daher einem erhöhten Wärmeaustausch (vgl. SEDLAG u. WEINERT, 1987).

Glazialperioden haben mehrmals den Verlauf der biologischen Evolution beeinflusst. Vereisungsgebiete sind abiotische Areale, deren Gletschervorstöße eine Isolation von Floren- und Faunengemeinschaften bewirkten bzw. Verdrängungseffekte hervorriefen. Glazialzeiten sind Zeiten erhöhten Selektionsdruckes und können zum Erlöschen vieler Arten aber auch zum Entstehen neuer Formen führen.

Die permokarbonische Eiszeit hinterließ deutliche Hinweise in Form von Tilliten und Gletscherspuren in Südafrika und Brasilien, die gleichfalls für den einstigen Zusammenhang Gondwanas im Jungpaläozoikum sprechen. Eine moderne Darstellung der permischen plattentektonischen (paläogeographischen) Konfiguration ist in SCOTE-

SE und LANGFORD (in SCHOLLE u.a., 1995), mit Detailangaben zu den einzelnen Kontinentanteilen und Terranen, enthalten. Die Südhalbkugel mit Gondwana und Teilen von Angaria waren paläoklimatisch und paläobotanisch (*Glossopteris*-Provinz bzw. Angara-Provinz) von den Steinkohlenurwaldprovinzen der Nordhemisphäre isoliert (VAKRAMEEV u.a., 1978). Das ausgeglichene Klima im Mesozoikum führte zu einer Weiterentwicklung der Reptilien, die einen großen Formen- und Artenreichtum hervorbrachten (Rhynchocephalia, Saurischia, Ornithischia, Pterosauria, Aves, Sauropterygia, Ichthyosauria, Lacertilia und Serpentes).

Die pleistozäne Vereisung der letzten 2,3 Millionen Jahre ist in vielen Einzelheiten bekannt. Der Wechsel von Glazial- und Interglazialzeiten bewirkte eine periodische Nord-Süd-Faunenwanderung. Insbesondere die quartären Großsäuger, wie das kaltzeitliche Mammut (*Mammuthus primigenius*) einerseits und der warmzeitliche Waldelefant (*Elephas namadicus* = *Palaeoloxodon antiquus*) andererseits zeigen die klimabedingten Arealverschiebungen dieser Arten unter dem Einfluß der Eisrandlagen. Auch der Halsbandlemming (*Dicrostonyx torquatus*) unter den Kleinsäugetern zeigt als echte Misothermus (Wärmehasser) durch sein Reliktrefugium in Nordnorwegen und durch seine einstige Verbreitung im Weichselglazial Mitteleuropas das damalige Klima auf. Die Bindung großer Wassermassen als Gletschereis führte zur Herausbildung zahlreicher Landbrücken, z.B. zwischen Europa und Afrika bei Gibraltar während der Elstereiszeit, denen eine besonders große Bedeutung für die Wanderwege der Säugetiere zukommt. Für die postglaziale Klimaentwicklung ist die Abtrennung des Tropengürtels durch die Wüstenzonen von den gemäßigten Klimaten für die Ausbreitung der Säugetiere von Bedeutung. Wüstenzonen sind neben Meeresregionen und Gebirgszonen deutliche Migrationsbarrieren.

Von entscheidender Bedeutung für die Ausbreitung der Säugetiere ist und war das Vorhandensein von **Landbrücken**. Bestehende Landbrücken, wie die De-Geer-Route über Ellesmeere Island, Grönland und Spitzbergen rissen bei der vollständigen Herausbildung des Nordatlantiks im Alteozen endgültig ab. Im Jungtertiär bestand in der Thule-Landbrücke über Island und die Färöer-Inseln nach Schottland die zweite Möglichkeit der Verbindung zwischen Nordamerika und Europa. Sehr wichtig für die Wanderroute der Säugetiere im Tertiär und vor allen Dingen im Quartär war die Beringbrücke zwischen Asien und Nordamerika. Zeitweise bestanden Landbrücken zwischen Südeuropa und Nordafrika, wobei Korsika und Sardinien sich am Ende des Alttertiärs vom europäischen Festlandssockel lösten (THENIUS, 1980).

Eine gleichsam verhinderte Landbrücke ist der indomalayische Archipel, der als faunistisches Übergangsgebiet Wallacea zwischen der orientalischen und australischen Region vermittelt. Einzelne Trennlinien (Wallace-, Weber- und Lydekkerlinie) zeigen den sukzessiven Übergang.

Die Entstehung von Landbrücken geht auf zwei globale Einflüsse zurück. So ist die Ausbildung der Panamabrücke und die damit verbundene Orogenese speziell auf die Heraushebung der Kordilleren zurückzuführen, wie schon weiter oben erwähnt. Für den Säugerfaunenaustausch zwischen Nord- und Südamerika war die Entstehung des Isthmus von Panama im ausgehenden Tertiär sehr bedeutungsvoll. Während durch den Konkurrenzdruck einwandernder höherer Placentalia (Kamele, Nabelschweine, Hirsche, Pferde, Tapire, Elefanten, Hasenartige und Raubtiere) die primitiveren endemischen Huftiere (Notoungulaten, Litopterna und Astrapotheria) und Raubbeuteltiere ausstarben, konnten sich andere, wie die Breitnasenaffen und die neuweltlichen Nagetiere, behaupten. Große Zahnarme (Riesenfaultiere und –gürteltiere) sowie kleine Beuteltiere (*Opossum*) haben sich erfolgreich nach Nordamerika ausgebreitet. Erstere starben am Ende des Pleistozäns in Gesamtamerika aus (THENIUS, 1977 u. BRIGGS, 1987). In diesem interessanten Landbrückenfaunenaustausch sieht MAYR (1998) ein über einen relativ kurzen Zeitraum ablaufendes und somit gedanklich nachvollziehbares Experiment der Natur, durch das tiefe Einblicke über das Verhalten von Populationen in neuen ökosystemaren Zusammenhängen gewonnen werden können.

Dagegen entstanden die mediterranen Landbrücken und die Beringbrücke unter dem Einfluß der Glazialperioden im Pleistozän. Die Senkung des Meeresspiegelniveaus durch die Eisbindung des Wassers führte auch zur Heraushebung der Doggerbank, die die britischen Hauptinseln mit dem europäischen Festland verband (RENSCH, 1948). Die Beringbrücke war während des gesamten Pleistozäns auch in den Glazialen, trotz der nördlichen Lage, weitestgehend eisfrei und bot als Kaltsteppengebiet eine ideale Wanderroute für paläarktische und nearktische Säugetiere einschließlich des Menschen. Der Charakter Beringias in den letzten beiden Glazialperioden läßt sich durch zahlreiche botanische Befunde (z.T. pollenanalytisch) aufzeigen. So bestand nur der Nordteil Beringias aus einer Tundra- und Kaltsteppenlandschaft gegenüber der südlicheren Taiga, ähnlich den heutigen Verhältnissen in Sibirien und Alaska (KAHLKE, 1981). Das Holozän zeichnet sich dadurch aus, daß wie in den

Interglazialperioden, viele Landverbindungen wieder im Meer versanken (vgl. Kap. 4.3).

3.3.2.2 Rezente und fossile Verbreitung

Tiergeographische Regionen erscheinen nur im Zeitschnitt konstant, wandeln sich aber im Laufe der Zeit. Jede Zeitepoche zeigt eine charakteristische Anordnung tiergeographischer Regionen. Somit sind tiergeographische Regionen Ausdruck und Ergebnis der geologischen Veränderung der Erdoberfläche und der biologischen Evolution. Die gegenwärtige Einteilung in tiergeographische Regionen basiert auf der Gesamtheit der Tierarten, aber insbesondere auf den Mammalia, die in diesem Rahmen auch nur betrachtet werden. Die nördlichen Regionen der Nearktis und Paläarktis werden aufgrund ihrer Faunenähnlichkeit als Holarktis zusammengefaßt. Der Neotropis wird die Paläotropis gegenübergestellt, die ihrerseits häufig in Äthiopis und Orientalis unterteilt wird. Als weitere eigenständige Regionen kommen noch Australis und die Archinotis hinzu. Übergangsgebiete sind Wüstenregionen, Gebirgsketten und die Region Wallacea (Indonesien), die nur semiseparierende Funktionen besitzen (vgl. THENIUS, 1977 u. MÜLLER, 1980). Pioniere tiergeographischer Gliederungen sind WALLACE und SCLATER im 19. Jahrhundert.

Im Folgenden soll die Säugetierzusammensetzung der einzelnen Regionen in Gegenwart und geologischer Vergangenheit kurz besprochen werden, wobei hier im wesentlichen auf THENIUS (1980) Bezug genommen wird. Moderne Darstellungen historischer biogeographischer Zusammenhänge sind in THENIUS (1980) für Säugetiere und in BRIGGS (1995) als Gesamtdarstellung enthalten.

I. **Australis** (Notogea)

Die Abgrenzung gegenüber der Orientalis ist innerhalb Wallaceas am ehesten durch die Weberlinie (zwischen Celebes und den Molukken) gegeben. Die dominierenden Säuger sind die Monotremata, (*Ornithorhynchus* und *Tachyglossus*) und Marsupialia (z.B. *Macropus*, *Phascolarctos*, *Vombatus*, *Thylacinus* u.a.). Bemerkenswert ist die konvergente Anpassung dieser Beuteltiere an bestimmte Lebensräume entsprechend den Placentalia. Der Dingo, verschiedene Nager und Fledermäuse sowie verwilderte Haustiere sind jüngste Einwanderer als „Inselpringer“ bzw. durch den Menschen eingeschleppt.

In Australien und den benachbarten Inseln Tasmanien, Neuguinea und Neuseeland sind mesozoische und tertiäre Säugetiere kaum belegt. Dagegen kennt man pleistozäne Säugetiere sehr gut. Die Frage der Herkunft der australischen Beuteltiere ist noch nicht ganz geklärt. Gegenüber der Möglichkeit der Ausbreitung über die weiter oben beschriebene Südroute ist auch eine etwaige Südostasienroute nicht gänzlich auszuschließen. Charakteristische pleistozäne

Großbeutler waren das nashorngroße *Diprotodon*, das Riesenkänguruh *Procoptodon* und die Raubbeutler *Thylacinus* und *Thylacoleo*.

II. Neotropis

Südamerika und Westindien sind durch eine Mischung älterer autochthoner Elemente mit jüngeren allochthonen Elementen gekennzeichnet. Erst durch die Herausbildung der Panamabrücke war die Einwanderung nearktischer Arten im Jungtertiär möglich. Autochthone Formen sind die Marsupialia (z.B. *Didelphis* - Beutelratten), die Xenarthra (Gürteltiere, Ameisenbären und Faultiere), die Platyrrhina (Breitnasenaffen) und Caviomorpha unter den Nagern (z.B. *Hydrochoerus* - Wasserschwein und *Cavia porcellus* - Meerschweinchen). Typische nearktische Einwanderer sind u.a.: *Panthera* (Jaguar), *Chrysocyon* (Mähnenwolf), *Lama* und *Tapirus*. Die Platyrrhina und Caviomorpha könnten noch alttertiäre Immigranten per Drift aus Afrika sein.

In Südamerika wurde nach dem Zerfall Gondwanas bis zum Pliozän eine eigenständige Säugetierentwicklung durchlaufen. Mesozoische Säuger sind bis auf das Maastricht (höchste Kreide) wenig bekannt. Beutelraubtiere, wie *Borhyaena* sind im Tertiär neben den Beutelratten vertreten. Die plazentalen Säugetiere sind durch die Ordnungen Litopterna, Notoungulata, Astrapotheria und Xenarthra im Tertiär vorhanden und sterben mit Entstehung der Panamabrücke bis auf Teile der Xenarthra aus. Bemerkenswert ist das gänzliche Fehlen von Raubtieren in Südamerika - bis auf ein paar Raubbeutler - während der Zeit der Isolation Südamerikas. Diese ökologische Lücke wurde durch riesige flugunfähige Raubvögel (z.B. *Phorusrhacos*) ausgefüllt. Mit der Verbindung zu Nordamerika konnten höherentwickelte Huftiere, wie Pferde, Tapire, Kamele und Rüsseltiere (Mastodonten und Elefanten), sowie Raubkatzen der Gattungen *Panthera*, *Puma* und *Smilodon* einwandern. Der größte Teil der endemischen, autochthonen Formen starb damit zu Beginn des Pleistozäns aus. Nur einige Xenarthra (Megatherien und Glyptodonten) und Didelphidae breiteten sich ihrerseits nach Nordamerika aus. Die eigentümliche Huftierwelt Südamerikas zeigt ähnliche Konvergenzen zu den höheren Placentalia wie die Marsupialia zu den Placentalia.

III. Paläotropis

Die Paläotropis unterteilt sich in die Äthiopis und die Orientalis. Afrika bis zum Wüstengürtel der Sahara einschließlich Madagaskar wird als Unterregion zur Äthiopis zusammengefaßt. Als typische Gattungen sind zu nennen: *Manis* (Schuppentier), *Hystrix* (Stacheltier), *Hippopotamus* (Flußpferd), *Giraffa*, *Panthera*, *Papio* (Pavian), *Diceros* (Spitzmaulnashorn), *Loxodonta* (Elefant), *Gorilla*, *Hippotigris* (Zebra), *Orycteropus* (Erdferkel) u.a. Es bestehen enge Beziehungen zur Orientalischen Region. Die Gattung *Manis* der Pholidota und auch die Loris unter den Halbaffen sind für beide Regionen typisch. So ist die rezente ostafrikanische Savannensäugerassoziaton hervorgegangen aus der obermiozänen Sivalikfauna Indiens und der unterpliozänen Pikermifauna Griechenlands und Kretas. Unter dem Druck der Eiszeit wurde diese jungtertiäre Säugerfauna in die Äthiopische Region abgedrängt unter Aufnahme der Paläoendemiten Afrikas.

Die Unterregion Orientalis umfaßt Vorderindien, Malaysia, Indochina, das südliche China, die Philippinen und Indonesien bis zur Wallace- bzw. Weberlinie. Die Grenze zur Paläarktis im chinesischen Raum ist kaum ziehbar. Man bezeichnet dieses Übergangsgebiet als *Ailurus-Ailuropoda*-Faunenregion (Katzenbären und Bambusbären). Typische Gattungen sind: *Rhinoceros*, *Elephas*, *Panthera*, *Bos* (Rind), *Tapirus*, *Hylobates* (Gibbon), *Pongo* (Orang), *Neofelis* (Nebelparder), *Muntjacus* (Muntjakhirsch), *Manis*, *Loris*, *Tarsius* (Koboldmaki) u.a. Bemerkenswert ist die disjunkte Verbreitung der Tapire in der Orientalis und Neotropis. Enge Beziehungen bestehen zur Paläarktis. Die Gattungen *Sus*, *Cervus*, *Bos*, *Panthera*, *Felis*, *Hyaena*, *Rattus* u.a. kommen in der Orientalis und in der Paläarktis vor. Die Gattung *Rattus* ist sogar kosmopolitisch verbreitet.

Die Hauptentfaltung der permotriadischen Therapsiden, als Ahnen der Säugetiere, lag in Afrika. Damit ist Afrika neben Nordamerika und Ostasien ein Entfaltungsgebiet mesozoischer Säugetiere. Im älteren Tertiär lebten in Afrika hauptsächlich primitive Huftiere und primitive Carnivora (Creodontia). Aus eozänen Schichten Ägyptens kennt man die Frühformen der Proboscidea (Rüsseltiere), Sirenia (Seekühe), Hyracoidea (Klippschliefer) und die bereits im Eozän wieder ausgestorbenen Embrithopoda (*Arsinotherium*). Alle vier Ordnungen bilden eine phylogenetische Einheit. Außerdem sind frühe catarrhine Affen bekannt (*Parapithecus*, *Propliopithecus*). Das Jungtertiär ist an Formen reichhaltiger. Die Nagetiere nehmen zu, die Primaten werden durch die Anthropomorpha bereichert (*Proconsul*, *Dryopithecus*), und die Proboscidea haben sich weiter entwickelt (*Gomphotherium*, *Dinotherium*). Einwanderer aus Eurasien sind die Hipparionen (Dreizehenpferde) und urtümlichen Chalicotherien. Im Pleistozän werden die tertiären Arten mehr und mehr verdrängt. Die Gattungen *Loxodonta* und *Elephas* unter den Proboscidea lösten die Mastodonten und Dinotherien ab. Die Hipparionen und Chalicotherien sterben ebenfalls aus. Heutige dominierende Savannenformen sind die Zebras (*Equus (Hippotigris)*) und die Gnus. An die Stelle der Säbelzahnkatze (*Meganterion*) tritt der Löwe (*Panthera leo*).

IV. Paläarktis

Die Paläarktis umfaßt Europa, die Atlasregion Afrikas und den größten Teil Asiens. Die Meeresregionen und Gebirgsketten sind trennende Elemente zu den benachbarten Regionen. Dagegen sind die Sahara und auch Südchina Übergangsgebiete. Die Paläarktis ist wie die Nearktis ein Teilgebiet der Holarktis. Zwar umfaßt die Holarktis heute kein einheitliches Territorium mehr, aber die faunistischen Gemeinsamkeiten beider Teilgebiete zeigen die verbindende Wirkung der De-Geer-Route im ältesten Tertiär und der Beringbrücke im Jungtertiär und Pleistozän. Dagegen bildete im älteren Tertiär die Turgaistraße mit ihrer nördlichen Fortsetzung dem Obikmeer eine Faunenbarriere zwischen Europa und Asien. Typische Gattungen der Paläarktis sind: *Talpa* (Maulwurf), *Eri-naceus* (Igel), *Cricetus* (Hamster), *Lepus* (Hase), *Vulpes* (Fuchs), *Felis* (Katze), *Canis* (Wolf), *Capreolus* (Reh), *Alces* (Elch), *Camelus* (Kamel), *Equus* (Pferd), *Sus* (Schwein), *Panthera* (Großkatze), *Macaca* (Meerkatze) u.a. Viele Arten sind gemeinsam in der Nearktis und Paläarktis vertreten. Die Camelidae sind nearktischen Ursprungs und im Pleistozän außer in die Paläarktis auch in die Neotropis eingewandert (*Lama*).

Eurasien lieferte die bisher geologisch ältesten Säugetierreste. Aus der Mongolei sind besonders zahlreiche mesozoische Mammalia bekannt geworden. Im

Alttertiär lebten, bedingt durch die De-Geer-Route, in Nordamerika und Eurasien Vertreter der Condylarthra (*Andrewsarchus*, *Phenacodus*), Amblypoden und Creodontier. Der riesenhafte *Andrewsarchus* könnte auch ein Vertreter der Creodontier sein und wird in die entfernte Vorfahrenreihe der Wale (Cetacea) gestellt. Die Primaten sind durch *Adapis* und die Rodentier z.B. durch *Paramys* vertreten. Die Unpaarhufer sind im unteren Eozän mit der Gattung *Hyracotherium* sowohl in Nordamerika als auch in Eurasien vorhanden. Der Abriß der De-Geer-Route im mittleren Eozän, bedingt durch die Öffnung des Nordatlantiks, führte zur zeitweisen Trennung Eurasiens von Nordamerika.

Der Nachweis des aus Messel stammenden mitteleozänen Ameisenbären *Eurotamandua* belegt paläogeographische Migrationsmöglichkeiten von Südamerika über Afrika nach Europa. Andererseits weist das ebenfalls aus Messel bekannte Schuppentier *Eomanis* auf frühe paläobiogeographische Beziehungen zum afroindischen Gondwanablock hin. Die rezente Gattung *Manis* ist in der Äthiopis und Orientalis verbreitet (STORCH, 1989). Die Xenarthra, zu denen die Ameisenbären gehören sind rezent nur aus der Neotropis bekannt.

Vorderindien wurde im Alttertiär unter Auffaltung des Himalajas mit Asien zusammengeschweißt und gehört seitdem auch faunistisch zu Eurasien. Im Oligozän wurde Eurasien bereichert durch Titanotherien, Chalicotherien, riesige Nashörner (*Indricotherium*) und primitive Tapire. Im Jungtertiär waren Eurasien und Nordamerika durch die Beringbrücke teilweise verbunden. In Eurasien dominierten Mastodonten und Dinotherien, die Gattungen *Rhinozeros*, *Dicerorhinus* und *Hipparion*, diverse Paarhufer (z.B. Kurzhalsgiraffen - *Helladotherium*) und modernere Carnivoren. Typische Vertreter des Pleistozäns waren: *Mammuthus*, *Elephas*, *Stegodon* (alles Proboscidea), *Coelodonta* (Fellnashorn), *Bison*, *Bos*, *Sivatherium* (Hirschgiraffe), *Equus*, *Megaloceros* (Riesenhirsch), *Rangifer*, *Panthera*, *Acinonyx* (Gepard), *Canis*, *Lepus*, *Trogontherium* (Riesebiber), *Pongo* u.a. Die Differenzierung dieser pleistozänen Säugerfauna wurde durch den Wechsel von Glazial- und Interglazialzeiten hervorgerufen.

V. Nearktis

Die Nearktis wird häufig mit der Paläarktis zur Holarktis zusammengefaßt. Dieses resultiert aus den engen faunistischen Gemeinsamkeiten, die seit dem Tertiär bestehen. Das Pleistozän führte durch das zeitweise Bestehen der Beringbrücke zu einer noch engeren faunistischen Verschmelzung mit der Paläarktis. Typische asiatische Einwanderer in die Nearktis (Nordamerika) sind: *Ovibos* (Moschusochse), *Rangifer* (Ren), *Cervus* (Hirsch), *Ovis* (Schaf), *Bison* und *Lynx*. Holarktische Arten sind *Castor fiber* (Biber) und *Ursus arctos* (Braunbär). Die Art *Bison bison* ist in Nordamerika (Bison) und Europa (Wisent) disjunkt verbreitet. Neotropische Gattungen der Nearktis sind *Didelphis* (Beutelratte) und *Dasybus* (Gürteltier).

Nordamerika lieferte die reichhaltigste fossile Säugerfauna. Die Beziehungen zu Eurasien sind seit Beginn des Tertiärs relativ eng. Mesozoische Säuger sind erst seit der Oberkreide gut belegt. Das Paläozän beginnt mit einer Fülle von Säugerformen. Vor allen Dingen die Stammformen der Huftiere - die Condylarthra und die Stammformen der Raubtiere - die Creodontia verleihen diesem Zeitabschnitt sein Gepräge. Im Eozän und Oligozän kommen die großen Amblypoden (*Coryphodon* und *Uintatherium*) und Titanotherien (*Brontotherium*) hinzu. Bedeutungsvoll für Nordamerika ist die Entfaltung der Unpaarhufer (Perissodactyla). Zu dieser Ordnung zählen die Titanotheria, Equidea, Tapiro-morpha und Ceratomorpha. Die Primaten sind durch den Halbaffen *Notharctus*

vertreten. Die Kamele, die zu den Artiodactyla (Paarhufer) gehören, haben sich ebenfalls in Nordamerika entwickelt. Das Jungtertiär und das Pleistozän sind gekennzeichnet durch die Einwanderung der Proboscidea (Mastodonten und Elefanten), höheren Artiodactyla und Carnivora aus Eurasien. Die letztgenannten Raubtiere wurden durch die Gattungen *Canis*, *Smilodon*, *Panthera* u.a. vertreten. Pleistozäne Einwanderer aus Südamerika sind große Xenarthra, wie *Megatherium* und *Chlamydotherium*. Menschenaffen haben Nordamerika anscheinend nie erreicht.

VI. Archinotis

Diese, die Antarktis umfassende Tierregion ist für terrestrische Säugetiere rezent lebensfeindlich. Ihre Rolle im Zusammenhang mit Gondwana wurde weiter oben behandelt. Mit *Polydolopus* ist in Antarktika der erste mesozoische Landsäuger nachgewiesen. Interessant ist auch der erste Nachweis eines tertiären Beuteltieres (WOODBURNE u. ZINSMEISTER, 1982).

3.3.2.3 Ausgewählte Beispiele

Die Monotremata und Marsupialia wurden bereits in den Kapiteln 3.2 und 3.3.2.1 ausreichend behandelt. Mit der Wende Kreide/Tertiär erschienen „explosionsartig“ fast alle Ordnungen der Placentalia. Die Insectivora (Insektenfresser) stehen der Wurzel aller höheren Säuger am nächsten. Ihre engsten Verwandten sind die Dermoptera (Pelzflatterer), Chiroptera (Fledermäuse), Rodentia (Nager), Lagomorpha (Hasenartige) und Primaten (Herrentiere). Seit ihrem Erscheinen haben sich diese Ordnungen fast alle weltweit ausgebreitet, mit Ausnahme der nur orientalischen Dermoptera. Die Rodentia sind mit über 2 000 Arten gefolgt von den Chiroptera, Artiodactyla (Paarhufer) und den Primaten (insbesondere mit *Homo sapiens*) gegenwärtig die erfolgreichste Säugerordnung.

Nach THENIUS (1980) gelten die Ausbildung der Greifhand - ein Primitivmerkmal - und der Trend zum stereoskopischen Sehen als Schlüsselmerkmale der **Primaten**. Die rezente Verbreitung der Lemuriformes (Madagaskar und Komoren), Lorisiformes (Afrika und Südostasien) und Tarsiiformes (Südostasien) gab in der Vergangenheit Anlaß, tiergeographisch den hypothetischen Urkontinent Lemuria zu fordern. Die Disjunktion der Lorisiformes ist jedoch auf ihre jungtertiäre Ausbreitung von Afrika nach Asien zurückzuführen. Zur Erklärung der Wanderroute ist ein Kontinent Lemuria nicht erforderlich und plattentektonisch nicht zu belegen. Die Beschränkung der Platyrrhina (Breitnasenaffen) auf die Neotropis und der Catarrhina (Schmalnasenaffen) auf die Alte Welt weist auf die frühzeitige Isolation der tropischen Regionen

voneinander seit dem Fröhertiär hin. So haben die Pongidae (Menschenaffen) anscheinend nie Amerika erreicht. Der Bereich der Beringbrücke wies Wende Tertiär/Quartär klimatologisch zu ungünstige Verhältnisse auf. Erst der Mensch konnte vor ca. 25000 bis 40000 Jahren im Rahmen der holarktischen Faunenausbreitung amerikanischen Boden erstmals betreten.

Die Problematik dieser älteren Datierungen und die topographischen Möglichkeiten der Einwanderung via Beringia im Verlauf des Wisconsin-Glazials sind z.B. LINDING (1972) zu entnehmen. Die jungpaläolithischen nordamerikanischen Technokomplexe von Clovis und Folsom haben lediglich ein Alter von 9.900 bis 11.600 Jahren BP. (NILSSON, 1983).

Angehörige der **Xenarthra** (Zahname) waren bisher nur aus der Neuen Welt bekannt. Der schon genannte Fund eines Ameisenbären (*Eurotamandua*) im Mittleren Eozän von Messel war eine paläobiogeographische Überraschung. Die auf südamerikanischen Boden entstandenen Xenarthra breiteten sich mit Riesenformen (*Glyptodon*, *Doedicurus*, *Myiodon*, *Megatherium* u.a.) seit der Entstehung der Panamabrücke nach Nordamerika aus. Ob die paläotropischen Schuppentiere mit den neotropischen Xenarthra eine enge phylogenetische Einheit bilden ist fraglich und kann in diesem Rahmen nicht näher erläutert werden.

Die **Carnivora** (Raubtiere) gehen in ihren Anfängen auf das früheste Tertiär zurück. Die Creodonta (Urraubtiere) besaßen gegenüber den modernen Landraubtieren ein andersartiges Brechscherengebiss. Den Fissipedia (Landraubtieren) werden die Pinnipedia (Robben) gegenübergestellt. Innerhalb der Fissipedia sind die Gruppen der Aeluroidea (katzenartigen Raubtiere) und Arctoidea (hundartigen Raubtiere) zu unterscheiden. Die Verbreitung der Creodontia im Alttertiär war weltweit. Mit den Miaciden traten die Fissipedia im Paläozän Nordamerikas erstmals auf. Die von den Miaciden abzuleitenden Familien hatten verschiedene Entstehungsgebiete, aus denen sie sich entsprechend der möglichen Routen ausbreiteten. Als Beispiel sei die Gattung *Panthera* angeführt. „Das Entstehungszentrum der Pantherkatzen ist das asiatische Festland, von wo aus Leopard und Löwe nach Europa und Afrika, Löwe und der Jaguarstamm über die Beringbrücke nach Nordamerika, letzterer auch nach Südamerika gelangten“ (THENIUS, 1980, S. 251). Die interessanten phylogenetischen- und Ausbreitungsbeziehungen der Pantherinae, speziell der Löwen, in der gesamten Holarktis des Pleistozäns, sind HEMMER (1966) und SCHÜTT u. HEMMER (1978) zu entnehmen. Der rezente, mit kleinerer Mähne ausgestattete indische Löwe könnte als Restpopulation des eiszeitlichen bis holozänen *Panthera leo spe-*

laea angesehen werden. Somit liegt hier ein Restareal des ehemals geschlossenen holarktischen Verbreitungsgebietes des Höhlenlöwen vor.

Die Verbreitungsgeschichte der **Cetacea** (Wale) unterliegt anderen Gesichtspunkten als die der Landsäugetiere und soll deshalb nicht erörtert werden. Die primitiven Archaeoceti des Alttertiärs Pakistans und Ägyptens führen im Miozän zur Aufspaltung in Odontoceti und Mysticoceti. Fossile, den heutigen nahestehenden Formen, häufen sich im Miozän z.B. Schleswig-Holsteins (Groß Pampau), Dänemarks (Südjylland) und Amerikas (Maryland). Phylogenetisch bestehen zwischen den Walen und den Paarhufern enge Beziehungen.

Diese Ansicht wird durch DNA-Sequenzierung erhärtet (LEWIN, 1998). Die ältere Ansicht von einer Verwandtschaft mit den Raubtieren geht auf DARWIN zurück und ist obsolet.

Die erfolgreichsten Huftiere der Gegenwart sind die **Artiodactyla** (Paarhufer). Wie die Unpaarhufer und Raubtiere sind sie frühtertiäre Abkömmlinge der Condylarthra (Urhuftiere). Das Entstehungsgebiet ist im Paläozän, im damals noch weitestgehend einheitlichem Nordamerika und Eurasien zu suchen. Die Ursprungsgebiete der einzelnen Familien sind auch hier sehr verschieden. So hat sich die Gattung *Hippopotamus* im Pleistozän von Afrika über Südosteuropa bis nach England ausgebreitet. Dieses ist ein Beispiel für die außerordentlich günstigen klimatischen Bedingungen in den Interglazialen. Die im Jungtertiär Nordamerikas entstandenen Kamele breiteten sich Wende Tertiär/Quartär über die Beringbrücke nach Eurasien und über die Panamabrücke nach Südamerika aus, wobei sie im Verlauf des frühen Holozäns im Ursprungsgebiet ausstarben. Die Pecora (Wiederkäuer) sind die artenreichste Artiodactylengruppe und sowohl in den tropischen Regionen, als auch in der Holarktis vertreten. Mit der Gattung *Okapia* innerhalb der Giraffen existiert rezent in Afrika eine jungtertiäre südosteuropäische Primitivform. Die Hirsche haben ihren Evolutionszenit bereits überschritten. Die Radiation eines Teiles der Bovinae (Rinder) erfolgte erst unter dem Druck der pleistozänen Vereisung.

Die **Perissodactyla** (Unpaarhufer) ist die mit am besten fossil belegte Säugetierordnung. Gegliedert wird sie in Hippomorpha (Pferdeartige), Ceratomorpha (Nashörner und Tapire) und in die nur fossilen Titanotheria und Ancylopoda. Ihre stammesgeschichtliche Blüte erlangten die Unpaarhufer im Paläogen. Die ältesten Formen kennt man aus dem untersten Eozän von Nordamerika. Sie breiteten sich von Nordamerika in mehreren Wellen über die gesamte terrestrische Erdoberfläche (mit Aus-

nahme von Australien und Antarktika) aus. Die Nashörner sind rezent durch fünf Arten, die sich auf vier Gattungen verteilen, in Afrika und in Süd- bzw. Südostasien nur noch teilweise in Restpopulationen verbreitet. Bemerkenswert ist die deutliche rezente Disjunktion der Tapire in Südamerika und Indien. Stellvertretend für alle Perisodactyla sollen hier die Pferde in ihrer phylogenetischen Entwicklung und Ausbreitung betrachtet werden. Die Gesamtevolution verlief vom kleinen vier- bzw. dreizehigen *Hyracotherium* bis zum einzeihigen „Ganzpferd“ des Pleistozäns. Übergangsformen sind die Mehrzehenpferde der Gattungen *Orohippus*, *Epihippus*, *Mesohippus*, *Miohippus*, *Merychippus* und deren Abkömmlinge *Anchitherium* und *Hipparion*. Das Einzehenstadium wird mit der Gattung *Pliohippus* erlangt. Neben der Reduktion der Zehenanzahl geht eine phylogenetische Größenzunahme einher. Außerdem war damit auch ein Übergang von der Laubnahrung zur Grasnahrung verbunden. Die brachyodonten Backenzähne der frühen Buschschlüpfer bildeten sich zu hypsodonten Backenzähnen der späteren Steppenformen um. Die lückenlose Stammesreihe vom Unteren Eozän bis zum Pleistozän kennt man aus Nordamerika. Die Urform *Hyracotherium* war im frühen Paläogen noch in Nordamerika und Europa vertreten - ein Hinweis auf das Vorhandensein der De-Geer-Brücke. Der Abriß dieser Brücke bewirkte die eigenständige Weiterentwicklung in Nordamerika und die Entwicklung der tapirähnlichen Palaeotherien in Europa. Die großen Waldpferde der Gattung *Anchitherium* (Abkömmling der nordamerikanischen *Miohippus*-Linie) ist eine Form, die im ältesten Miozän über die erstmals entstandene Beringbrücke nach Eurasien gelangte. Das periodische Ab- und Auftauchen der Beringbrücke zeigt sich darin, daß Wende Miozän/Pliozän ein zweiter Pferdestamm mit *Hypohippus* von Amerika nach Eurasien gelangte. Im Pliozän folgten dann noch die dreizehigen Steppenpferde (Hipparionen), die sich erfolgreich bis nach Afrika ausbreiteten. Die Evolution der Pferde in Nordamerika führte schließlich zur Entstehung der Gattung *Equus*. Vorher wanderten mit der Herausbildung der Panamabrücke erstmals Pferde (*Hippidion*-Gruppe) nach Südamerika ein. Die Gattung *Equus* besiedelte von Nordamerika aus Südamerika und zusätzlich die gesamte Alte Welt mit den Untergattungen *Asinus* (Esel) und *Hippotigris* (Zebra). Noch vor Ankunft der ersten Menschen in Amerika waren die Pferde in der Neuen Welt ausgestorben. **Der Stammbaum der Pferde ist ein Musterbeispiel dafür, wie man anhand fossiler Belege die Entwicklungszentren und die paläogeographischen Zusammenhänge aufdecken kann, obwohl die rezente Verbreitung einen anderen Schluß erwarten ließe.** Eine gänz-

lich andere Sichtweise der Pferdeevolution, die im Kapitel 6.4.1 dargelegt wird, vermittelt GOULD (1998). Entsprechend der traditionellen Interpretation, des zum phylogenetischen Paradigma erhobenen Pferdestammbaumes, legt MAISEL (1986) eine didaktische Aufbereitung vor.

Die **Proboscidea** (Rüsseltiere) sind die letzte hier zu erläuternde bedeutende Ordnung der Mammalia. Sie gehen wie die anderen Huftiere auf die paläozänen Condylarthra zurück. Frühformen, wie *Moeritherium* und *Numidotherium* aus dem Oberen Eozän Ägyptens bzw. aus dem Unteren Eozän Algeriens zeigen die nahe Verwandtschaft zu den Sirenia und Hyracoidea (s. CARROLL, 1993). Fossil sind die Proboscidea ähnlich wie die Perissodactyla sehr gut belegt. Die zentrale Linie zu den heutigen Gattungen *Elephas* und *Loxodonta* verläuft über die tertiären Mastodonten, die u.a. noch über zwei Paar Stoßzähne verfügten. Eigentümliche Nebenformen sind die mit einer stark verlängerten Unterkiefersymphyse ausgestatteten Schaufelzähler (z.B. *Platybelodon*). Ein aberranter Zweig der Proboscidea sind die Dinotherien, die nur Unterkieferstoßzähne besaßen. Ende Tertiär entstanden aus den Gomphotheriidae die echten Elefanten, deren Extremform das kälteangepaßte Mammut der Glazialzeiten war. Auch die Verbreitungsgeschichte der Rüsseltiere läßt sich gut belegen. Im Alttertiär verließen die Proboscidea ihr Entstehungszentrum Nordafrika noch nicht. Im Jungtertiär breiteten sich dagegen die Mastodonten bis Nordamerika aus und gelangten im Pleistozän über die Panamabrücke nach Südamerika, wo sie als Hochgebirgstiere (*Cuvieronius*) noch in historischer Zeit von Menschen gejagt wurden. Rüsseltiere lebten in Amerika also noch zu Zeiten des Menschen, während die Pferde bereits ausgestorben waren. Unter der irreführenden Bezeichnung „*Mammut*“ *americanus* lebte eine Spätform der Mastodonten bis in das frühe Holozän Nordamerikas (THENIUS, 1980). Gegenüber den Mastodonten sind die Dinotherien über Afrika, Europa und Südasien nicht weiter hinausgekommen. Die echten Elefanten, deren Ursprungsgebiet Afrika ist, breiteten sich ebenfalls über die Beringbrücke in mehreren Wellen nach Nordamerika und eventuell sogar bis nach Guyana (*Mammuthus*) aus. Nach THENIUS (1980) ist die Herkunft eines Zahnes von *Mammuthus columbi* aus Guyana nicht gesichert. Eine Immigration der Elephantiden im Pleistozän nach Südamerika ist jedoch nicht auszuschließen. Die Dinotherien wurden im Pleistozän in Afrika von den echten Elefanten endgültig verdrängt. Die Mammutreihe mit *Mammuthus subplanifrons*, *M. africanavus*, *M. meridionalis*, *M. armeniacus* (= *Parelephas trogontherii*) und *M. columbi* sowie *M. imperator* (Nordamerika) gipfelte mit *M. primi-*

genius (Eurasien und Nordamerika) in den typischen Kaltzeittieren der Hochglazialzeiten (MAGLIO, 1973). In den Interglazialen Europas wurde das Mammut durch den Waldelefant (*Elephas namadicus* = *Palaeoloxodon antiquus*) vertreten. Abkömmlinge der letzteren Art lebten als Zwergformen auf den Mittelmeerinseln.

Die Problematik der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere ließ sich nur in dieser gedrängten Form umreißen.

Grundsätzlich zeigt sich, wie entscheidend die jeweiligen paläogeographischen Situationen für die möglichen Wanderwege waren. Trotzdem unterlag die Ausbreitung der einzelnen Säugergruppen komplexerem Geschehen, das sich nur aus dem ökologischen Gesamtzusammenhang erklären läßt.

Für die Verbreitung der Säugetiere im Mesozoikum und im ältesten Tertiär besaß die Drift der Kontinente die größere Bedeutung, da das endgültige Aufreißen der Pangäa den ehemaligen zusammenhängenden Besiedlungsraum zerstörte. Die Sonderentwicklung der Säugerwelt Australiens und Südamerikas ist nur so erklärbar. Landbrücken, die orogenetisch oder durch den Einfluß der pleistozänen Vereisung entstanden, bestimmten den Faunenaustausch im Jungtertiär und im Quartär. Die relativ kurze Zeitspanne des Känozoikum und die nahe Verwandtschaft zu den rezenten Arten ermöglicht eine weitgehend objektive Beurteilung der Mammaliaevolution und bietet damit eine erhöhte Sicherheit bei der Erfassung paläogeographischer Zusammenhänge.

Etliche Fragen müssen offen bleiben, z.B.: Warum folgte das Fellnashorn (*Coelodonta antiquitatis*) nicht dem Mammut nach Alaska? Sind Megatherien und Glyptodonten nach Asien eingewandert? Wie sieht die Verbreitungsgeschichte der Frühformen des Menschen aus? Auch taxonomische Stellungen untereinander, wie die ungeklärte Beziehung der Pholidota zu den Xenarthra könnten Aufschluß über die vergangene Anordnung der Besiedlungsgebiete geben. Verhaltensweisen (Herdentrieb u.a.) rezenter Säuger könnten in ihrer Analyse ebenfalls Rückschlüsse auf das Verhalten verwandter fossiler Arten geben, so werden z.B. rezente Elefanten durch Dürreperioden gezwungen, große Wanderungen vorzunehmen (vgl. Kap. 4.3.2). Auch paläobotanische Befunde geben wesentliche Hinweise. Die Ausbreitung der Süßgräser im Jungtertiär ermöglichte die Entwicklung von Steppenhufftieren, z.B. einzeihiger Pferde.

Bei all diesen Fragen muß man aber das Problem der Überlieferungslücken von Fossilien bedenken. Neufunde könnten bestehende Vorstellungen wesent-

lich revidieren. Grundsätzlich besteht die triviale Regel, daß, je jünger die fossilen Faunen sind, die Wahrscheinlichkeit auf weitgehendere Vollständigkeit der Überlieferung der Formentypen zunimmt (s. Kap. 6.3).

3.4 Darstellungsmethodik der Verbreitungsgeschichte

3.4.1 Rezente und fossile Verbreitung der Amphibien

Amphibien haben aufgrund ihrer Physiologie eine enge Bindung an limnische Räume und sind bis auf Ausnahmen extrem misohalin (salzhassend). Ihre spezifische ökologische Valenz und ihre geringe Vagilität (Fähigkeit von Organismen, die Grenzen eines Biotops zu überschreiten) prädestinieren sie für die Rekonstruktion paläogeographischer Zusammenhänge, insbesondere zur Beurteilung der permotriadischen Pangäa.

Bei gegenwärtig 436 Gattungen sind von **fast 5000 rezenten Amphibienarten** 4371 Froschlurch-, 436 Schwanzlurch- und 136 Blindwühlenarten (HOFRICHTER u.a., 1998), sowie 377 fossile Amphibiengattungen bekannt (CARROLL, 1993). Es ist bemerkenswert, daß die Amphibien unter den Landwirbeltieren in der rezenten Artenzahl sogar die Säugetiere übertreffen und der fossile Gattungsumfang größer als bei den Dinosauriern ist.

Aus der geringen Vagilität der Amphibien ergibt sich die Aussage, daß ein Zusammenhang zwischen systematischer Zugehörigkeit und territorialer Verbreitung zu erwarten ist. Um diese eventuelle Beziehung zu verdeutlichen, besteht der erste analytische Schritt in der graphischen Darstellung der rezenten Gruppen. **Abbildung 10** enthält die **rezente Amphibienverbreitung**. Von den drei Ordnungen der Lissamphibia sind die **Gymnophiona** (Blindwühlen) ausschließlich tropisch disjunkt verbreitet. Dagegen dominieren die **Caudata** (Urodela/Schwanzlurche) in der nördlichen Hemisphäre. Nur die Gattung *Bolitoglossa* (Schleuderzungensalamander) kommt im nördlichen tropischen Südamerika vor (vgl. MÜLLER, 1980). Den größten Artenreichtum besitzt diese Ordnung in der Holarktis. Innerhalb der Unterordnung **Cryptobranchoidea** sind die Hynobiidae (Winkelzahnmolche) auf Asien beschränkt und die Cryptobranchoidea (Riesensalamander) disjunkt in Ostasien und Nordamerika verbreitet. Die Unterordnung **Sirenoidea** (Armmolche) ist nur aus Nordamerika bekannt. Innerhalb der dritten Unterordnung **Salamandroidea** sind die Amphiumidae (Aalmolche) ebenfalls nur auf Nordamerika beschränkt. Hingegen ist die artenreiche

Kernfamilie der Salamandridae (Salamander und Molche) in der gesamten Holarktis einschließlich Nordafrika und in der Orientalis verbreitet. Die neotenischen (Paedomorphose) Proteidae (Olme) weisen eine nordamerikanisch-europäische Disjunktion auf. Die gleiche Disjunktion - mit nur einer europäischen Gattung - zeigt die Verbreitung der Plethodontidae (lungenlosen Salamander) zuzüglich der neotropischen Gattung *Bolitoglossa* im Gegensatz zu den rein nearktischen Ambystomatidae, wobei beide Familien in der Unterordnung **Ambystomatoidea** zusammengefaßt werden (vgl. REMANE u.a., 1986).

Eine im wesentlichen kosmopolitische Verbreitung zeigen hingegen die Anura (Salienta/Froschlurche). Ihre hohe Diversität mit über 4000 Arten weist sie als erfolgreichste Amphibienordnung aus. **Im Gegensatz zu den Urodelen liegt ihr Verbreitungsschwerpunkt im tropischen Bereich** und unterliegt in den einzelnen systematischen Kategorien ebenfalls unterschiedlichsten Endemismen bzw. Disjunktionen. Die primitive Unterordnung der **Amphicoela** ist mit den Ascaphidae in Nordamerika und den Leiopelmatidae in Neuseeland verbreitet. Eine tropische Disjunktion weisen die **Aglossa** mit *Pipa* (Wabenkröte) in Südamerika und *Xenopus* (Kralenfrosch) in Afrika auf, wobei *Xenopus* fossil auch in Südamerika nachgewiesen ist (CARROLL, 1993). Die **Opisthocoela** sind mit den Discoglossidae (z.B. *Alytes*/Geburtshelferkröte und *Bombina*/Unke) europäisch-asiatisch und mit den Rhinophrynidae nordamerikanisch verbreitet. Die Verbreitung der Unterordnung **Anomocoela** mit den Pelobatinae (z.B. *Pelobates*/Knoblauchkröte) liegt in Europa, Asien und Nordamerika und mit den Pelodytidae ausschließlich mit nur zwei Arten disjunkt in West- und Osteuropa. Mit den **Diplasiocoela** liegt die artenreichste Anurengruppe vor. Vier bis fünf Familien werden unterschieden, von denen die Ranidae (echte Frösche) weltweit verbreitet sind. Die nah verwandten, häufig farbenprächtigen und auch giftigen (Curare) Dendrobatidae (Baumsteigerfrösche) treten nur neotropisch auf. Weit verbreitet sind auch die Microhylidae. Dagegen sind die Rhacophoridae (z.B. *Rhacophorus*/Flugfrosch) auf Afrika und Südost- und Ostasien sowie die Phrynomeridae ausschließlich auf Afrika beschränkt. Die letzte Unterordnung **Procoela** ist am familienreichsten. Ihre Verbreitung reicht von den ausschließlich neotropischen Rhinodermatidae, Pseudidae, Atelopodidae und Centrolenidae u.a. über die südamerikanisch-afrikanisch-australische artenreichste Anurenfamilie der Leptodactylidae - die neotropische Gattung *Eleutherodactylus* umfaßt 598 Arten - zu den weltweit verbreiteten Bufonidae (Kröten) und überwiegend neotropischen Hylidae

(Laubfrösche). Letztere sind mit der Gattung *Hyla* und wenigen anderen Gattungen auch in Europa, Asien, Nordafrika und Australien vertreten. In HOFRICHTER u.a. (1998) werden mehr als die hier genannten Anurenfamilien aufgeführt.

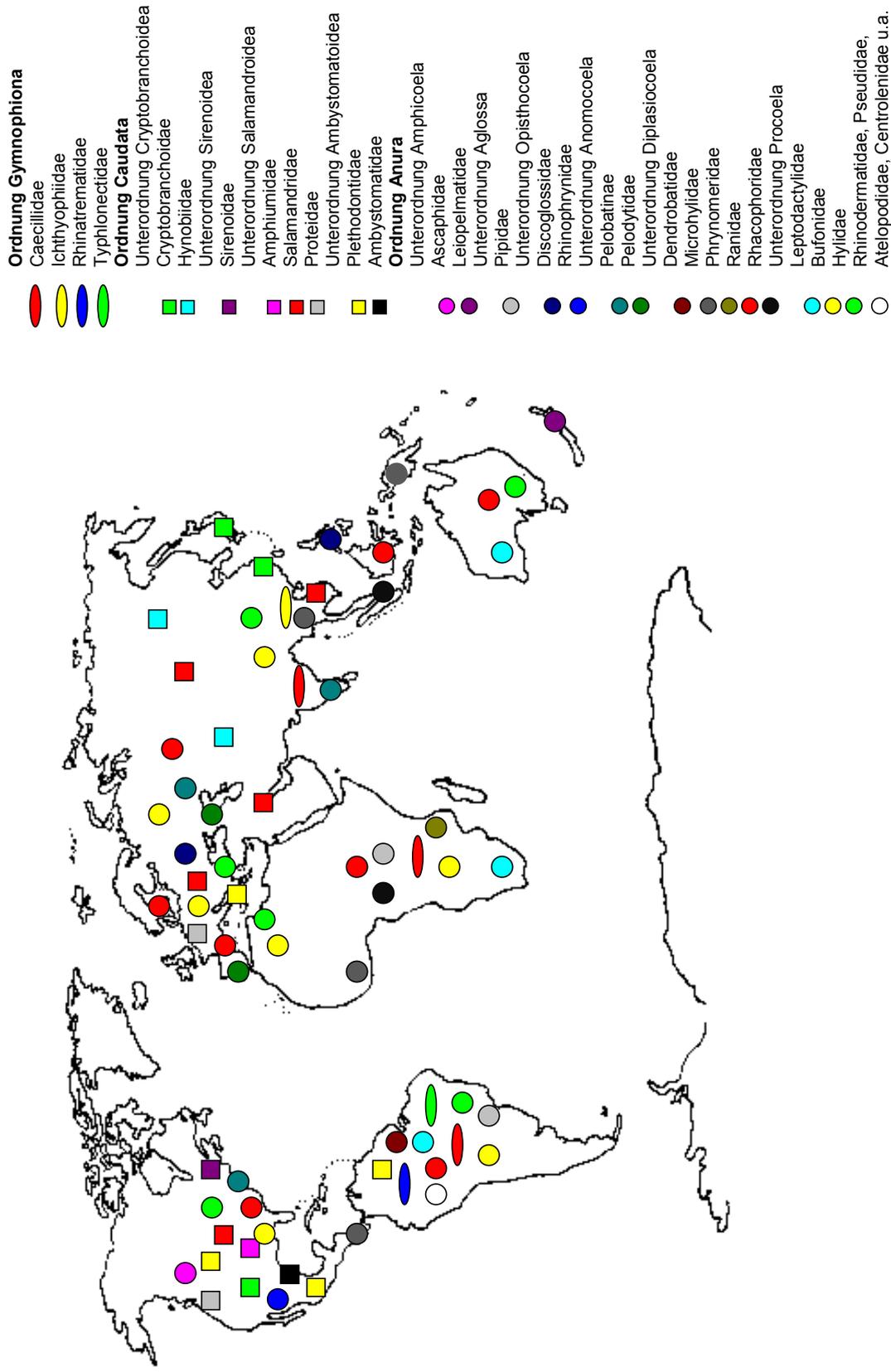


Abb. 10: Darstellung des Vorkommens der wichtigsten rezenten Amphibienfamilien
Nach Angaben aus Hofrichter u.a. (1998)

So wird die Familie Leptodactylidae in die drei eigenständigen Familien der südamerikanischen eigentlichen Leptodactylidae, den australischen Myobatrachidae und den nur fünf Arten umfassenden afrikanischen Helephrynidae aufgegliedert. Diese systematische Aufgliederung zieht entsprechende biogeographische Schlußfolgerungen nach sich. Ob die rezente Verbreitung der relativ modernen, oben genannten drei Familien, die ehemals als Leptodactylidae zusammengefaßt wurden, auf den Gondwanazusammenhang von Südamerika, Afrika und Australien zurückzuführen ist, ist eher fraglich. Fossile Nachweise aus der Nordhemisphäre widersprechen sogar dieser Annahme (CARROLL, 1993). Die primitiven Leiopelmatidae und die Aglossa weisen mit ihrer Südverbreitung auf ein frühes (Trias/Jura) Radiationszentrum im Bereich Gondwanas hin. Die weitere jüngere Anurenradiation ist im eurasiatischen Raum zu suchen (SPINAR, 1983). Eine Gesamtdarstellung der vermutlichen phylogenetischen Beziehungen der Anuren ist z.B. SPINAR (1984) zu entnehmen.

Die Nachweise fossiler Amphibien sind **in den Abbildungen 11 bis 18** dokumentiert, wobei die gegenwärtige Geographie in den Abbildungen 11 und 12 die taxonomische und zeitliche Aufschlüsselung enthält. Gegenüber der Abbildung 10 sind diese Darstellungen weniger detailliert und sollen somit optisch den weit geringeren Kenntnisgrad fossiler Amphibien verdeutlichen. Die tertiären Verbreitungsmuster werden den rezenten immer ähnlicher, so daß hier auf ihre Darstellung verzichtet wurde. Auf Aussagen zur phylogenetischen Position der einzelnen Gruppen sei ergänzend auf Kapitel 4.2.2 verwiesen. **Abbildung 11** enthält die geographische Zuordnung fossiler **Amphibien im Zeitraum Trias bis Kreide**. Von herausragender Bedeutung sind die **Urfrosche (Proanura)** mit der einzigen Gattung ***Triadobatrachus* aus der Unteren Trias von Madagaskar**. Mesozoische Funde von Lissamphibien sind generell selten und häufig problematisch. Als **ältester echter Froschlurch wird *Prosalirus bitis* aus dem Unterjura Arizonas** angesehen (vgl. HOFRICHTER u.a., 1998). Interessant ist der verbindende Nachweis zwischen den rezenten Gattungen *Ascaphus* in Nordamerika und *Leiopelma* in Neuseeland durch jurasische Amphicoela (*Notobatrachus* und *Vieraella*) aus Südamerika (vgl. CARROLL, 1993). Aus dem Jura Europas sind *Eodiscoglossus* (Discoglossidae) und *Neusibatrachus* (Palaeobatrachidae) bekannt. Die Aglossa sind seit der Kreide in Südamerika, Afrika und sogar in Israel nachgewiesen.

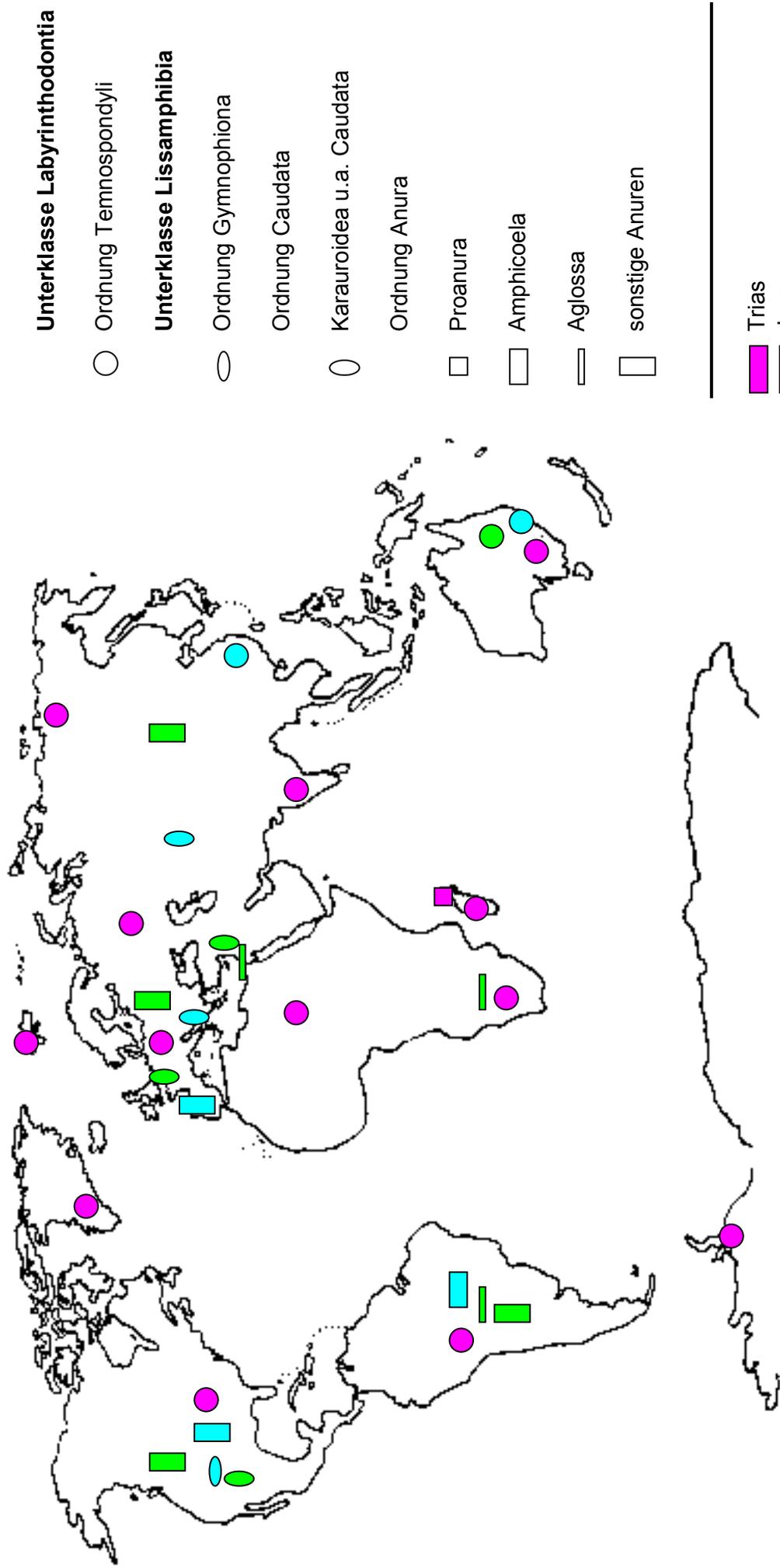


Abb. 11: Darstellung des Vorkommens mesozoischer Amphibien nach Angaben aus CAROLL (1993)

Fossile Gymnophionen spielen praktisch kaum eine Rolle. Aus dem frühesten Tertiär Brasiliens liegen einzelne Wirbel vor (ESTES u. WAKE, 1972 und ESTES, 1981) und neuerdings aus dem frühen Jura Arizonas - *Eocaecilia* mit Extremitätenrudimenten (vgl. HOFRICHTER u.a., 1998). Daß den Urodelen eine beachtliche paläogeographische Signifikanz zukommt, hat HERRE bereits 1935 deutlich gemacht. Allerdings ist die Interpretation der fossilen Reste häufig problematisch und steht taxonomisch-phylogenetischen und paläobiogeographischen Interpretationen entgegen. **Der älteste komplette Urodelenfund ist *Karaurus* (Karauroidea) aus dem Oberen Jura Kasachstans.** Zu den vermuteten Ahnen der echten Urodelen, den unterpermischen Lepospondyli, besteht somit eine Überlieferungslücke von ca. 120 Millionen Jahren (vgl. Kap. 3.4.1)!

Unsicher in der taxonomischen Stellung ist *Hylaeobatrachus* aus der Unterkreide Belgiens. Die Prosirenoidea stellen eine ausgestorbene Gruppe früher Schwanzlurche dar (ESTES, 1981). Früheste echte Salamander sind bereits aus der Kreide Nordamerikas bekannt, die allerdings problematisch sind. Alle übrigen Urodelen sind mit wenigen Ausnahmen erst seit dem Tertiär bekannt.

Zu ihnen zählt der miozäne bis rezente Riesensalamander *Andrias* (Cryptobranchioidea), dessen fossiles Skelett SCHEUCHZER noch im beginnenden 18. Jahrhundert als Sintflutmenschen (*Homo diluvii testis*) ansah und erst von CUVIER in seiner wahren Natur erkannt wurde.

Erstaunlich ist das **lange und offensichtlich endemische Überdauern der Temnospondyli** (Stegocephalia i.e.S./Panzerlurche) **bis in die Untere Kreide Australiens** (vgl. Kap. 4.2.2.1).

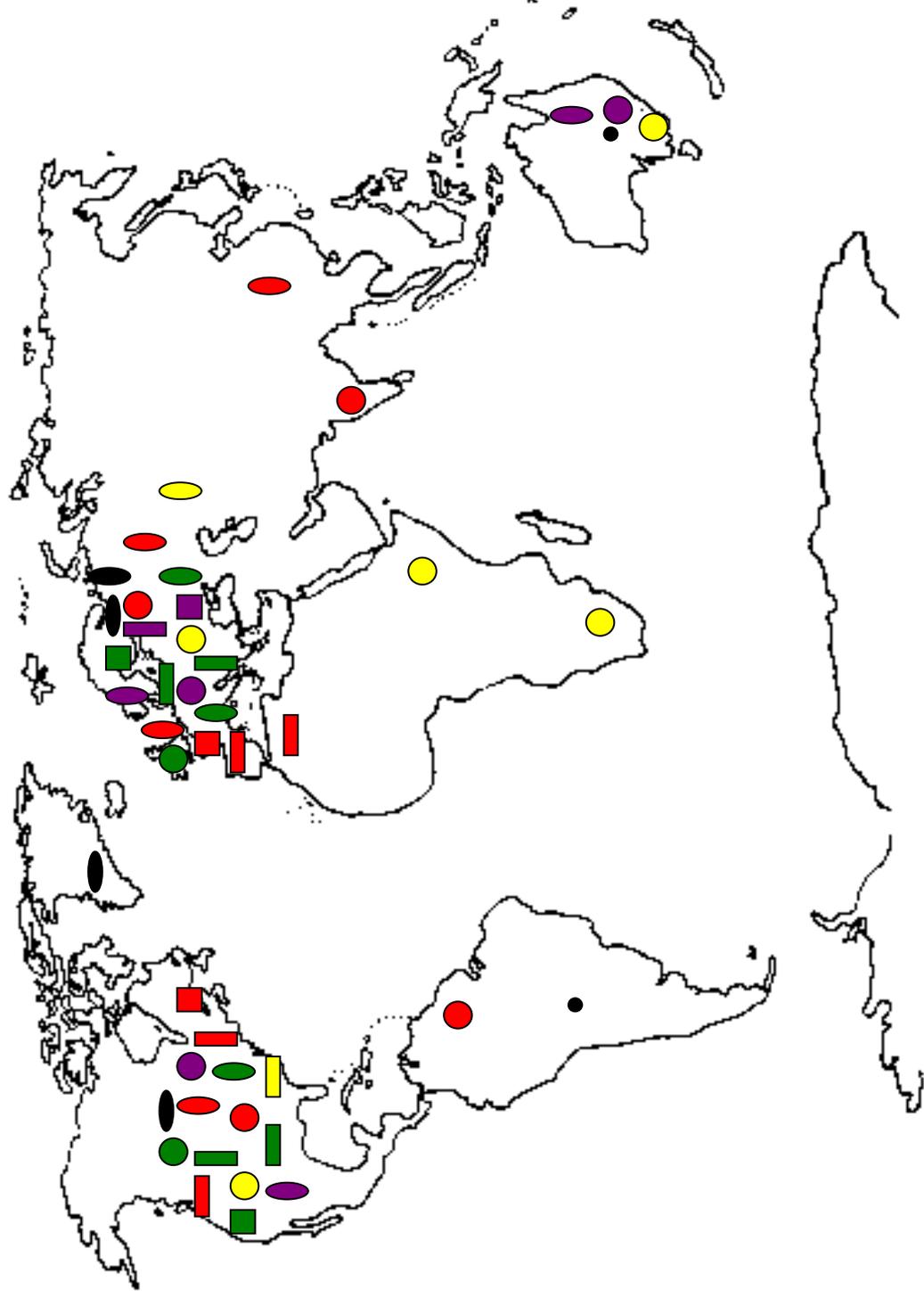
Betrachtet man die Verbreitungsmuster in **Abbildung 12** zeigt sich, daß die **frühesten devonischen Amphibien** - und damit die ältesten Tetrapoden - osteologisch **von Grönland (*Ichthyostega* und *Acanthostega*) und Osteuropa (*Tulerpeton*)** bekannt sind. Neueste Funde oberdevonischer Tetrapoden sind *Ventastega* aus Osteuropa und *Hynerpeton* aus dem östlichen Nordamerika (vgl. CARROLL, 1997). Etwas problematischer sind devonische Fährtenfunde aus Südamerika und Australien, deren Erzeuger Parallelentwicklungen zu den grönländischen Ichthyostegalia darstellen könnten und bald wieder ausstarben. Die karbonische Verbreitung der Amphibien beschränkt sich hauptsächlich auf Europa und Nordamerika (Euramerica) (vgl. HALLAM, 1973 u. CARROLL, 1993). Neuerdings sind sogar Temnospondyli und Anthracosaurier aus dem Unterkarbon Australiens belegt (HOFRICHTER u.a., 1998). Für das Untere Perm liegen auch sporadische Nachweise aus Indien vor. Erst

Im höheren Perm und in der Trias verstärkt sich der Trend der globalen Amphibienausbreitung. Die jungpaläozoischen und triadischen Verbreitungsmuster belegen, daß erst mit dem Oberen Perm die Pangäa ihre geschlossene kontinentale Konfiguration erlangte.

Dem entspricht z.B. auch die Aussage von COX und MOORE (1987, S. 187): „... das fast gänzliche Fehlen von Landwirbeltieren in Gondwana bis zum ausgehenden Perm spricht dafür, daß es bis zu dieser Zeit irgendein Hindernis gab, das der Ausbreitung nach Gondwana im Wege lag.“ Die kleine aquatische Echse *Mesosaurus* aus dem Perm Brasiliens und Südafrikas z.B. belegt die permische Existenz von Gondwana und spricht gleichzeitig für ihre frühe Einwanderung über marine Räume aus Euramerica (vgl. Kap. 3.3.2.1). Dieser Weg mußte den Amphibien bis zum kontinentalen Zusammenschluß verschlossen bleiben.

Daraus läßt sich ableiten, daß bei fossilen Niederen Tetrapoden, deren Entscheidung ob Amphibium oder Reptil osteologisch nicht möglich ist, aus dem Muster der paläobiogeographischen Verbreitung Indizien für die physiologische Zuordnung gewonnen werden können. So spricht die endemische Verbreitung in einem geschlossenen Kontinentalbereich für eine amphibische Lebensweise. Eine ubiquistische Verbreitung über Meeresräume hinaus läßt dagegen eine reptilische Physiologie wahrscheinlicher werden.

Ein wesentlicher Aspekt, der einer rascheren permokarbonischen Südverbreitung der Amphibien entgegenstand, ist in der Ausdehnung des Südhemisphäreneisschildes zu sehen. Die plausiblen Beziehungen zwischen karbonischer Südvereisung, Steinkohlenwälder- und Amphibienverbreitung (Temnospondyli, Anthracosauria und Lepospondyli) sind BENTON (1990) zu entnehmen.



Unterklasse Labyrinthodontia

Ordnung Ichthyostegalia u.a.
○

Ordnung Temnospondyli
(einschl. Loxommatoidea)
○

Ordnung Anthracosauria
(einschl. Diadectidae)
○

Unterklasse Lepospondyli

Ordnung Aistopoda
□

Ordnung Nectridea
□

Ordnung Microsauria
(einschl. Lysorophia u.
Adelogyrinidae)
□

● Fährten aus dem Devon

- Oberdevon
- Unterkarbon
- Oberkarbon
- Unterperm
- Oberperm

Abb. 12: Darstellung des Vorkommens paläozoischer Amphibien
nach Angaben aus CARROLL (1993)

In den **Abbildungen 13 bis 18** sind die einzelnen Nachweise der **fossilen Amphibien** differentiell sechs Zeitschnitten (**Oberdevon, Karbon, tiefstes Perm, Oberperm, Trias und Jura/Kreide**) der plattentektonischen Anordnung nach SMITH (1981) zugeordnet. Aus diesen Darstellungen werden die oben formulierten Aussagen deutlich und bieten Argumentationen über das Wann und Wie der permotriadischen Amphibienmigration Raum.

Die auffällig sprunghafte Anordnung der Kontinente in der Abbildung 17 (Trias) gegenüber Abbildung 16 (Oberperm) ist sicherlich das Ergebnis fehlerhafter Computeranalysen. Diese geophysikalisch kaum erklärbares Diskrepanz wird auch bei STANLEY (1986) in verschiedenen Positionsvarianten diskutiert. Hier können Verbreitungsmuster permotriadischer Stegocephalen u.a. Amphibien Entscheidungshilfen liefern.

Im Karbon stellten Nordamerika und Europa, als einheitliche kontinentale Region das Hauptverbreitungsgebiet der Temnospondyli, Anthracosaurier und Lepospondyli dar. Daneben weist Australien im Unterkarbon eine aus primitiven Temnospondyli und Anthracosauriern bestehende Fauna auf, die offensichtlich bis zur Neueinwanderung fortschrittlicher Temnospondyli im Oberperm wieder ausstarb. Die Lepospondyli blieben auf dem euramerischen Raum beschränkt und wurden im tieferen Oberperm nur noch durch die, mit einem extrem seitlich verbreiterten Schädel ausgestattete Gattung *Diplocaulus* endemisch auf dem Territorium des heutigen Nordamerikas repräsentiert. Während die Anthracosaurier im Oberperm Asiens ausstarben, breiteten sich die Temnospondyli kosmopolitisch aus, um im mittleren Mesozoikum schließlich endemisch in Ostasien und Australien endgültig auszusterben. Ihre hinterlassenen ökologischen Lücken wurden durch Lissamphibien, aber auch durch zahlreiche Reptilien (z.B. Phytosauria und Krokodile) ausgefüllt.

Paläogeographie (Plattentektonische Konfiguration) der Abb. 13 bis 18
nach SMITH (1981)

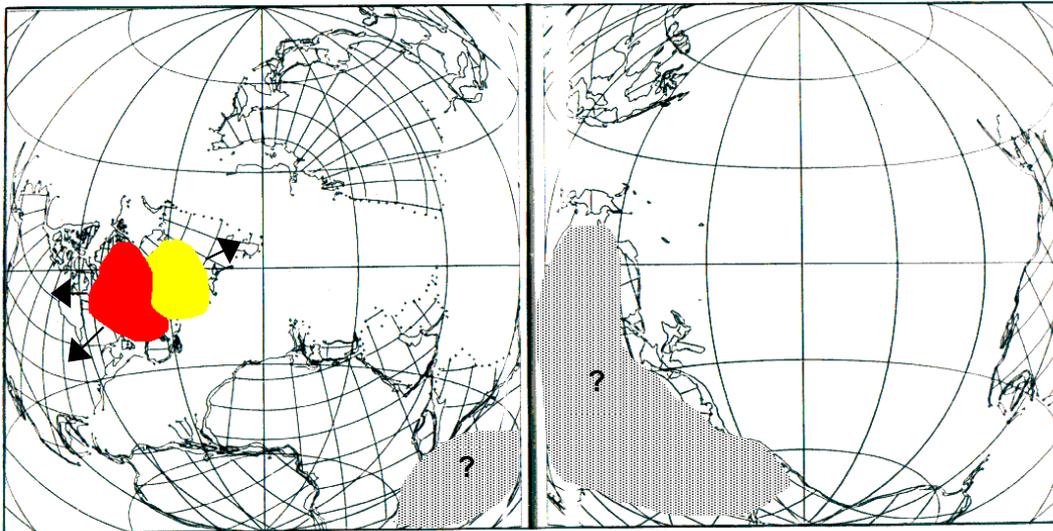


Abb. 13: Wahrscheinliches Verbreitungsmuster der ältesten Amphibien im Oberdevon mit entsprechender Paläogeographie nach Angaben aus CARROLL (1993) und HOFRICHTER u.a. (1998)

- Ichthyostegalia
- Anthracosauria
- unbest. Formen nach Fährten
- ➔ Ausbreitungsrichtungen

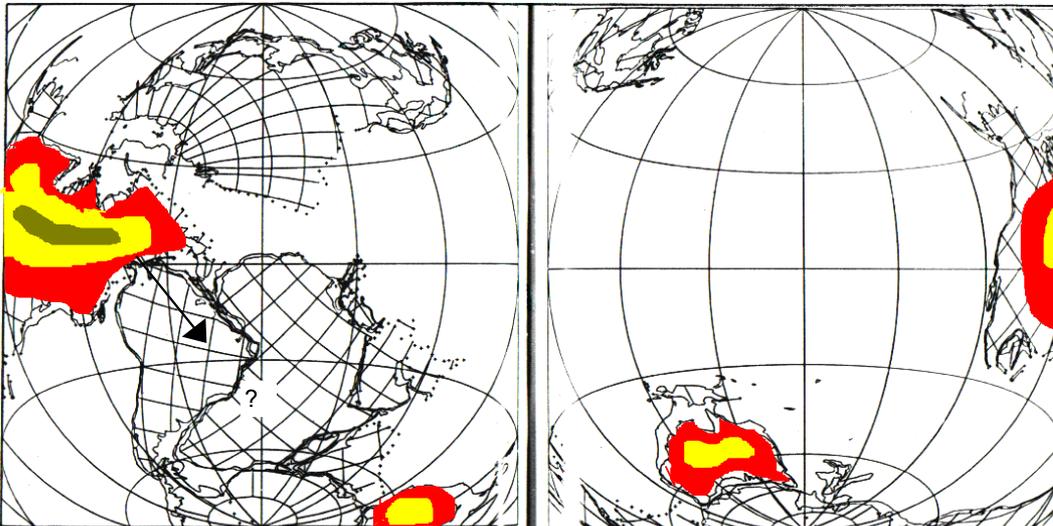


Abb. 14: Wahrscheinliches Verbreitungsmuster der Amphibien im Karbon mit entsprechender Paläogeographie nach Angaben aus CARROLL (1993) und HOFRICHTER u.a. (1998)

- Temnospondyli
- Anthracosauria
- Lepospondyli
- ➔ Ausbreitungsrichtungen

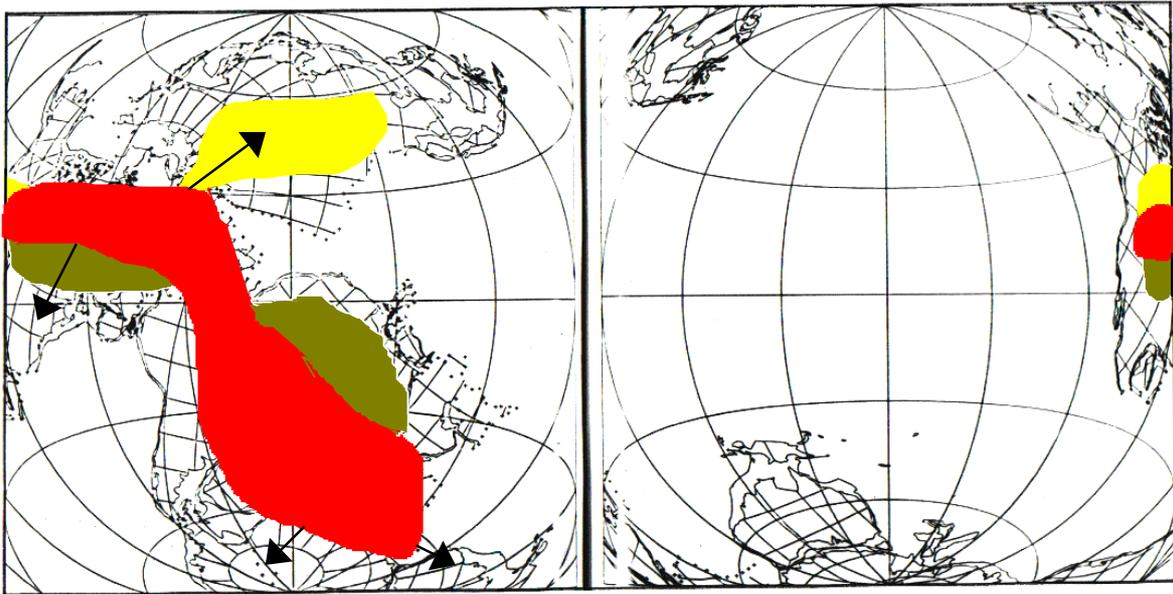


Abb. 15: Wahrscheinliches Verbreitungsmuster der Amphibien im Unterperm mit entsprechender Paläogeographie nach Angaben aus CARROLL (1993) und HOFRIKTER u.a. (1998)

- Temnospondyli
- Anthracosauria
- Lepospondyli
- ➔ Ausbreitungsrichtungen

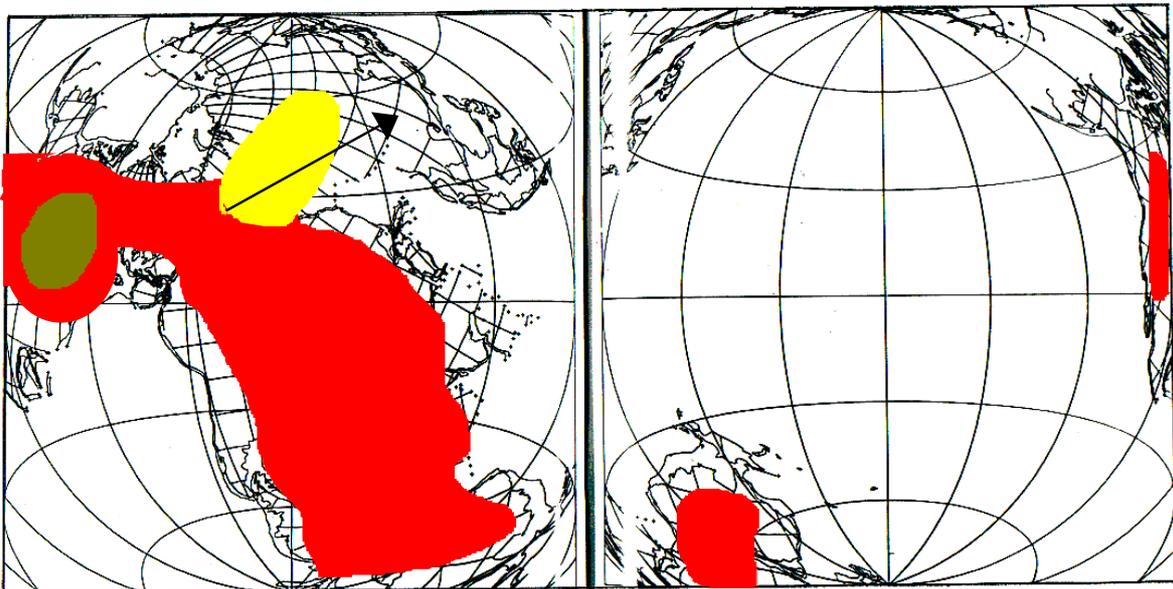


Abb. 16: Wahrscheinliches Verbreitungsmuster der Amphibien im Oberperm mit entsprechender Paläogeographie nach Angaben aus CARROLL (1993) und HOFRIKTER u.a. (1998)

- Temnospondyli
- Anthracosauria
- Lepospondyli
- ➔ Ausbreitungsrichtungen

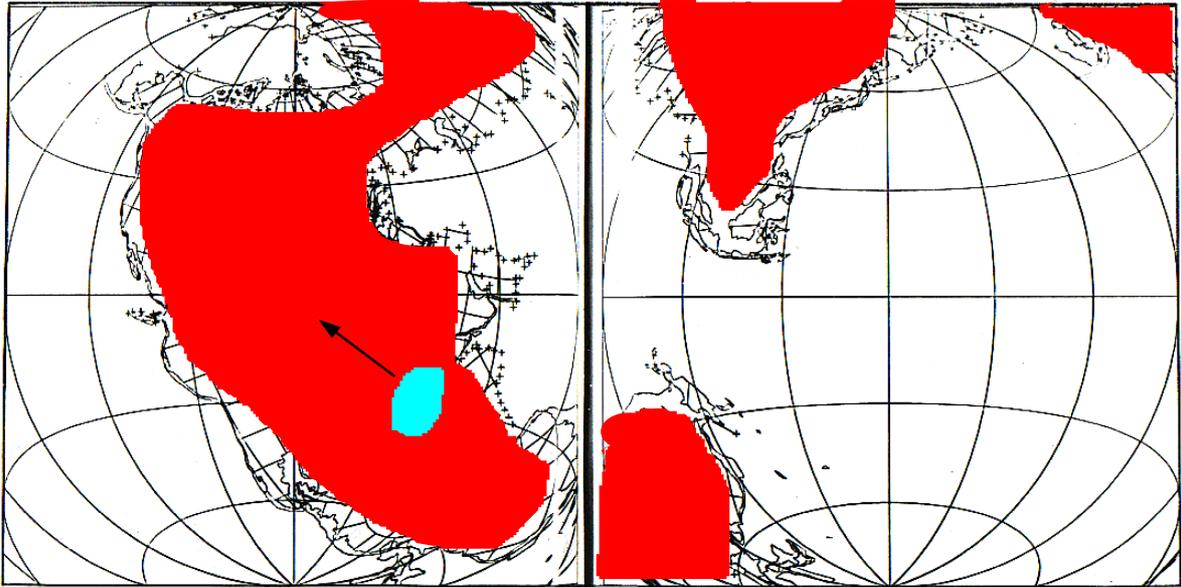


Abb.: 17: Wahrscheinliches Verbreitungsmuster der Amphibien in der Obertrias mit entsprechender Paläogeographie nach Angaben aus CARROLL (1993) und HOFRICHTER u.a. (1998)

- Temnospondyli
- Proanura
- ➔ Ausbreitungsrichtungen

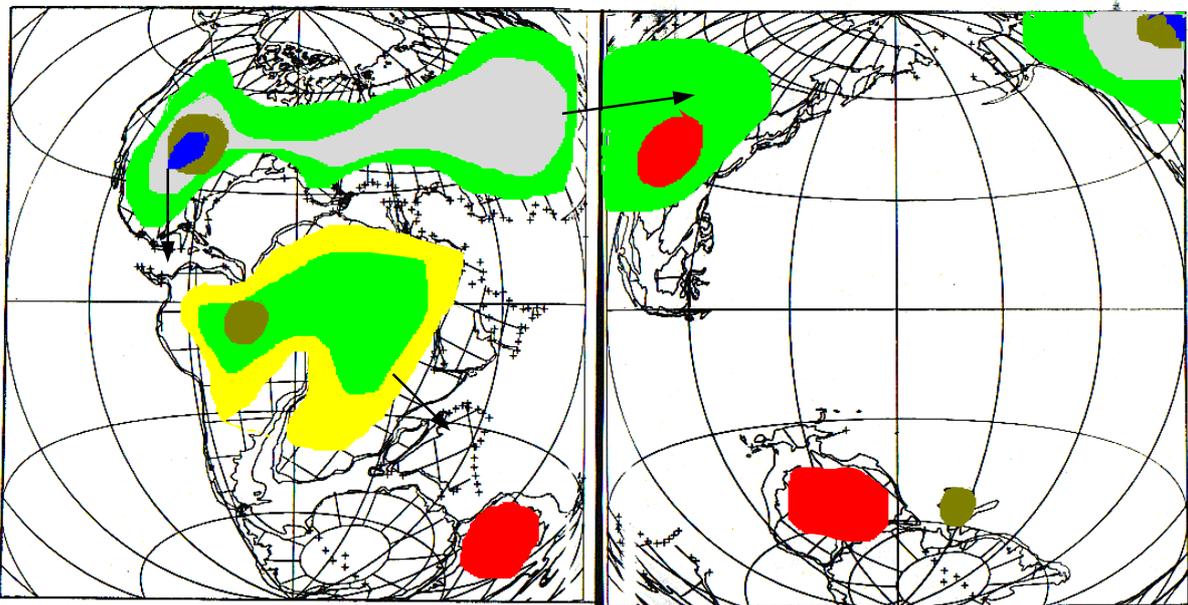
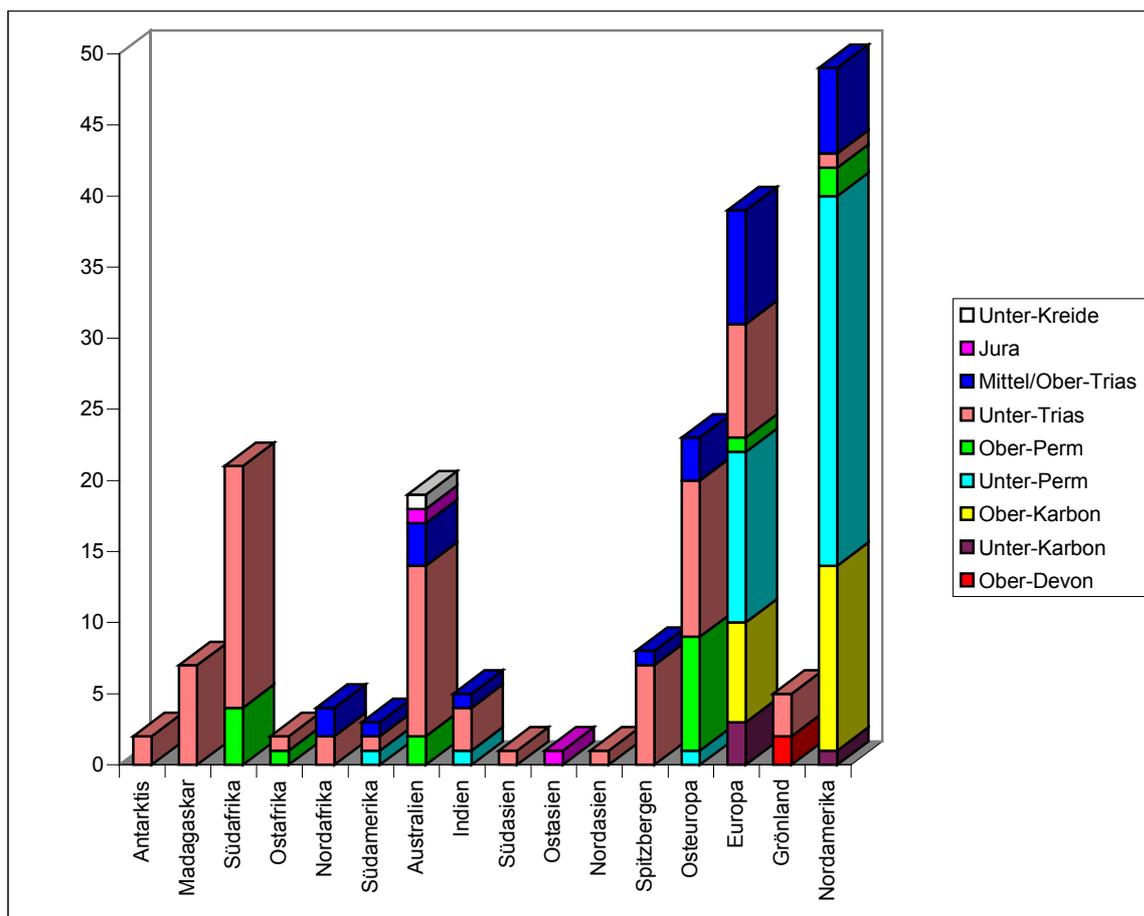


Abb.: 18: Wahrscheinliches Verbreitungsmuster der Amphibien Jura/Kreide mit entsprechender Paläogeographie nach Angaben aus CARROLL (1993) und HOFRICHTER u.a. (1998);

- Temnospondyli
- Gymnophiona
- Caudata
- ➔ Ausbreitungsrichtungen
- Amphicoela
- Aglossa
- sonstige Anuren

Eine **Auswertung** der gattungsreichsten jungpaläozoischen und mesozoischen Amphibien der Ordnung Temnospondylia innerhalb der Unterklasse Labyrinthodontia ergibt folgendes Bild. Die Temnospondyli sind die einzige Gruppe früher Amphibien die das Paläozoikum sehr erfolgreich überlebt haben. Die Tabelle 4 mit Abbildung 19 basiert auf allen in CARROLL (1993) aufgeführten 190 Gattungen der Ordnung Temnospondylia, zu der die triadische Riesenform *Mastodonsaurus* mit vier Meter Körperlänge, aber auch die permischen Zwergformen der Dissorophoidea (z.B. *Branchiosaurus*) zählen. Die meisten Gattungen sind aus Nordamerika und Europa bekannt. Das Maximum liegt mit 77 Gattungen in der Untertrias bei gleichzeitig größter Ausbreitung. Dieses kann als Indiz für die Kulmination der Pangäa gelten. Von Oberdevon bis Unterperm liegen nur euramerische Belege vor (außer Indien im Unterperm) und weisen somit als Evolutionszentrum die Nordhemisphäre aus. Der südamerikanische unterpermische Fund ist problematisch (CARROLL, 1993). Der Zeitraum nach der Trias weist eine Disjunktion zwischen Laurasia (China) und Gondwana (Australien) aus, die sich aus dem Muster der Gattungsverbreitung ergibt. Bei der offensichtlichen **Deckung der Temnospondylenverbreitung** mit der summarischen Betrachtung der frühen Amphibien ist der Umstand auffällig, daß der **Schwerpunkt der Fossilkenntnis in Europa und Nordamerika** liegt. So dürfte der **höhere Forschungsaufwand**, der in diesen Ländern gegenüber anderen betrieben wird, **zu einer subjektiven Kenntnisverschiebung geführt** haben. Die gleichfalls gute Kenntnis über die Temnospondyli in Südafrika und Australien unterstreicht diese Annahme. Die Kenntnislücken oder reinen Überlieferungslücken werden aus den teilweise zeitlichen Diskrepanzen in den einzelnen geographischen Einheiten der Abbildung 19 offensichtlich. Es ist denkbar, daß zukünftig bei höherem Forschungseinsatz in anderen Regionen auch generell andere Ergebnisse erzielt werden, die dann zu einer diffizileren Betrachtung bzw. Revision bestehender Ansichten führen dürfte.

	Ober-Devon	Unter-Karbon	Ober-Karbon	Unter-Perm	Ober-Perm	Unter-Trias	Mittel/Ober-Trias	Jura	Unter-Kreide
Antarktis						2			
Madagaskar						7			
Südafrika					4	17			
Ostafrika					1	1			
Nordafrika						2	2		
Südamerika				1		1	1		
Australien		x			2	12	3	1	1
Indien				1		3	1		
Südasien						1			
Ostasien								1	
Nordasien						1			
Spitzbergen						7	1		
Osteuropa				1	8	11	3		
Europa		3	7	12	1	8	8		
Grönland	2					3			
Nordamerika		1	13	26	2	1	6		



Tab. 4 und Abb. 19:

Zusammenstellung der Anzahl und geographisch sowie zeitlichen Verbreitung der Temnospondylgattungen einschließlich Ichthyostegalia und Loxommatoidea (alles Labyrinthodontia = Panzerlurche i.e.S.) nach Angaben aus CARROLL (1993); (x: neueste Funde im australischen Unterkarbon zahlenmäßig nicht berücksichtigt). Die Abbildung belegt einen Fundschwerpunkt in Nordamerika und Europa

3.4.2 Zeit-Raum-Dendrogramme

Phylogenetische Beziehungen werden seit HAECKEL (1866) traditionell in Form von Dendrogrammen (Stammbäume) dargestellt. Veränderungen der kontinentalen Verhältnisse, z.B. durch Plattentektonik, Entstehung von Gebirgen und Wüsten als Ausbreitungsbarrieren können zur geographischen Isolation einzelner Populationen und damit bis zur (allopatrischen) Artbildung führen. Aus didaktischer Sicht bietet es sich an, den Zusammenhang von Phylogenie und Paläogeographie verständlich darzustellen. So ergab sich hier die Aufgabe, eine kombinierte Darstellungsweise zu entwickeln, die in den drei folgenden Beispielen vorgestellt wird.

Für die Unterordnung **Stegosauria** (Panzerdinosaurier) innerhalb der Ordnung Ornithischia wurde ein entsprechendes **chronologisch-chorologisches Dendrogramm** (Zeit-Raum-Dendrogramm) entwickelt (Abb. 20). Neben den wahrscheinlichen phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Stegosauriergattungen zueinander als Variante, wird in vier Zeitabschnitten (Lias, Dogger, Malm und Unterkreide) eine Kombination mit der jeweiligen paläogeographischen Situation, die im Auseinanderbrechen von Gondwana und Laurasia besteht, vorgenommen. In der Wurzel des Schemas (Obere Trias) ist die Entfaltung der Dinosaurier (Ornithischia und Saurischia) und ihrer nächsten Verwandten (Vögel, Flugsaurier und Krokodile) aus den Thecodontia dargestellt. Diese marginal zu verfolgenden Zweige sind im Gegensatz zu den Stegosauriern nicht paläogeographisch orientiert. Die roten Ovale in den einzelnen Stegosaurierzweigen verweisen auf die heutigen Fundpositionen, bezogen auf den entsprechenden Zeitabschnitt. Die Existenzdauer der Gattungen wird durch die vertikale Ausdehnung des jeweiligen Zweiges symbolisiert. Durch die teilweise dunkel getönte Unterlegung der Festlandsbereiche wird auf die Gesamtverbreitung hinsichtlich der Migrationsmöglichkeiten verwiesen.

Insgesamt kennt man ca. 15 Stegosauriergattungen. Nach der Häufigkeit der Funde lag die Blütezeit im Malm. Als mögliche Ausgangsform wird *Scelidosaurus* aus dem Lias von England betrachtet. Daß offensichtlich während des Lias das primäre Expansionszentrum der Stegosaurier in Europa lag, wird durch einen im neueren Zeitraum beschriebenen Fund aus Vorpommern - *Emausaurus* aus dem Lias von Grimmen - unterstrichen (HAUBOLD, 1990). Im Dogger haben sich Westeuropa und China mit *Lexovisaurus* bzw. *Huayangosaurus* als Hauptverbreitungsgebiete herausgebildet. Bereits im Dogger muß sich entsprechend der Land-Wasser-Verteilung der af-

rikanische *Kentrosaurus* und der nordamerikanische *Stegosaurus* abgespalten haben. Im Malm wurde mit *Stegosaurus*, *Kentrosaurus*, *Dacentrurus*, *Toujiangosaurus* und *Chialingosaurus* die größte Verbreitung erreicht, wobei *Stegosaurus* und *Toujiangosaurus* relativ gut überliefert sind. Der deutliche Rückgang in der Unterkreide dürfte mit einer Arealeinengung und deutlichen Disjunktion einhergegangen sein. *Paranthodon*, *Craterosaurus* und *Wuerhosaurus* sind z.T. nur durch dürftige Reste bekannt. In der Unterkreide starben die Stegosaurier fast gänzlich aus. Die geologisch jüngste Form ist *Dravidosaurus* aus der Obersten Kreide Indiens, die allerdings von HAUBOLD (1989) in Zweifel gezogen wird. Seit der Unterkreide wurden die Stegosaurier von den vollständiger gepanzerten Ankylosauriern verdrängt.

In den Abbildungen 21 und 22 wurde das Prinzip der Chronologisch-chorologischen Dendrogrammdarstellung auf die Entwicklung der **Rüsseltiere** und **Pferde** angewandt. Neben der phylogenetischen Vielfalt stehen die paläogeographischen Verbindungen zwischen den Verbreitungsgebieten mit den sich daraus ergebenden Migrationsmöglichkeiten im Vordergrund der Betrachtung. Im Känozoikum waren dies die z.T. episodischen Landbrücken zwischen Europa und Nordamerika, zwischen Asien und Nordamerika (Beringbrücke) und zwischen Nord- und Südamerika (Panamabrücke).

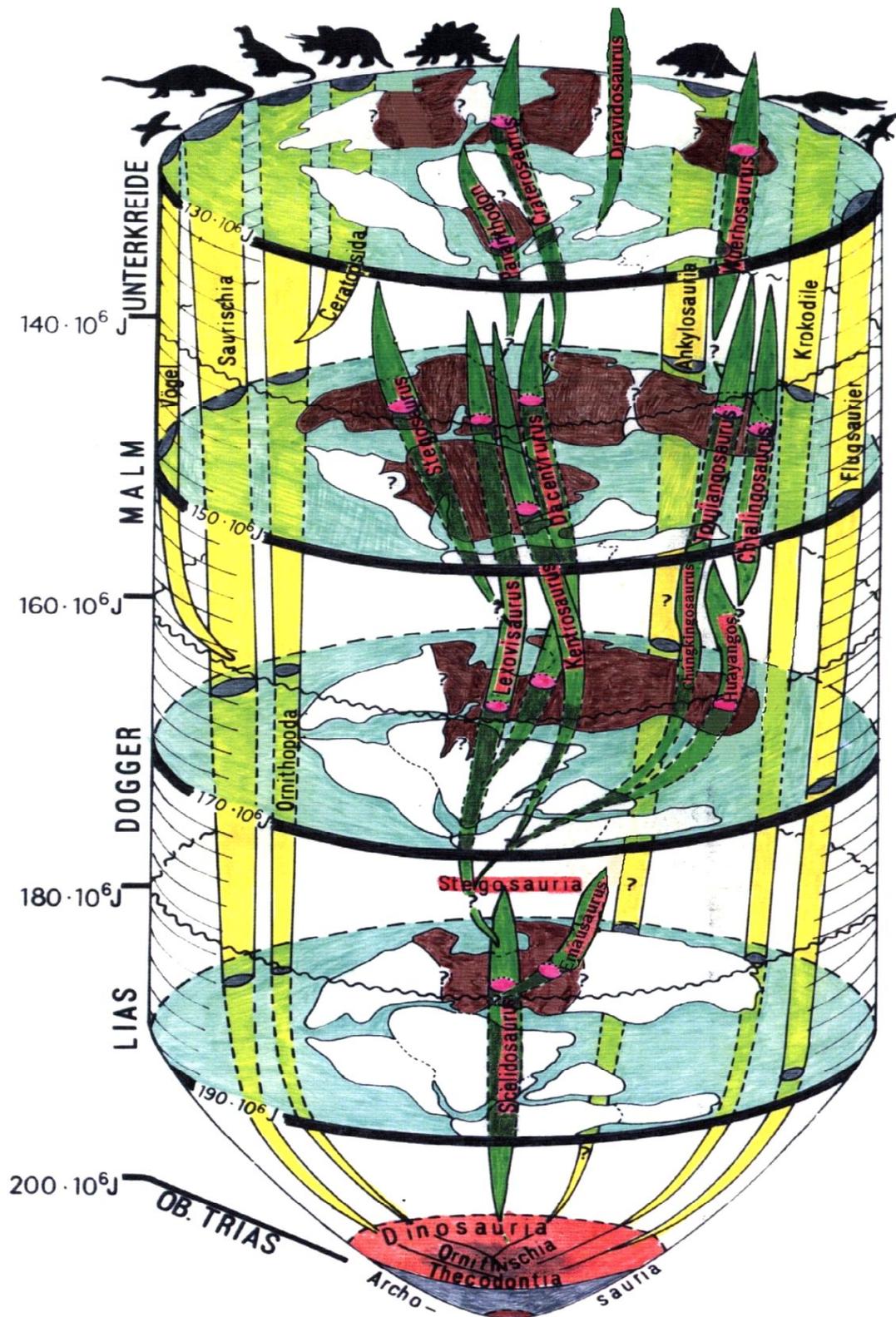


Abb. 20: Zeitliches und räumliches Stammbaumschema der Stegosaurier (Panzerdinosaurier). Neben den phylogenetischen Beziehungen ist die heutige Fundposition in Beziehung zur Paläogeographie einzelner Zeitabschnitte gesetzt mit angenommener möglicher Verbreitung (verändert nach KOPP, 1988)

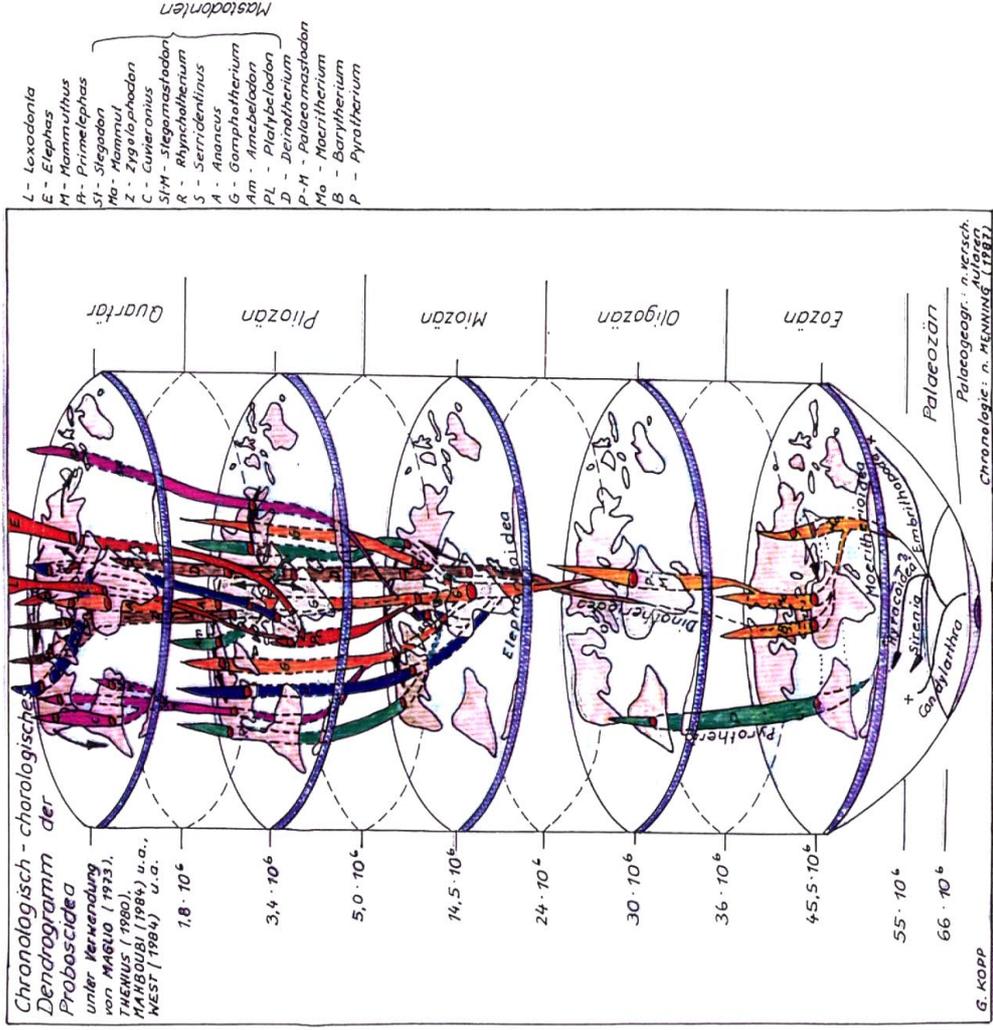


Abb. 21: Zeitliches und räumliches Stammbaumschema der Rüsseltiere mit Kombination von Phylogenie und Paläogeographie

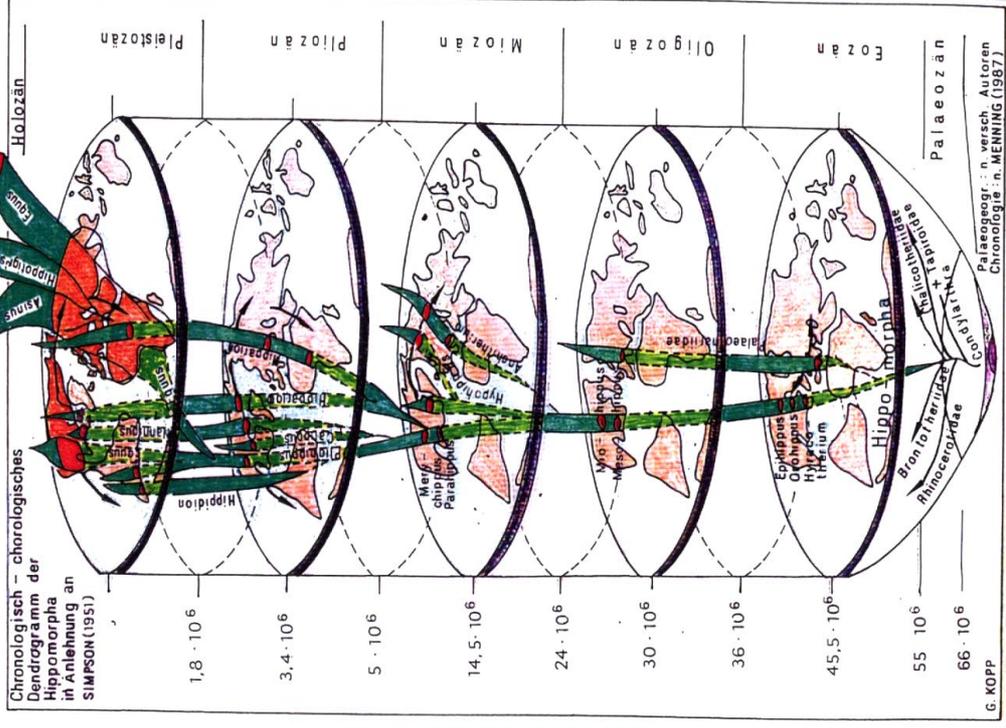


Abb. 22: Zeitliches und räumliches Stammbaumschema der Pferde mit Kombination von Phylogenie und Paläogeographie

4. Paläoökologie des Jungpaläozoikums und eiszeitlicher Säugetiere

4.1 Basis und Ziele der Paläoökologie

Im Gegensatz zur Ökologie, deren Wurzeln bis auf ARISTOTELES, PLINIUS d.Ä., ALBERTUS MAGNUS und den Stauferkaiser FRIEDRICH II. zurückgehen (BICK, 1989), ist die Paläoökologie eine sehr junge Wissenschaftsrichtung. Der Begriff Paläoökologie bzw. Palökologie geht auf LOUIS DOLLO (1909) zurück. DOLLO prägte den Terminus Paléthologie für die Untersuchungen WLADIMIR O. KOWALEWSKI zur Phylogenie der Pferde, deren Evolution als Anpassungen an wechselnde Umweltverhältnisse gedeutet wurden (KUHN-SCHNYDER 1967). In ihren Grundzügen wurde die Palökologie durch RICHTER (1928) und OTHENIO ABEL (1912 - hier als Paläobiologie bezeichnet) weiterentwickelt (LEHMANN, 1986).

Der Gegenstand der Paläoökologie besteht darin, fossiles Leben in einer paläochronologischen Umwelt zu beurteilen. Dabei stellen Fossilien die hauptsächlichsten Studienobjekte dar.

Der Faziesbegriff ist von zentraler Bedeutung für die Identifikation des erdgeschichtlichen Wirkungsraumes innerhalb der Ökosphäre (=Biosphäre) (vgl. GEYER, 1977). Entlehnt aus der Sedimentologie bezeichnet er den annähernd zeitgleichen Wechsel des Sedimentationshabitus. Diese lateralen Unterschiede im Ablagerungsbereich hat Ende des 19. Jahrhunderts J. WALTHER erkannt und daraus die Faziesvorstellung abgeleitet. **Die Faziesanalyse, aufgeteilt in Litho- und Biofaziesanalyse, ist der entscheidende Zugang für die Interpretation der Paläoumweltsituation.**

Aus der Faziesanalyse folgt die konkrete paläoökologische Analyse. Die Synthese von (Litho-) Faziesanalyse und paläoökologische Interpretation kann in eine zeitbezogene ökostratigraphische Analyse münden, d.h. es können ökologische Gradienten quer zur Längserstreckung der Fazies erstellt werden (LAPORTE, 1981).

Des Weiteren sind für die Beurteilung des **Paläoenvironments** lithologische (Sedimentationsmarken) und geochemische Analysen des fossilbeinhaltenen Sediments bedeutungsvoll. Somit stellen Fossilien und Sedimente die entscheidenden Informationsquellen dar. Im Gegensatz z.B. zu Vulkaniten, die ebenfalls oberflächlich entstanden sind, aber dort im wesentlichen nur durch den exogenen Faktor Temperatur bestimmt werden, sind sie Produkte einer großen Vielfalt der auf der Geosphäre wirkenden Faktoren und beinhalten ein entsprechend hohes Informationspotential.

Die konkrete morphologische und anatomische Ausbildung (Adaption = Anpassung) der Lebewesen ist Ergebnis des Beziehungskomplexes der Trias „Form - Funktion - Umwelt“ (ERBEN, 1975). Form und Funktion eines Organismus sind Reaktionen auf die spezifischen Umweltverhältnisse. In der paläontologischen Arbeitsrichtung kann die biologische Funktion (physiologische Wirkungsweise) naturgemäß nur aus der Form und unter Einschränkung aus der Vergesellschaftung mit anderen Taxa sowie aus den lithologisch-geochemischen Befunden erschlossen werden. Die allgemeine Umweltsituation läßt sich somit über die fazielle Analyse des fossilbeinhaltenden Sediments als Lebensraum (= Biotop, SCHAEFER, 1992) erfassen.

Im Vordergrund der Untersuchungen steht heute nicht mehr das Einzelfossil in seiner autökologischen Beziehung, sondern das fossile Ensemble für die synökologische Analyse. Dies kommt in einer Definition von BÖGER (1970, S. 243) zum Ausdruck: „Paläoökologie ist die Lehre von den Lebens- und Funktionsweisen fossiler Organismen und von der Zusammensetzung ehemaliger Organismen-Kollektive in einer zu rekonstruierenden Umwelt.“ Der Schwerpunkt liegt hier offensichtlich auf der „zu rekonstruierenden Umwelt“. Paläoökologische Analysen und eine damit verbundene „Umweltstratigraphie“ (LAPORTE, 1981), rücken immer mehr in das Zentrum der paläontologischen Forschung. Derartige Ergebnisse können wichtige Erklärungsansätze für heutige Umweltprobleme bieten!

Drei **Grundvoraussetzungen für erfolgreiche paläoökologische Arbeit** führt ETTER (1994) auf:

1. Möglichst sichere taxonomische Einstufung der Fossilien,
2. stratigraphische Differenzierung der Untersuchungsprofile und
3. Wissen um die ökologischen Zusammenhänge von Organismus und Umwelt.

Im Gegensatz zur „Neo“-Ökologie kann die paläoökologische Forschung die abiotischen Umweltfaktoren nicht direkt erfassen, sondern nur indirekt erschließen und beinhaltet gleichzeitig als Hauptziel die Rekonstruktion des Paläoenvironments (= Paläo-Umwelt). Dieses Ziel zu erreichen ist nur interdisziplinär mit lithologischen, stratigraphischen, paläogeographischen, geochemischen u.a. Methoden möglich (ETTER, 1994). Die komplexen Kausalbeziehungen und auch Unterschiede rezenter Ökosysteme zwischen Lebensraum, Lebensform und abiotischer Umwelt bzw. von Paläoökosystemen zwischen den genannten sowie zusätzlich zwischen der Diagenese, Sediment- und Fossilfazies verdeutlichen einleitend IMBRIE und NEWELL (1964). GALL (1983) betont die Bedeutung der Erschließung der Konstruktionsmor-

phologie von Organismen auf Basis rezenter Baupläne und Lebensweisen, um die Ökologie verschwundener Landschaften rekonstruieren zu können. So weisen gleichartige Lebensformtypen auf ähnliche Umweltverhältnisse hin (s. Kap. 6.3.3) (vgl. Mc KERROW, 1981).

Vertiefende Ausführungen zu diesen letztgenannten Problemkreisen bleiben dem Kapitel 6 vorbehalten.

Einen prinzipiellen Leitfaden bzw. eine Handlungsanleitung zur paläoökologischen Interpretation von Fossilagerstätten präsentiert GALL (1983). Die Erfassung der Fossilien nach Taxonomie, Stratonomie, Quantität, Erhaltungszustand u.a. bilden das erste analytische Kriterium. Dem folgt die sedimentologische (lithofazielle) Analyse. Die Summe führt zur Interpretation der Lebensräume und Sedimentationsbereiche. So deuten z.B. gut fossilisierte Reste planktonischer und nektonischer Fossilien bei fehlender Endofauna und fehlendem Benthos in Kombination mit reichlich Pyrit und organischer Substanz auf anaerobes Stillwassermilieu am Meeresboden und gut durchlüftetes Oberflächenwasser hin.

Bei allen paläoökologischen Analysen ist grundsätzlich zu bedenken, daß keine Biozönosen (= community im amerikanischen Sprachgebrauch) fossil vorliegen. Selten sind diese autochthon als Thanatozönosen (Totengemeinschaften) überliefert. Der Normalfall sind Taphozönosen (Grabgemeinschaften), welche die Organismenreste verschiedener Lebensbereiche (allochthon) beinhalten (ZIEGLER, 1992). Daß neben der lithologischen Beurteilung und der Beurteilung der **Taphonomie** (Fossilisationslehre) eine Einschätzung der ökologischen Valenz jedes einzelnen Faunenelementes unabdingbare Voraussetzungen für die erfolgreiche palökologische Analyse ist, legt z.B. A. MÜLLER (1983) anhand der Fossilführung des marinen Mitteloligozäns der Leipziger Bucht detailliert vor. Die Taphonomie geht u.a. als Spezialrichtung und in ihrer Begriffsprägung auf JEFREMOV in den 40er Jahren des 20. Jahrhunderts zurück.

Verfälschend und eine Paläobiozönose vortäuschend, sind sogenannte Langzeit-Durchschnittsgemeinschaften (time-averaged assemblages), die u.a. das Ergebnis von diagenetischen Kompaktionen sind (ETTER, 1994).

Um diese faunistischen Beziehungen in einem Ökosystem zu beschreiben, werden trophische Pyramiden und Nahrungsketten bzw. **Nahrungsnetze** erstellt (z.B. Abb. 23). Diese Darstellungsweisen basieren auf den grundlegenden Arbeiten von ELTON aus der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts. Die Übertragung dieser Methoden

auf Fossilgemeinschaften kann zur Ausweisung, aber auch Ausschließung von Biozönosen führen. Grundsätzlich ist eine große Reichhaltigkeit einer Fossilagerstätte Voraussetzung. Daß die ausgewiesenen Vernetzungen von Paläocommunities (=Paläo-Lebensgemeinschaft) fast immer nur Modellcharakter tragen, d.h. mehrdeutig sind, wird aus denen im vorangegangenen Abschnitt erläuterten Problemen offenkundig, z.B. time-averaged assemblage (vgl. ETTER, 1994).

Als Beispiel für Nahrungsvernetzung von Wirbeltieren im terrestrisch-semiaquatischen bis aquatischen Milieu sei auf eine Dinosauriervergesellschaftung Nordamerikas verwiesen (LUCAS, 1981). Die Topposition nehmen die Tyrannosaurier ein, denen kleine carnivore Coelurosaurier und herbivore Ceratopsida, Hadrosauria u.a. subordiniert sind. Diesen gehen in der Nahrungskette, in abgestufter Folge, neben Pflanzen kleine Reptilien, Amphibien, Fische, Mollusken, Arthropoden und Würmer im Ufer- und Seebereich voraus.

In den folgenden Kapiteln werden exemplarisch konkrete Fossilgemeinschaften vorgestellt.

Anhand zweier zeitlich gegensätzlicher Erdgeschichtsabschnitte - Perm und Pleistozän - sollen die paläoökologische Verhältnisse mit entsprechenden Schlußfolgerungen demonstriert werden. Konkret mögliche Aussagen und Grenzen der Aussagefähigkeit auch hinsichtlich von Aussterbephänomenen stehen dabei im Mittelpunkt.

Gerade die Aussagenbegrenzungen und verschiedene Interpretationsmöglichkeiten, lassen beispielsweise folgende Aussage bzw. Aufforderung GOULDS (1980, S. 189) als zu optimistisch und verfrüht erscheinen: „Seit ... SIMPSONSs (Abhandlungen) (1944, 1953) haben Paläontologen versucht, die Welt der Mikroevolution auf ihre Zeitmaßstäbe zu übertragen. Vielleicht sollten jetzt die Ökologen die Erkenntnisse der Paläontologen für ein mögliches Einpassen in ihre eigenen Welten prüfen.“

4.2 Ökosysteme im Spätpaläozoikum

4.2.1 Umweltsituation des Permokarbons

Nach der kambrischen Revolution und der erfolgreichen Besiedlung des Festlandes durch die Flora im ausgehenden Silur und der darauffolgenden terrestrischen Expansion der Invertebraten (Annelidea, Myriapoda, frühe Hexapoda und Arachnida) erreichte mit den Amphibien im Oberen Devon die faunistische Erschließung neuer Lebensräume einen entscheidenden Höhepunkt.

Entscheidende Voraussetzungen für diese Etappe der Evolution zu Beginn des Karbons war, durch die vorausgehenden photosynthetischen Aktivitäten der marinen Thallophyta (Algen) und frühen terrestrischen Cormophyta (Psilophyta), die Anrei-

cherung von freiem O₂ zu ca. 90% des heutigen Gehaltes in der Atmosphäre (CLOUD, 1988) (vgl. Kap. 1.2.2.4). Nach neuesten Indizien erscheint zumindest sporadisch in präsilurischer Zeit die festländische Besiedlung durch hochentwickelte Thallophyta erfolgt zu sein.

CLOUD (1988) hält es nach dem erdgeschichtlichen Anstieg des O₂-Gehaltes für möglich, daß kambrische und ältere Landpflanzen existierten. Ein Fund aus dem Mittleren Kambrium Sibiriens scheint diese Ansicht zu stützen. Diese, als *Aldanophyton antiquissimum* von KRYSHTOFOVICH Anfang der 50er Jahre beschriebene primitive Landpflanze, ist allerdings umstritten. Auch entsprechend interpretierte Reste aus dem Ordovizium sind bekannt geworden. Mit letzteren können terrestrische Spurenfossilien von Gliedertieren aus dem Ordovizium Englands in Verbindung gebracht werden (SCHÜRING, 1995).

Die im Karbon ihren Höhepunkt erreichende Variszische Orogenese bewirkte eine starke geomorphologische Differenzierung in intramontane Tröge und paralische Außensenken, die den Festlandsbereich umgaben. Das Meeresspiegelniveau wies eine generell fallende Tendenz auf (DOYLE u.a., 1995). Die globale Temperatur lag im Durchschnitt im Karbon bei ca. 20°C in einem akryogenen Abschnitt zwischen den silur-ordovizischen und permokarbonischen Eiszeiten (vgl. SCHÖNWIESE, 1994). Die Pulsationen von akryogenen und kryogenen Paläoklimasequenzen des Phanerozoikums liegen im aufsteigenden paraboloiden Ast des generalisierten Temperaturablaufes seit Erdentstehung mit algonkischem Tiefpunkt vor ca. $1,5 \times 10^9$ Jahren (SCHÖNWIESE, 1992).

Die geomorphologische Differenzierung und die paläoklimatische Ausprägung stehen in engem Zusammenhang mit den präpangäischen plattentektonischen Prozessen in der Endphase eines Superkontinent-Zyklus von ca. 500×10^6 Jahren (MURPHY u. NANCE, 1992). Das Zusammenwirken dieser globalen Vorgänge bildete möglicherweise als Innovationsschub die Basis für eine hohe Biodiversität und einer Vielfalt terrestrischer Ökosysteme im Karbon.

Gegen Ausgang des Karbons kam es durch den Einbruch der permokarbonischen Glazialära, z.B. belegt durch die Itararé-Tillite des Paraná-Beckens und Dwyka-Tillite Südafrikas (BRINKMANN, 1991), zu einem Umbruch im globalen Ökogegefüge. Die permokarbonische Eiszeit, deren Hauptphase für die kontinentalen Bereiche im Mittelperm endete, führte am Ende des Perms noch zu vereisten Polkappen. Marine Eisablagerungen (dropstones) von Australien und der Kolymaregion belegen dies (STANLEY, 1989a). Begleitet bzw. induziert waren diese klimatischen kryogenen

Prozesse von starken vulkanogenen Vorgängen in Verbindung mit der Herausbildung der permotriadischen Pangäa.

Die Stärke der vulkanogenen Prozesse Ende Perm, vor 248 Mio. Jahren, wird eindrucksvoll durch die großflächige Verbreitung der bis 3700 m mächtigen Sibirian-Trapps (COURTILLOT, 1990 und COFFIN u. ELDHOLM, 1995) belegt. Die zeitlich vorausgehenden über 2500 m mächtigen Rhyolith-, Andesit-, Ignimbrit- und Basaltoidserien im Grenzbereich Oberkarbon/Unterrotliegendes (ca. 290 Mio. Jahre) in der Norddeutschen Senke belegen gleichfalls die starken magmatischen Vorgänge im Spätpaläozoikum (GEBHARDT, SCHNEIDER u. HOFFMANN, 1991).

Der Einfluß des Vulkanismus auf die permischen Ökosysteme wird insbesondere durch RENNE u.a. (1995) herausgestellt. Die Erhöhung des CO₂-Gehaltes in der Atmosphäre und die damit verbundene Verstärkung des Treibhauseffektes dürfte einen erheblichen Teil des komplexen Geschehens an der Wende Perm/Trias ausmachen.

4.2.2 Limnische Lebensgemeinschaften im Unterperm

4.2.2.1 Biostratigraphie und Lebewelt

Bei ca. 290 x 10⁶ Jahren wird die Grenze des Oberkarbons zum Unteren Perm gezogen. Diese Grenze ist biostratigraphisch definiert. Die Biostratigraphie basiert auf der Annahme der Isochronie identischer Evolutionsniveaus als Leitfossilmethode, wobei vorausgesetzt wird, daß die Ausbreitungsdauer der betreffenden Leitformen zu vernachlässigen ist (z.B. MENNING u.a., 1986 und KOPP, 1988). Unter Kapitel 3.1 wurde die Relativität dieses Arbeitsprinzips näher dargelegt.

Die Sporophytendominanz des Karbons (Lepidophyten, Calamiten und Filicales) weicht gegenüber dem im Perm immer mehr dominierenden Gymnospermen (hauptsächlich Koniferen) zurück. Die Anfänge der Nacktsamer finden sich aber bereits im Unterkarbon mit ersten Pteridospermen (Samenfarne). Für den Zeitabschnitt vom Unterkarbon bis zum Unterperm prägte DABER (1964) die Bezeichnungen Pteridospermophytikum und Variszische Epoche.

Typischer Vertreter der Samenfarne ist die unterpermische Art *Autunia conferta* - früher hieß diese Gattung *Callipteris*. Der klimatische Umbruch an der Wende Karbon/Perm führte zum Zusammenbruch der feucht-tropischen Sporomorphen-Ökosysteme mit Ersatz durch mehr an trockene Standorte gebundene und durch Ausbildung von Samenanlagen mehr feuchtigkeitsunabhängigen Cordaiten, Pteri-

dospermen und immer dominanter werdende Koniferen (z.B. *Lebachia*, *Walchia*, *Ernestiodendron* u.a.) (HAUBOLD u.a., 1982).

Traditionell wird die Grenze vom Perm zur Trias paläozoologisch als Grenze vom Paläozoikum zum Mesozoikum gesehen. Dem gegenüber liegt diese, paläobotanisch interpretierte Grenze früher zwischen Paläophytikum und Mesophytikum bzw. Unter- und Oberperm, d.h. zwischen Rotliegenden und Zechstein nach der mitteleuropäischen Gliederung. Dies suggeriert eine große zeitliche Phasenverschiebung des Beginns des Mesozoikums gegenüber dem Mesophytikum. Wenn auch der evolutionäre Florenvorlauf plausibel ist, so ist dieser Vorlauf zeitlich geringfügiger als man bisher angenommen hatte. Nach neueren Erkenntnissen umfaßt der Zechstein von den insgesamt 50 Mio. Jahren der Dauer des Perms nur die letzten 5-7 Mio. Jahre (MENNING in SCHOLLE u.a., 1995), in denen die Koniferen und andere Nacktsamer zu den bestimmenden Elementen wurden. Die Phase des Überganges vom Paläophytikum zum Mesophytikum ist weit gespannt und erstreckt sich vom Ende des Karbons bis über das gesamte Perm. Es existiert kein so abrupter Übergang wie zwischen Paläozoikum und Mesozoikum (vgl. ERWIN in SCHOLLE u.a., 1995).

Ein deutlich zu fassendes, globales Event zur stratigraphischen Fixierung ist das sogenannte Illawarra Reversal - eine markante paläomagnetische Umpolungsmarke zwischen der Karbonisch-permischen reversen Megazone und der Permo-triadischen gemischten Megazone (MENNING, 1987). Sie teilt das Perm in einen älteren Abschnitt von 34 Mio. Jahren und einen jüngeren Abschnitt von 15 Mio. Jahren (MENNING in SCHOLLE u.a., 1995). Eine Beziehung der erdgeschichtlich zahlreichen geomagnetischen Umpolungen, die sich im remanenten Magnetismus bestimmter Minerale (z.B. Magnetit) als Gesteinsfixierung erkennen lassen, zu evolutionären Phänomenen (Innovationen und Extinctionen) der Lebewelt besteht offensichtlich nicht.

Wenn auch weltweit die limnischen Ökosysteme im tieferen Perm deutlich gegenüber dem Karbon zurückgegangen waren, so verschwanden sie aber nicht gänzlich. Die neuen selektiven Herausforderungen durch die veränderten Umweltfaktoren bewirkten neben dem Aussterben zahlreicher Floren- und Faunenelemente die Entstehung neuer, der Umwelt gegenüber resistenteren Formen. Dieser Übergang in der Evolution der Lebewelt spannte sich über einen Zeitraum von ca. 5×10^6 Jahren vom späteren Stephan zum älteren Perm (BEHRENSMEYER u.a., 1992).

Typische limnische Ökosysteme im Grenzbereich vom Oberkarbon (Stephan) und Unterperm (Autun) sind z.B. in Nordfrankreich bei Montceau überliefert. Der Klimawechsel zwischen Stephan und Autun ist hier sehr gut floristisch belegt. In den hangenden Schichten verdrängen die mesophytischen Koniferen mehr und mehr die paläophytischen Calamiten, Farne und Pteridospermen. Häufige Invertebraten im Becken von Montceau waren Syncnidariden und Ostracoden (Crustacea). Seltene

Vertreter waren tausendfüßerähnliche aquatische Arthropoden (Euthycarinoidea) und Skorpione. Insekten (z.B. Schaben), seltene Onychophoren und Muscheln vervollständigten die Biozönosen. Die Wirbeltiere waren unter den Fischen mit Acanthoden, Xenacanthiden und Palaeonisciformes präsent. Kleine Stegocephalen (Dissorophoidea) und frühe Reptilien standen an der Spitze der trophischen Pyramide (HEYLER u. POPLIN, 1989). Ähnliche faunistische Verhältnisse sind aus dem Becken von Autun und in den folgenden Beispielen anzutreffen.

Mit dem beschleunigten Zurückdrängen der paläophytischen Flora durch die Gymnospermen im Oberen Perm erfolgte die Eroberung trockener Standorte. Dieses fand auch seinen Ausdruck in der Diversität der Landwirbeltiere. Es erfolgte eine Verschiebung innerhalb der Niederen Tetrapoden von physiologisch amphibisch lebenden Formen zu den physiologisch erfolgreicherem Reptilien. Neben diesem Trend setzte sich die breite Radiation der permokarbonischen Temnospondyli, Anthracosauria und Lepospondyli fort. Letztere starben jedoch bald aus und werden auch als Ahnen - allerdings ohne verbindende Fossilfunde - der rezenten Urodela und Gymnophiona gesehen, während die Anuren in direkte Beziehung mit *Triadobatrachus* (Trias von Madagaskar) zu den Eryopodidae innerhalb der Temnospondyli gesetzt werden (CARROLL, 1993). Im Gegensatz zu den paläontologischen Befunden werden die Urodelen, Gymnophionen und Anuren durch eine Reihe gemeinsamer anatomischer Merkmale zoologisch wieder verstärkt als Lissamphibia zusammengefaßt (REMANE u.a., 1986). Als ein gemeinsames Merkmal wird der pedizellate Zahnbau (Strukturtrennung von Basis und Krone durch faseriges Gewebe) hervorgehoben (CARROLL, 1993).

Die heutigen Amphibien (Lissamphibia), die als Anamnia mit den Fischen und fischartigen den höheren Tetrapoden (Amniota) gegenüberzustellen sind, zeichnen sich durch eine Reduktion des Skelettes gegenüber ihren fossilen Vertretern aus (REMANE u.a., 1986). Mitunter werden sie auch als besondere Fischtypen, die das Wasser niemals entbehren konnten, bezeichnet (KRUMBIEGEL u. KRUMBIEGEL, 1980). Die frühen spätdevonisch-permokarbonischen Amphibien werden nach cladistischer Auffassung als Schwestergruppe der plesiomorphen Rhipidistia und der apomorphen frühen Reptilien (Captorhinomorpha und Pelycosauria) aufgefaßt (BOY, 1992). Das ökologisch Entscheidende der rezenten Amphibien ist ihre grundsätzlich auf limnische Biotope ausgerichtete Physiologie. Metamorphose und Hautatmung - die rezenten lungenlosen Plethodontidae realisieren ihren Gasaustausch nur über die Haut - sind die typischen Merkmale dieser Vertebratenklasse, die nur im Süßwassermilieu funktionsfähig sind, d.h. sie sind überwiegend extrem misohalin. **Somit**

signalisieren fossile Nachweise von Amphibien ausschließlich limnische Ökosysteme (vgl. Kap. 3.4.1). Eine gewisse Ausnahme stellen die Anpassungen einiger rezenter Anurenarten an aride Extremstandorte dar. Eine Art - *Limnonectes cancrivorus* - ist sogar in das Meer vorgedrungen (HOFRICHTER u.a., 1998). Von fossilen marinen Amphibien wird der Stegocephale *Lonchorhynchus* aus der Trias Spitzbergens bereits bei ABEL (1924) und auch in der modernen Literatur genannt (A.H. MÜLLER, 1985 und CARROLL, 1993). Wie schon ABEL bemerkte, ist dieser Beleg für eine marine Anpassung, die sich physiologisch eigentlich verbietet, nicht zwingend. Eine fluviatile Verdriftung der Kadaver ist wahrscheinlicher. Allerdings ist zu bedenken, daß Stegocephalen und andere permokarbonische Verwandte in ihrer Art und Weise der Fossilüberlieferung nicht unmittelbar ihre Physiologie zu erkennen geben. Erst die Gesamtheit des fossilen Ökosystems macht ihre Lebensweise sichtbar. Im Gegensatz zu den Lissamphibia dürften die größeren Stegocephalen eine den Reptilien ähnliche effiziente Lungenatmung besessen haben. Die Mehrzahl der heutigen Amphibien sind kleiner als 10 cm. Auf diese Weise halten sie das Verhältnis von Körperoberfläche zu Körpervolumen möglichst hoch, wodurch die Hautatmung besser gewährleistet wird (NORMAN, 1994). Die evolutionäre Miniaturisierung der Urodelen und Anuren führte zu einer konsequenten limnischen Lebensweise.

Die heutigen Amphibien sind das Ergebnis eines Optimierungsprozesses im Leben zwischen Land und Süßwasser. Sie sind nicht schlechthin Übergänge zwischen Fischen und Tetrapoden, sondern die erfolgreiche Lebensform der limnischen Regionen innerhalb der Wirbeltiere.

Interessant ist die Deutung BOYs (1992), aus dem reduzierten Schädelbau der Lissamphibia eine Paedomorphose als spezifischen frühen Evolutionsschritt abzuleiten. Unter Paedomorphose ist zu verstehen, daß im Evolutionsverlauf larvale bzw. juvenile Merkmale in den adulten Bauplan eingefügt werden. Eine These, die übrigens auch für die Herausbildung des Menschen diskutiert wird.

Die traditionelle Herleitung der oberdevonischen grönländischen Ichthyostegalia (Basisordnung der Temnospondylii innerhalb der Labyrinthodontia - A.H. MÜLLER, 1985) von den Rhipidistia (z.B. *Eusthenopteron*) scheint durch neue Befunde erschüttert zu sein. Molekulargenetische Untersuchungen lassen auch die cladistische Schwestergruppe der Crossopterygia (Quastenflosser), die Dipnoi (Lungenfische), als mögliche Ahnen der Tetrapoden erscheinen (GLAUBRECHT u. MEYER, 1996). Allerdings sprechen osteologische Merkmale des Craniums fossiler Vertreter gegen diese Annahme. Neben verschiedenen Varianten des Schädelaufbaus - latitabular

und angustitabular (v. HUENE, 1956) - wurde vor allen Dingen die Differenzierung des Wirbelaufbaus (adelospondyl, lepospondyl, temnospondyl, gastrozentral u.a.), nach GADOW, für die Klassifizierung der Niederen Tetrapoden durch WATSON, JEFREMOW, v. HUENE, u.a. in älteren Arbeiten herangezogen. Der Terminus „Niedere Tetrapoden“ ist hauptsächlich durch v. HUENE (1956) aus praktischen Erwägungen eingeführt worden, da die Osteologie der frühen Landwirbeltiere eine sichere Unterscheidung von Amphibien (höhere Anamnia) und Reptilien (primitive Amniota) kaum zulässt, worauf auch in der modernen Literatur hingewiesen wird (z.B. ELDREDGE, 1994). Die anatomische Trennung der rezenten Amphibien von Reptilien ist insbesondere durch ihre unterschiedliche Physiologie gegeben. Möglicherweise steht die Entwicklung der reptilischen Hochleistungslunge in einem engen Zusammenhang mit einer deutlichen Anhebung des atmosphärischen O₂-Gehaltes im Karbon, infolge einer erhöhten Photosyntheserate,

Außer der großen Variabilität des Aufbaus der Wirbelkörper früher Amphibien, die auch in neueren Arbeiten z.B. durch SCHISCHKIN (1988) betont wird, erscheint die Pentadaktylie der Tetrapoden als eines der ursprünglichsten Merkmale - die Tetradaktylie der Vorderextremitäten rezenter Lissamphibia ist sekundär. Neuere Befunde haben die primäre Pentadaktylie widerlegt. Die Gattung *Acanthostega* - ein naher Verwandter von *Ichthyostega* - wies an der Hand acht Finger auf (NORMAN, 1994). Ein ähnlicher Fund ist schon 1984 mit dem sechszehigen *Tulerpeton*, dem frühesten Vertreter der Anthracosauria (CARROLL, 1993), aus dem Oberdevon von Tula bekannt geworden (LEBEDEW, 1984 und 1985). Offensichtlich stellten die Vorfahren der Tetrapoden ein präadaptives Evolutionsstadium im limnisch-aquatischen Milieu dar. Neuere Untersuchungen über die Lebensweise von *Latimeria* scheinen diese Annahme zu unterstützen. Demnach wären die frühesten Amphibien in der Mehrzahl als rein limnisch-aquatische Formen und weniger als frühe Landgänger anzusprechen.

Von allen Tetrapoden sind Amphibien die Landwirbeltiere, die am sensibelsten auf Schwankungen der Umweltfaktoren reagieren und veränderte Umweltverhältnisse abbilden. BLAUSTEIN und WAKE (1995) schreiben bezüglich der rezenten Amphibien bei ihrer Erörterung des weltweiten Sterbens dieser Tetrapodenklasse (S. 58): „Man kann sie geradezu als Indikatoren für den Zustand der gesamten irdischen Lebensgrundlagen ansehen.“ Der von diesen beiden Autoren beschriebene deutliche Populationsschwund des nordamerikanischen Kascadenfrosches (*Rana cascadae*) wird von ihnen mit der Verstärkung der ultravioletten Einstrahlung in Folge des schwächer werdenden Ozon-Schutzschildes in direktem Zusammenhang gebracht. Dabei wird insbesondere der Laich von Genschädigungen betroffen. Die Gefährlichkeit von UV-B-Strahlen im Wellenlängenbereich zwischen 280 und 320 Nanometern für Organismen ist schon lange als Auslöser meist letaler Mutationen bekannt.

Im erdgeschichtlichen Extinctionsgeschehen dürften Ozon-Konzentrationsschwankungen einen erheblichen Einfluß besessen haben. Möglicherweise geht das Aussterbeereignis mittlerer Güte Ende Trias auf derartige Einflüsse zurück, da u.a. insbesondere die Stegocephalen mehrheitlich Wende Trias/Jura ausstarben. Neuere Befunde belegen, daß die Stegocephalen auf der Südhalbkugel länger überlebten. Es handelt sich dabei um die Temnospondyli-Arten bzw. -Gattungen *Siderops kehli* (Unt. Jura von Australien) (RICH u. van TETS, 1985), *Sinobrachyops* (Mitt. Jura von China) (CARROLL, 1993) und eine erst kürzlich benannte Art aus der Unterkreide Australiens - *Koolasuchus cleelandi* (VICKERS-RICH u. RICH, 1993 und HOFRICHTER u.a., 1998). Eventuell liegen hier mit dem regional unterschiedlichem Aussterbemuster Indizien für eine verstärkte UV-Belastung der Nordhemisphäre gegenüber der äquatorialen Lage Chinas und der Spätgondwanaposition Australiens im Mesozoikum vor.

4.2.2.2 Lebensgemeinschaften aus dem Rotliegenden

An den folgenden Beispielen soll der unterpermische Wandel der limnischen Ökosysteme gegenüber den oberkarbonischen Floren und Faunen aufgezeigt werden. Bei dieser Betrachtung wird dabei den frühen Amphibien (Stegocephalia=Labyrinthodontia und Lepospondyli) und primitiven Reptilien größere Aufmerksamkeit geschenkt.

Das europäische Unterperm tritt faziell und stratigraphisch namengebend als das sogenannte Rotliegende auf. Diese Abfolge besteht aus einer intensiven Wechsellaagerung von Fein- und Grobklastika, aber auch karbonatischen Ingressionen und geringmächtigen Kohleflözen. In dem älteren Anteil (Autun) dieses Molassestockwerkes schaltet sich noch eine weit über tausend Meter mächtige, im wesentlichen rhyolithische Vulkanitserie ein, die der Endphase des variszischen subsequenten Magmatismus entspricht. Die Paläogeomorphologie des mitteleuropäischen Raumes war noch nicht so ausgeglichen wie im höheren Rotliegenden (Saxon) und im Oberen Perm (Zechstein), so daß in intramontanen Trögen noch karbonähnliche klimatologische und floristische Verhältnisse herrschten.

Ein Beispiel für das Paläoenvironment des tiefsten Perms ist das **Rotliegende des Thüringer Beckens**. Die Thüringer Schichtabfolge entspricht dabei folgenden Äquivalenten:

Tambach Rotterode	Oberes Rotliegendes	Saxon
Oberhof Goldlauter Manebach Gehren	Unteres Rotliegendes	Autun

Tab. 5: Gliederung des Thüringer Rotliegenden (Unteres Perm). Die linke Spalte enthält die lokalen Schichtbezeichnungen

Die Problematik der Korrelation Rotliegendes zum Autun bzw. Saxon soll hier nicht weiter erörtert werden und ist ausführlich in KOPP (1988) dargelegt. Die engeren paläobiogeographischen Beziehungen zwischen dem Becken von Autun in Frankreich, über das saar-pfälzische und Thüringer Rotliegende, sowie dem böhmisch-sudetischen Stegocephalenvorkommen zeigt WERNEBURG (1988) auf. Die Thüringer und saar-pfälzische Rotliegendebiofazies schließt sich eng an das Autun von Montceau an. Tetrapodenfaunen sind insbesondere in den Oberhöfer-, Goldlauterer- und Manebacher Schichten reichhaltig vertreten (WERNEBURG, 1986). Die Tambacher Schichten des Oberrotliegenden lieferten lange nur amphibische und reptilische Fährten bis durch MARTENS (1988) erste Skelettfunde von Stegocephalen, Anthracosauriern (*Seymouria*) und frühen Reptilien (Diadectomorpha) bekannt wurden (vgl. MARTENS in LIENAU u.a., 1998). Letztere schließen sich eng an verwandte Formen aus dem Perm von Texas an, die hauptsächlich im Leonardian (Schichtenfolge des Unterperms Nordamerikas) verbreitet waren (BEHRENSMEYER, 1992). *Seymouria*, die der Reptilwurzel nahe steht, allerdings mit relativ spätem Erscheinen, wurde in ihrer Bedeutung als „missing link“- bzw. „connecting link“-Typus schon in den 20er Jahren von ROMER herausgestellt, kann diesem Status aber nur modellartig gerecht werden. Reptilien und Amphibien stellten im unterpermischen, limnischen Ökosystem die Spitze der trophischen Ebenen dar. Es handelt sich dabei um große Temnospondyli, Seymouriamorpha, Diadectidae, Captorhinida, Limnoscelidae, Pelycosauria und frühe Diapsiden (Araeoscelida). Seymouriamorpha, Diadectidae, Captorhinida und Limnoscelidae wurden früher (z.B. KUHN, 1958) als Cotylosauria (Stammreptilien) mit anderen permotriadischen Vertretern (Procolophonia und Pareiasauria) zusammengefaßt. Mehr der Physiologie gerecht wird die Ausgliederung

der Seymouriamorpha und ihre Zusammenfassung mit den Anthracosauria zu den Batrachosauria (nach JEFREMOV in A.H. MÜLLER, 1985) bei gleichzeitiger Einbeziehung in die Klasse Amphibia.

LINNÉ faßte in seiner berühmten und für die zoologische und paläozoologische Prioritätsregel grundlegende 10. Auflage der „Systema naturae“ Lurche und Kriechtiere noch als Amphibien zusammen. Hierin folgte er der Begriffsprägung durch ARISTOTELES (KUHN, 1957).

Die anapsiden (geschlossenes Schädeldach) Cotylosauria, synapsiden (eine Schläfenöffnung) Pelycosauria und ersten Diapsiden (zwei Schläfenöffnungen) waren die eindeutig reptilischen Vertreter im Unteren Perm. Bei CARROLL (1993) taucht die Ordnung Cotylosauria nicht mehr auf. Die Ordnung Pelycosauria stellte mit über 1,5 m Körperlänge die absolut größten Tiere. Carnivor war die Unterordnung Sphenacodontia, z.B. *Haptodus* aus dem Rotliegenden von Sachsen und *Dimetrodon* mit auffälligem Rückensegel. Die Vertreter der Unterordnung Ophiacodontia werden als Fischfresser gedeutet. Schließlich stellen die Caseidea und Edaphosauria die ersten herbivoren Formen der Tetrapoden dar.

Herbivore Arten sind typisch für Standorte, die von Pflanzen besetzt werden, ohne daß die Ausbreitung von Primär- und Sekundärkonsumenten (Vielfalt terrestrischer Invertebraten) mit dieser Eroberung neuer Lebensräume synchron verlief. Man kann schlußfolgern, daß die ersten reptilischen Herbivoren wegen des Fehlens geeigneter Beutetiere diese Anpassungschance nutzten und nutzen mußten. Ein ähnlicher Anpassungsprozeß könnte so auch bei den herbivoren Dinosauriern (Ornithischia) und einer Vielzahl känozoischer Säuger (z.B. Ungulaten) abgelaufen sein.

In BEHRENSMEYER (1992) ist eine körpergrößengemäße Klassifikation permokarbonischer Tetrapoden gegeben, die hier auf Beispiele aus dem Rotliegenden übertragen wird:

	< 0,5 m	0,5 - 1,5 m	> 1,5 m
carnivor (incl. insektivor und omnivor)	Dissorophoidea (Stegocephalen), Discosauriscidae (Anthracosaurier), Captorhinomorpha (frühe Reptilien)	Eryopidae Archeosauridae Actinodontidae Zatrachydidae (Stegocephalen), Captorhinomorpha Araeoscelidea (frühe Reptilien)	<i>Phanerosaurus</i> (Diadectosaurier), <i>Haptodus</i> (Pelycosaurier)
herbivor			<i>Phanerosaurus</i> (Diadectosaurier), <i>Edaphosaurus</i> <i>Casea</i>

Tab. 6: Zusammenstellung wichtiger permischer Amphibien und Reptilien nach Körpergrößen und Ernährungsweisen

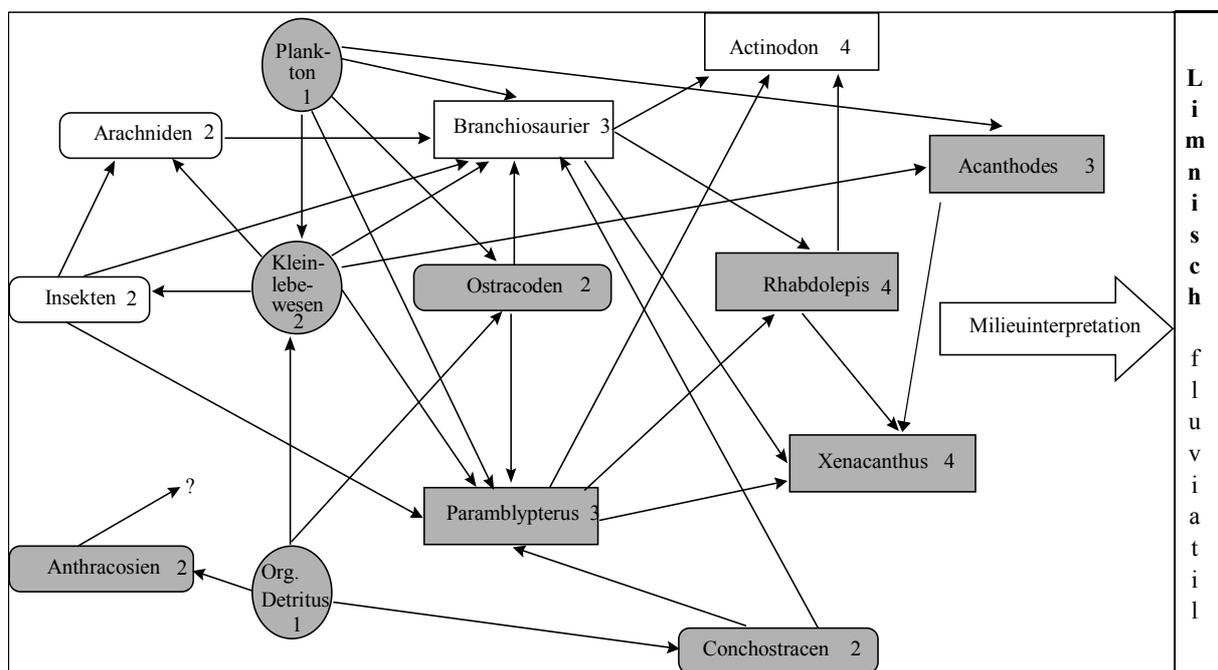
Unter den hier aufgeführten Formen sind die Zatrachydidae besonders interessant. Typisch für diese Familie sind große Nasalforaminae, die auf eine zusätzliche Gaumenschleimhautatmung hindeuten oder als Indiz für einen aufblasbaren Luftsack gelten können. Bei einigen Gattungen treten am Schädel Knochenkämme und -fortsätze auf, die als Merkmale terrestrischer Anpassung gedeutet werden (vgl. HAUBOLD u.a., 1982). Derartige physiologische Ausbildungen sind denkbar, wenn man die Vielfältigkeit z.B. in der Fortpflanzungsphysiologie und anderen Anpassungsstrategien rezenter Anuren als Vergleich heranzieht. Die ovulipare australische Froschart *Rheobatrachus silus* vermag die befruchteten Eier zu verschlucken und im Magen auszubrüten. Dann erfolgt die „orale Geburt“ der Jungen nach abgeschlossener Metamorphose über das Maul des Muttertieres (BLÜM, 1985). Entlehnt der griechischen Mythologie kann man diesen Vorgang als Kronos-Phänomen bezeichnen. Durch Steuerung der Harnsäureproduktion vermögen einige Froscharten sich in extremen Trockenregionen zu behaupten. Ähnlich den Lungenfischgattungen *Lepidosiren* und *Protopterus* bildet der Pfeiffrosch *Lepidobatrachus laevis* im Boden ausgetrockneter Gewässer wasserundurchlässige Kokons aus und kann sich so länger vor Austrocknung schützen (McCLANAHAN, u.a., 1998).

Ökosystemare Beziehungen sind am besten durch **Nahrungsnetzwerke** zu beschreiben, wie sie z.B. für die Lebacher Rotliegendefauna durch BOY (1972) oder OLSON (1971) für das tiefere texanische Perm vorgenommen wurden. Erst die anatomischen und die sich daraus teilweise ergebenden physiologischen Interpretationen bieten eine sichere Basis für die Beurteilung des Paläoökosystems in Form eines Nahrungsnetzes. Bei diesen speziellen Analysen ist zu bedenken, daß die Fossilgemeinschaften in Thanatozönosen bzw. Taphozönosen vorliegen und nur bedingt Biozönosen widerspiegeln (SIMPSON, 1984) (vgl. Kap. 4.1).

Die Forderung FRÄNZLES (1986), synenergetische und ökosystemare Zusammenhänge über quantitative Bestimmungen von Nahrungsketten-, Energie- und Stoffumsetzungen sowie durch flächendeckende ökologische Informationen aufzudecken, ist im Gegensatz zur „Neo“-Ökologie in der Paläoökologie nicht auf gleichem methodischen Weg zu erlangen.

Als Beispiel sei hier die Vernetzung der Fauna aus den Manebacher Schichten Thüringens dargestellt (Abb. 23). Die Spitze, dieser auch als Nahrungspyramide aufzustellenden Beziehungen, stellt die Stegocephalengattung *Actinodon* (Temnospondylia) an Land und der Hai *Xenacanthus* im Wasser dar. Insgesamt mündet die Analyse in eine Milieuinterpretation mit konkreten Aussagen für ein spezifisches Biotop, das Bestandteil des gesamten Paläoenvironments war.

Diese Nahrungsnetzschemata sind auf ähnliche Fossilbefunde anwendbar und bei Fehlen einzelner Taxa, sind über „Fehlstellenprognosen“ Ähnlichkeiten bzw. Unterschiede aufzuzeigen (s. Kap. 6.2.2). Statt eines kompletten Nahrungsnetzes liegt eine „Retikula foramina“ vor. Die Erkenntnis dieser Löchrigkeit führt über Fehlstellenprognosen zu einem Konzept der „Leernischen“, deren hypothetische Prognostizierung eine Annäherung an die reale Rekonstruktion der Paläoumwelt gestattet. Derartige Anwendungen eignen sich vorzüglich für entsprechende Computersimulationen.



- In Wasserregion verbreitet
- Vorwiegend in Uferregion verbreitet
- 1 Produzenten
- 2 Primärkonsumenten
- Sekundärkonsumenten
- 4 Tertiärkonsumenten
- Mikroorganismen
- Wirbellose
- Wirbeltiere

Abb. 23: Wahrscheinliche Nahrungsbeziehungen zwischen Mikroorganismen, Wirbellosen, Fischartigen (Haie), Fischen und Amphibien in den Manebacher Schichten des Thüringer Unterrotliegenden (verändert nach KOPP, 1988)

Als ein weiteres Beispiel sei die bedeutsame, aber bisher viel zu wenig berücksichtigte Fossilassoziaton aus dem **Rotliegenden von Lieth bei Elmshorn** genannt. 1954 wurden durch REICHE in den halokinetisch aufgeschleppten Feinklastika und Karbonaten des Rotliegenden in zwei Nachbargruben der „Liether Kalkgrube“ eine reichhaltige Flora und Fauna nachgewiesen. Die intensive Halokinese des Rotliegend- und Zechsteinsalinars im Unterelbetrog - hier der Salzstock Elmshorn - bewirkte das Zutagetreten dieses Fundhorizontes.

Die Genese norddeutscher Salzstrukturen in einzelnen paläotektonischen Zeitsequenzen gibt Abbildung 24 wieder. Hieraus sind Salzkissenstadien, primäre und sekundäre Randsenken und ausgeprägter Diapirismus in Verbindung mit Erdölmigration bzw. -akkumulation zu entnehmen. Die modernen Vorstellungen zu den vielfältigen halokinetischen Entwicklungsformen gehen auf JARITZ und TRUSHEIM (50er und 60er Jahre) zurück.

Die Abbildung 25 zeigt eine didaktisch aufbereitete Schautafel des geologischen Baus Schleswig-Holsteins, die neben der Oberflächengliederung (gerastert) den tieferen Untergrund flächig und in einem keilförmigen Profilschnitt darstellt.

Zechstein und Rotliegendes liegen im Naturschutzobjekt Liether Kalkgrube in vielfältiger halokinetischer Tektonik vor. Neben Rotliegend-Sätteln bzw. Zechstein-Mulden, Verwerfungen, Überkipnungen und Kulissenfalten trifft man sogar Mylonit-Zonen an (GRUBE, 1957). PRANGE (1993) gibt einen geschlossenen Überblick über die Entdeckungs- und Forschungsgeschichte des Perms von Lieth bei Elmshorn. MÄDLER (1992) hat die Florenassoziaton von Lieth monographisch bearbeitet und stellt sie in das höhere Rotliegende (Saxon).

Außer reinen Rotliegendelementen - Farnen und Koniferen der Gattungen *Asterotheca*, *Cordaites*, *Walchia* cf. *Ernestiodendron*, *Palaeovoltzia reichei* - sind mehr zum Zechstein gehörende Koniferen der Gattungen *Ullmannia* und *Quadrocladus* sowie der Schachtelhalm *Neocalamites* und frühe Ginkgo der Gattung *Sphenobaiera* vertreten.

Als Anmerkung zu MÄDLER (1992) sind folgende Aussagen zu treffen. In dieser Arbeit wird *Hysterites cordaitis* als Vertreter der Cordaitales vorgestellt. Als seltene Nachzügler sind Cordaiten auch aus dem Zechstein bekannt, z.B. *Cordaites pangeritii* aus dem Kupferschiefer von Mansfeld, monosaccate Sporen der Gattung *Florinites* und ein fraglicher Rest aus dem Marl Slate - *Cordaites aequalis* (HAUBOLD u. SCHAUMBERG, 1985). Durch das Übergewicht der Häufigkeit von *Ullmannia* und *Quadrocladus* könnte man auch den Eindruck einer reinen Zechsteinflora gewinnen - *Cordaites* wäre kein Widerspruch und *Palaeovoltzia reichei* könnte ein zeitäquivalentes Element zu *Pseudovoltzia liebeana* in einer speziellen Subflorenprovinz sein.

Maßstab 1:50 000

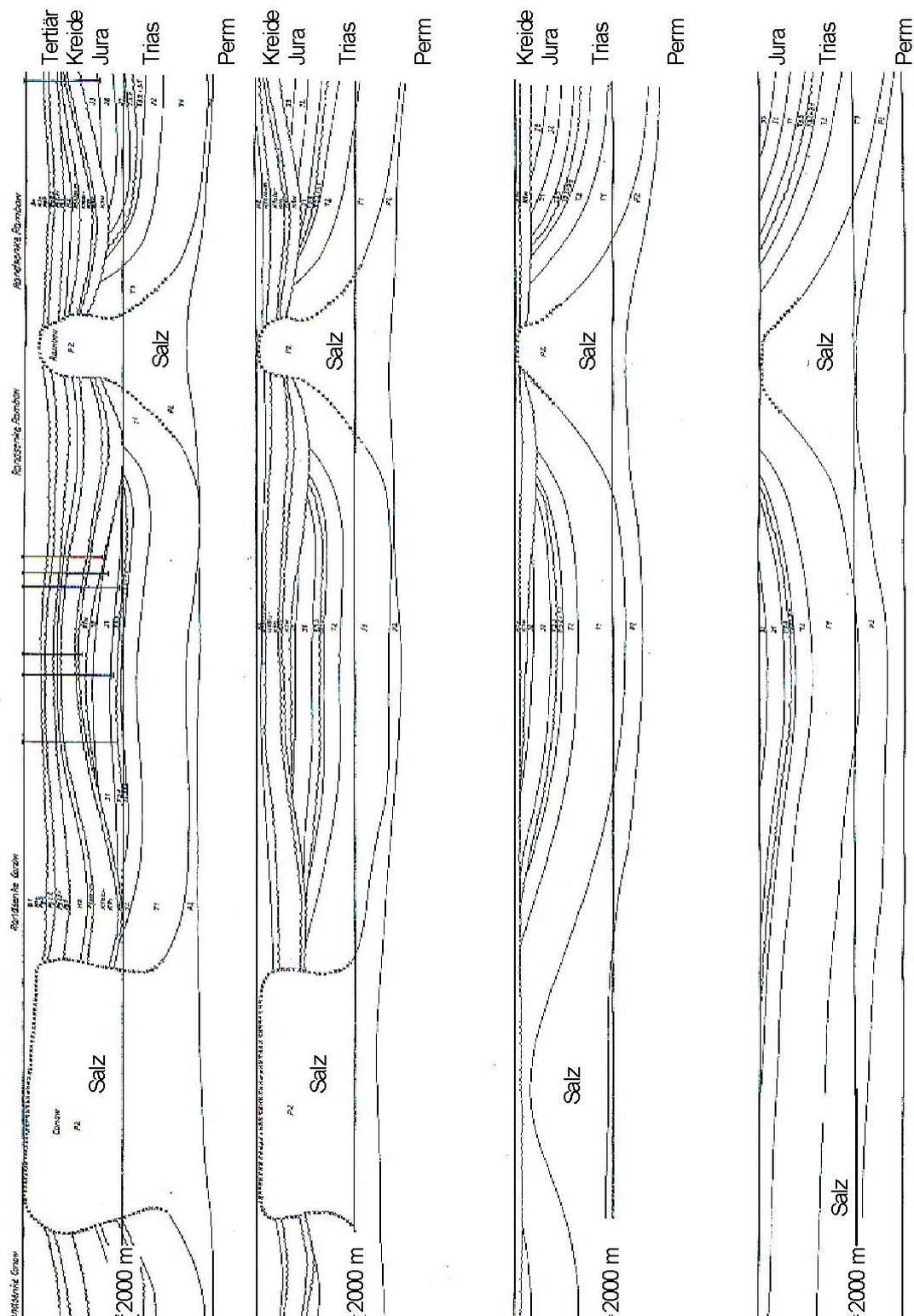


Abb. 24: Zeitliches Entwicklungsschema als paläotektonischer Profilschnitt in Norddeutschland mit Betonung der für diese Region typischen Salzstockgene-
 se (verändert nach KOPP, 1985); dargestellt sind 4 Zeitschnitte (von unten
 nach oben): Beginn Kreide, Beginn höhere Unterkreide, Beginn Tertiär und re-
 zent



Abb. 25: Für den Bildungsbereich (EWF der CAU Kiel, Museum für Natur und Umwelt Lübeck und Schulverband Bordesholm/Eiszeitmuseum S.H.) nach Kriterien der Anschaulichkeit aufbereitete großformatige Schautafel über die Geologie von S.H. (Entwurf 1992 und letzte Ausführung KOPP, 1997)

Die Lithologie und die tektonostrukturelle Situation spricht aber, nach mündlicher Mitteilung durch Prof. Grube, ausdrücklich für Oberrotliegendes. Es bleibt demnach doch nur die Schlußfolgerung, daß in Lieth eine Rotliegend/Zechstein-Mischflora oder eventuell besser Übergangsflora vorliegt. Dies deckt sich mit der Bearbeitung der Muschelfauna durch BACKHAUS (1964).

„Wenn die fossilführenden Horizonte von Lieth in das Rotliegende gehören, dürften sie in die Obere Folge der Hannover-Formation innerhalb der Helgoland-Provinz nach GRALLA (1988) zu stellen sein. Die obere Folge der Hannover-Formation wird mit dem Rhythmus 17 der Mellin-Schichten der Nordostdeutschen Senke korreliert. Die Erdgasspeicherhorizonte der Altmark liegen in den basalen Eldena- und Peckensen-Schichten. Das Illawarra-Reversal, als markantes magnetostratigraphisches Event, ist unterhalb der Horizonte von Lieth zu erwarten“ (KOPP in MÄDLER 1992, S.6-7).

Eine endgültige Einschätzung ist sicherlich erst möglich, wenn die faunistischen Elemente in ihrer Gesamtheit bearbeitet vorliegen. Von besonderer Bedeutung sind dabei die Conchostracen, Insekten und Fische. GRIPP (1964) erwähnt unter den mehr als 2500 Fundstücken auch zwei Stegocephalenarten in 6 Exemplaren. Diese sind für die stratigraphische Einstufung von höchster Bedeutung.

Aus den Arbeiten von WERNEBURG (1983 ff.) zur Revision der permischen Labyrinthodontier ergibt sich, daß im Oberrotliegenden die Familie der Dissorophoidea durch die Discosauriscidea ersetzt werden. In Lieth ist demnach hauptsächlich *Discosaurus pulcherrimus* zu erwarten, im Gegensatz zu den Branchiosauriergattungen *Melanerpeton* und *Apateon* des Unterrotliegenden. Aus dem Kupferschiefer (Randfazies von Gera) ist ein verschollener Branchiosaurusschädel kurz beschrieben (KUHN, 1961), der wegen der Salinität des Zechsteinmeeres sehr problematisch ist und ähnlich der weiter oben genannten Gattung *Lonchorhynchus* zu werten ist.

Für Oberkarbon und Autun liegt eine Blattodea-Zonengliederung von SCHNEIDER (1982) vor. Jüngere Insektenreste sind sehr selten und somit sind die zwei Fundstücke aus Lieth sehr bedeutungsvoll. Leider sind die Originale von GUTHÖRL verschollen, aber zumindest von ihm 1962 kurz publiziert, jedoch nicht abgebildet. Eine Schlüsselstellung dürften die ca. 60 Fischreste von Lieth einnehmen. Eine Revision der permischen Palaeonisciformes steht noch aus (vgl. BOY u. MARTENS, 1991).

Eine zusammenfassende paläoökologische Analyse der Fossilgemeinschaft von Lieth bei Elmshorn würde einen entscheidenden Einblick in das ausgehende Paläozoikum bzw. in den Übergang vom Paläophytikum zum Mesophytikum des nördlichen Mitteleuropas liefern.

Die Abfolgen des mitteleuropäischen Rotliegenden sind ein eklatantes Beispiel für die Problematik stratigraphischer Gliederungen, ihrer Korrelationen untereinander und der Bewertung von phylogenetischen Reihen einschließlich taphonomischer Limitierung und damit verbundener Lückenhaftigkeit von Fossilien aus unterschiedlichen Sedimentationsräumen.

Hinzu kommen methodische Schwierigkeiten und Mißverständnisse. BOY und MARTENS (1991) legen diesen Sachverhalt folgendermaßen dar (S. 173-174): „Naturgemäß ist jeder Bearbeiter versucht, bei den chronostratigraphischen Korrelationen seine meist unbewußte, vorgefaßte Meinung mit passenden Fakten zu untermauern und widersprechende Fakten zu negieren. In Extremfällen hat dieser menschlich verständliche Drang zu Fehlbestimmungen von angeblich leitenden Fossilien geführt. Häufiger und weniger klar erkenntlich bewirkte er Zirkelschlüsse in der logischen Argumentation: Die Vorkenntnis bestimmter stratigraphischer Korrelationen und damit des ungefähren stratigraphischen Alters der Arten wurde benutzt, um die Evolution dieser Arten zu rekonstruieren. Darauf beruhen wiederum bestimmte Zonengliederungen, die zu weiterführenden Korrelationen verwendet wurden ...“. Diese hier auf-

gezeigte Kritik ist nicht generell auf alle stratigraphischen Korrelationen übertragbar. Auch wenn die durch BOY und MARTENS dargelegten Vorwürfe zu drastisch erscheinen, insbesondere wenn man das redliche Bemühen der hinter dieser Kritik stehenden Spezialisten bedenkt, sollte man aber diese Grundprobleme „im Auge behalten“.

4.2.2.3 Tieferes Perm aus Westchina

Zum Vergleich mit den mitteleuropäischen Lebensgemeinschaften des Rotliegenden soll eine neu entdeckte und der Öffentlichkeit bisher weitgehend unbekanntes Fossilfundstätte aus dem tieferen Perm Chinas (Qiyiniao) vorgestellt werden.

HAI (1993) gibt eine Vielzahl bemerkenswerter Fossilien bekannt, die er im Zeitraum von 1975 - 1991 in der Provinz Xinjiang der Uigurischen Autonomen Region der Volksrepublik China gefunden hat. HAI versteht unter dem von ihm verwendeten komplexen Begriff „Palaeoecological geography“ die paläontologische Analyse mit dem daraus abgeleiteten Paläoenvironment des Spätpaläozoikums und verbindet diese zu einer Gesamtaussage von Wechselwirkungen zwischen der Biosphäre und den geographischen Gegebenheiten dieser Region im Verlauf der Erdgeschichte. Eine Kommentierung der Veröffentlichung HAIs liegt durch HASSENPFUG und KOPP (1997) vor.

Die im Tienschan gelegene, leider nicht genauer lokalisierte Fundregion, enthält eine kontinuierliche Abfolge jungpaläozoischer (Karbon und Perm) bis mesozoischer (Trias und Jura) Sedimente. Zahlreiche Falten und Verwerfungen belegen eine komplizierte Tektonik, die von quartären Lößablagerungen verhüllt ist. Morphologisch befindet sich das Fundgebiet in einer generell westöstlichen Talerstreckung mit einer maximalen Höhe der Hügel von 934,4 m NN. Die ca. 50 m mächtige permische Sedimentabfolge enthält neben Feinklastika eine bituminöse Kalkfazies mit lakustrischer Flora und Fauna. Insgesamt werden sieben Fossilfundpunkte genannt. Das Alter wird mit 270-280 Mio. Jahre als unterpermisch angegeben. Nach der chinesischen Stratigraphie dürften diese Schichten mit dem basalen Mapingian und höheren Xiangzhongian zu korrelieren sein. Somit ergibt sich nach HAQ und VAN EY-SINGA (1987) eine Korrelation mit dem nordamerikanischen Wolfcampian und Leonardian und dem europäischen Autun bzw. Rotliegenden zur Standardgliederung der Cisuralregion (Asselian, Sakmarian und Artinskian). Nach dem gegenwärtigen Stand ist eine abschließende stratigraphische Beurteilung noch nicht möglich. Die Fossilin-

dizien sprechen aber für eine mehr an der Perm-basis gelegene Einstufung des Fundkomplexes.

Die zahlreichen, z.T. kompletten Fischfunde, ordnet HAI hauptsächlich den Palaeonisciformes zu und fügt sie entsprechend in das taxonomische System der Fische und Fischartigen ein. Einige Formen lassen sich mit den Gattungen *Rhabdolepis* und *Acrolepis* vergleichen. Gedrungene Exemplare ähneln sehr der Formengruppe *Amblypterus*. Eine sichere Beurteilung der taxonomischen Zugehörigkeit ist erst bei einer genaueren Analyse der Schuppen und Schädel möglich. In ebenfalls ausgezeichneten, z.T. kompletter Erhaltung liegen ca. 70 Exemplare von Tetrapoden vor. Der vorgenommene Vergleich von HAI mit der rezenten ostasiatischen Urodelenart *Andrias* (= *Megalobatrachus*) *davidianus* ist nur bedingt möglich. Die Mehrzahl der Funde dürfte den Dissorophoidea - vergleichbar den Gattungen *Apateon* und *Melanerpeton* (früher *Branchiosaurus*) - innerhalb der Ordnung der Stegocephalia zuzuordnen sein.

Neben den kleinwüchsigen Dissorophoiden, die häufig larvale Stadien mit Tendenz zur Neotenie aufweisen, bestehen bei anderen Exemplaren Ähnlichkeiten zu adulten Formen der Stegocephalengattung *Actinodon*. Möglicherweise liegen auch Vertreter der Discosauriscidae vor, die innerhalb der Ordnung Anthracosauria bzw. Seymouriamorpha der Wurzel der Reptilien nahestehen (s. Kap. 4.2.2.1). Eine eindeutige taxonomische Klärung würde auch Aussagen zur stratigraphischen Einstufung ermöglichen, da Dissorophoiden - zumindest in den europäischen Typuslokalitäten - das tiefere Rotliegende und Discosaurisciden das höhere Rotliegende repräsentieren, wie weiter oben dargelegt wurde.

Der Nachweis von *Urumqia liudaowanensis* (ZHANG FAKUI u.a., 1984) aus dem Perm von Urumtschi/Xinjiang als einen Vertreter der Discosaurisciden weist möglicherweise enge Beziehungen zu diesen Funden auf. Ein weiterer asiatischer Fund eines Seymouriamorphen der Gattung *Utegenia* ist aus dem permokarbonischen Grenzbereich Kasachstans bekannt geworden (LAURIN, 1996).

Ein Teilskelett mit Kieferfragment könnte - unter großem Vorbehalt - mit den überwiegend nordamerikanischen Hylonomidae innerhalb der Stammreptilordnung „Cotylosauria“ zu vergleichen sein. Nur eine detaillierte osteologische Analyse kann hier Aufklärung geben.

Die traditionelle Ordnung Cotylosauria wird in der modernen Literatur nicht mehr geführt und ist in mehrere Ordnungen aufgeteilt. Von diesen werden die Anthracosauria mit den Seymouriamorpha den Amphibien und die Captorhinomorpha, Procolophonia nebst den Pareiosauria den Reptilien zugeordnet (CARROLL, 1993). Die Diadectomorpha, die ebenfalls zu den Cotylosauriern zählten, werden teils als Amphibien (CARROLL, 1993), teils als Reptilien (A.H. MÜLLER, 1985) gewertet.

Die spektakulärsten Funde sind die Fossilien von Qiyiniao. Es sind mehrere Exemplare gefunden worden, wobei zwei Funde - einer mit Gegenplatte - in mehreren Detailaufnahmen vorliegen. HAI deutet sie in der knappen englischen Einführung des ansonsten nur chinesischen Textes als mögliche „Palaeo-Birds with fin-like wings“ und stellt Varianten von Lebensbildrekonstruktionen vor. So phantasievoll und interessant diese Deutung als Alternative zur archosauroiden Abstammung der Vögel über *Archaeopteryx* auch erscheinen mag, so kann man diese Ansicht jedoch nicht teilen.

Eine Beziehung zwischen fliegenden Fischen und Vögeln wurde dagegen schon in der frühen abendländischen Kultur gesehen. Entsprechend der Auslegung der Genesis nahm Aurelius AUGUSTINUS an, daß die Vögel über Flugfische aus freischwimmenden Fischen hervorgegangen sind (RIEPPPEL, 1992).

An dieser Stelle soll folgender Exkurs zur frühen Evolution der Vögel gegeben werden, da neueste Funde dieses Bild wesentlich, über *Archaeopteryx* hinausgehend, komplettiert haben. Insbesondere sind es mehr oder weniger vollständige Reste aus Spanien und China. Zu nennen sind: Aus der höheren Unterkreide (Barreme-Apt) Spaniens (Las Hoyas) *Iberomesornis* und *Eoalulavis*. Aus der zeitlich umstrittenen Yixian-Formation Chinas (Liaoning) sind *Confuciusornis*, *Sinosauropteryx*, *Protarchaeopteryx* und neuerdings *Caudipteryx* (CURRIE, 1998) bekannt. Die terrestrische Yixian-Formation weist die unsichere Datierung deshalb auf, weil keine Korrelation zur marinen Abfolge möglich ist. WELLNHOFER (1997) plädiert für eine kreidezeitliche Einstufung. Nach Datierungen mittels Kalium/Argon- und Rubidium/Strontium-Methode einer Vulkanitserie wird die Yixian-Formation mit 137 bzw. 142 Mio. Jahre eingestuft. Dies bedeutet, daß tiefste Unterkreide oder höchster Jura in Frage kommt. Aus der deutlich jüngeren Jiufutang-Formation (höhere Unterkreide) sind die Gattungen *Sinornis* und *Cathayornis* bekannt geworden (PADIAN und CHIAPPE, 1998). Weitere Funde aus der Unterkreide der Mongolei (*Ambiortus*), Patagoniens (*Unenlagia*) und Nordkoreas sind nachgewiesen. Viele dieser aufgeführten Gattungen - bis auf die Funde aus Spanien sind in der Mehrzahl nicht als echte Vögel aufzufassen und gehören in die breite Übergangszone von den theropoden Dinosauriern zu den Vögeln (ACKERMANN, 1998). *Confuciusornis* ist hingegen ein echter zahnloser Vogel, der einen deutlichen Geschlechtsdimorphismus aufweist. *Enaliornis* ist ein weiterer früher Vogel aus der Unterkreide Englands (CARROLL, 1993). Eine fragwürdige Feder aus dem Jura Kasachstans und eine sichere Feder aus dem Hauterive (Unterkreide) im Libanonbernstein ergänzen den Fundumfang (HAUBOLD, 1989). Des weiteren sind Federn aus Australien und Fußabdrücke aus Kanada in der tieferen Kreide nachgewiesen (CARROLL, 1993). Der von CHATTERJEE Anfang der 90er Jahre als ältester Vogel (Obere Trias) präsentierte *Protoavis texensis* ist in Wirklichkeit ein früher Theropode (Saurischia-Dinosaurier) (WELLNHOFER, 1992). Auch *Cosesaurus* aus dem Oberen Muschelkalk Kataloniens ist kein früher Vogel, sondern eine primitive Eidechse (WELLNHOFER, 1985). Nach wie vor ist *Archaeopteryx* der älteste echte Vogel (vgl. CARROLL, 1997). Eine fachdidaktische Zusammenfassung über den aktuellen Stand hinsichtlich *Archaeopteryx* und den anderen mesozoischen Vögeln ist durch WELLNHOFER, TISCHLER u.a. gegeben (Autorenkollektiv, 1998).

Tatsächlich weisen die Qiyiniao-Fossilien eine gewisse Ähnlichkeit mit kopflosen Vogelkadavern auf. Offensichtlich handelt es sich um durch Fäulnisgase aufgerissene und somit z.T. mazerierte Fische. Das Auffällige an diesen Funden sind die extrem großen Pectoralflossen, die dazu anregen, hier eine eventuelle ancestrale Form der Vögel zu sehen, die direkt auf die Osteichthyes (Knochenfische) zu beziehen ist. Auf die sich daraus ergebenden anatomischen Schwierigkeiten soll hier nicht eingegangen werden. Im Gegensatz zu HAI sind in diesen Funden nicht die frühesten Vögel im eigentlichen Sinne zu sehen, sondern eventuell die frühesten flugfähigen Fische der Erdgeschichte, die in Analogie zu den rezenten fliegenden Fischen, z.B. der Gattung *Exocoetus* mittels der stark vergrößerten Brustflossen ein Gleitflugvermögen besaßen. Der rezente südamerikanische fluviatil lebende Beilbauchfisch kann sogar durch Bewegung der Brustflossen aktiv fliegen! Grundsätzlich entsprechen die großen Brustflossen und auch die deutlich erhaltenen Rückenflossen der Qiyiniao-Fische in spezialisierter Form dem allgemeinen Typus der Actinopterygier. Bisher sind erst aus triadischen Sedimenten flugfähige Fische der Gattungen *Thoracopterus* und *Dollopterus* bekannt geworden, die der Überordnung Chondrostei (Palaeonisciformes u.a. Ordnungen) innerhalb der Actinopterygii zugeordnet werden. In diese Verwandtschaft sind die Qiyiniao-Fossilien zu stellen. Dieser neuen Art und Gattung dürfte sicherlich der Rang einer eigenen Familie und eventuell auch eigenen Ordnung zukommen. Auf der Basis der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Actinopterygia nach CARROLL (1993) sind in der hier gegebenen Abbildung 26 die Vertreter der flugfähigen rezenten und fossilen Fische unter Einbeziehung der Qiyiniao-Fische dargestellt.

Gegen die Interpretation der Qiyiniao-Fossilien als flugfähige Fische spricht ihre Vergesellschaftung mit einer rein limnisch-terrestrischen Fauna. Die Feingliedrigkeit und Vielstrahligkeit der Pectoralflossen können auch für einen mit „Schleierflossen“ ausgestatteten Sumpfbewohner sprechen. Ob die Brustflossen tatsächlich ein Gleitfliegen ermöglichten, ist erst beim Nachweis eines kräftigen Schultergürtelapparates am Fossil zu belegen. Es ist durchaus denkbar, daß in den großflächigen permokarbonischen Seenniederungen aerodynamische Verhältnisse ähnlich der heutigen Amazonasregion herrschten, die einen Gleitflug ermöglichten.



1. Neue Form aus dem Unteren Perm von China; Ordnung unbestimmt - Palaeonisciformes oder andere Verwandtschaft
2. *Thoracopterus*; Trias von Nordamerika, Europa und Australien
3. *Dollopterus*; Untere und Mittlere Trias von Nordamerika und Europa
4. *Cheirothrix*; Obere Kreide von Südwestasien und Europa
5. *Exocoetoides*; Obere Kreide von Südwestasien
6. *Rhamphexocoetus*; Eozän von Europa
7. *Exocoetes*; rezent
8. *Dactylopterus*; rezent

Abb. 26: Erdgeschichtlich versetztes Auftreten analoger Formen von „fliegenden Fischen“ in der Stammesgeschichte der strahlenflossigen Fische (Phylogenie nach CARROLL, 1993)

Die neuen chinesischen Funde zeigen, daß noch vor den oberpermischen reptilischen Gleitfliegern *Weigeltisauriscus* und *Daedalosaurus*, vor den mesozoischen Pterosauriern und Aves und vor den känozoischen Chiroptera (Fledermäuse) unterpermische Fische offensichtlich den zaghaften Versuch der Eroberung der Lüfte unternommen haben.

Nicht minder bedeutungsvoll als die bisher vorgestellten Fossilien dürften die beschriebenen Insekten und anderen Arthropoden sein. Neben Blattodearesten und z.T. sehr gut erhaltenen Palaeoptera liegt möglicherweise auch ein Vertreter der Syncnidaria (Crustacea) vor. Fehlende Größenangaben machen eine Beurteilung schwierig. Biostratigraphisch von besonderem Interesse ist auch der Nachweis von Conchostracen, die in zahlreichen Exemplaren abgebildet sind. Die nachgewiesenen Pflanzenreste sind spärlich vorhanden. Deutlich erkennbar sind Reste von Calamiten und Cordaiten. Die Vielfalt und z.T. Neuheit der Fossilfunde geben interessante phylogenetisch-paläoökologische und biostratigraphische Anstöße, denen bei einer weiteren Bearbeitung eine große Aussagekraft für die Beurteilung der jungpaläozoischen Umweltsituation zukommt.

4.2.3 Aussterbeereignis Perm/Trias

Im Ausgang des Perms und damit gleichzeitig des Paläozoikums vor ca. 250×10^6 Jahren wird die möglicherweise größte biologische Katastrophe der Erdgeschichte gesehen. Nach RAUP und SEPKOSKI (1986) starben am Ende des Perms ca. 35% aller Familien und sogar über 60% aller Gattungen aus. In einer späteren Publikation gibt SEPKOSKI (1990 b) mit ca. 50% die Aussterberate aller Gattungen bereits für das Guadalupian (höheres nordamerikanisches Perm) an. Bei den marinen Invertebraten setzt STANLEY 1986 für das Aussterben der Arten sogar 70 bis 90% an. Die Ammoniten z.B. überlebten mit höchstens 2 oder 3 Gattungen (STANLEY, 1989b). Insgesamt dürften am Ende des Perms (Djulf-Stufe) nach RAUP (in WILSON, 1992) zwischen 77% und 96% aller mariner Arten erloschen sein. Nach Schätzungen verschiedener Autoren lag die Anzahl aller im späten Perm lebenden marinen Arten zwischen 45000 und 240000 (VALENTINE et al., 1978). Unter Zugrundelegung des Mittels von 150000 Arten wären somit ca. 144000 Arten ausgestorben. Diese Angabe erscheint unter Berücksichtigung der in der weiteren Entwicklung zunehmenden Diversität als viel zu niedrig. Wenn diese Zahl den tatsächlichen Verhältnissen entspräche, könnte kaum von einem Massensterben - zumindest hinsichtlich der quantitativen Biodiversität - gesprochen werden. Entscheidend ist die Frage nach der Gleichzeitigkeit des Aussterbens der verschiedenen Formen für die

Beurteilung des biologischen Umbruches vom Paläozoikum zum Mesozoikum und soll im folgenden diskutiert werden.

CARROLL (1993) verweist darauf, daß die 50%ige Extinction der marinen Evertebratenfamilien keine Entsprechung bei aquatischen und terrestrischen Vertebraten besitzt. Wie dieser gegensätzliche Befund zu werten ist, muß im Detail offenbleiben.

Allerdings sind nach STANLEY (1989) die Therapsiden unter Berufung auf SLOAN in der zweiten Permhälfte ebenfalls von mehreren Aussterbewellen betroffen. Dies trifft aber nur in eingeschränktem Maße zu. Gerade die formenreichen Dicyodontier, Therocephalia und Cynodontia überschreiten die Perm-Trias-Grenze (PTT) relativ unbeschadet (CARROLL, 1993 u. KEMP, 1982). Auf der Grundlage einer älteren Analyse von Gattungszahlen ermittelt ROBINSON (1971) dagegen einen Rückgang der Therapsiden vom Oberen Perm zur älteren Trias um 79%. Die Aussagen bleiben widersprüchlich (siehe TEICHERT, 1990). Nach SLOANs Ansichten sind die Aussterbewellen der Wirbeltiere im Verlauf des Perm auf nacheiszeitliche Klimaoszillationen zurückzuführen.

Im Gegensatz zu ERWIN (1996) plädiert auch STANLEY (z.B. 1989) für klimatologische Einflüsse als Hauptfaktoren für den spätpaläozoischen Umbau der Biosphäre. Als Indizien für erhebliche glazigene Einflüsse am Ende des Perms werden die sogenannten sibirischen dropstones - marine Schmelzwasserabsätze - angeführt.

Wenn auch definitiv an marinen Invertebraten, wie Fusulinen (spezifische Foraminiferen), Rugosen (auch Tetracorallia genannt, die gegenüber modernen Korallen eine andere Septenausbildung haben), zahlreiche Brachiopoden, Bryozoen, Crinoiden und Ammoniten sowie bereits vorausgehend die Trilobiten verschwanden, bleibt die Frage nach einer simultanen Extinction offen. Im Detail sind die Aussterbemuster komplizierter, z.B. bei den Bryozoen. SCHÄFER und FOIS-ERICKSON (in WALLISER u.a., 1986) belegen ein sehr differenziertes Bild der einzelnen Linien. So ist den Cystoporata, Cryptostomata, Fenestrata und Trepostomata der große Gattungsrückgang Wende Perm/Trias gemeinsam. Jedoch ist keine dieser Linien unmittelbar an der Grenze erloschen, sondern setzten sich im Mesozoikum - wenn auch vermindert - fort. Dieses phylogenetische Muster wird in enge Beziehung zur Endkonfiguration der Pangäa gesetzt. Die folgende triadische Rückeroberung des Lebensraumes in der Tethys und Panthalassa, der im Prinzip paläozoischen Bryozoen, offenbart an diesem Beispiel das sehr differenzierte Innovations- und Extinctionsmuster.

Unter Auflistung einer Reihe zu klärender Einzelfragen plädiert TEICHERT (1990) für eine vertiefende, qualitative Analyse der Lebewelt im permotriadischen Grenzbereich, da nach seiner Meinung die quantitativen Erhebungen in der zahlreichen Literatur zu einem verzerrten Bild des Aussterbeereignisses führen. Dieses ergibt sich daraus, daß Familien herangezogen werden, ohne die Anzahl der Gattungen in den einzelnen Familien bzw. den weltweiten Artenreichtum oder auch den örtlichen Endemismus ausreichend zu berücksichtigen. Bevor der Terminus „Massenextinc-

tion“ seine Berechtigung erhält, ist folgende Aussage TEICHERTs (S. 230) von grundsätzlicher Bedeutung (dies gilt auch für andere Grenzbereiche): „The search for the cause, or causes, must begin with a more detailed evaluation of the paleontological data base and the stratigraphic and facies relationships of the boundary strata.“

Maßgeblichstes Ereignis, das einen Aussterbeprozess nachhaltig initiieren konnte, ist in dem sibirischen Flood-Vulkanismus zu sehen, der unter 3.3.1 bereits erwähnt wurde. Neue Erkenntnisse belegen (RENNE u.a., 1995), daß dieser Trapp-Vulkanismus mit seinen 2-3 Mio. km³ einnehmenden Deckenergüssen in nur einer Jahrillion oder sogar weniger auftrat. Mittels ⁴⁰Ar/³⁹Ar-Isotopenanalysen zweier Tuffhorizonte in Südchina konnte dieser Befund erhärtet werden. Das auslösende Moment dieser Prozesse wird als Ursache des permotriadischen Massenaussterbens gesehen. Auch wenn der Aussterbeprozess langfristiger erfolgte, ist hier eine Hauptursache für den globalökologischen Umbau der Paläoökosphäre dieser Zeit zu sehen. Neuere Fossilfunde im Bereich der PTT (Perm-Trias-Transition), insbesondere in China, belegen einen kontinuierlichen, sich über Jahrillionen erstreckenden Aussterbeprozess (ELDREDGE, 1994). Dieser Befund ergibt sich aus der Analyse der über 2000 m mächtigen kontinentalen ariden bis semiariden Rotsedimentation, die dem Zeitraum Rotliegendes bis Muschelkalk Europas entspricht (WANG, ZIQIANG, 1993). Auch KOZUR in TRÖGER (1984) sieht die Prägnanz des Faunenschnittes an der Perm-/Triasgrenze als überbewertet. So wird die triadische marine Entfaltung im europäischen Raum durch sukzessive Neueinwanderung zirkumpazifischer Formen aus Reliktarealen erklärt - siehe auch ELDREDGE (1994) weiter unten.

Die Korrelation der marinen zur terrestrischen Fauna bleibt für die abschließende Beurteilung problematisch. Hier liegt ein Hauptproblem der Biostratigraphie im speziellen und der Stratigraphie im allgemeinen, worauf schon im Kapitel 3.1 hingewiesen wurde. SIMPSON (1984, S. 67) beschreibt in folgendem Zitat dieses Grundproblem: „Die Biozönosen, die jetzt in den Meeren und auf dem Land leben, haben natürlich dasselbe Alter, aber eine taxonomische Ähnlichkeit besteht praktisch nicht. Und so ist es seit etwa 400 Millionen Jahren gewesen, seit es Landpflanzen und Tiere gibt. Folglich ist eine direkte Korrelation von marinen und kontinentalen oder nicht-marinen Schichten anhand der Fossilien allein praktisch unmöglich.“ Grundsätzliches Ziel ist es, über eine komplexe Anwendung vielfältiger Methoden,

neben Absolutdatierung, Bio-, Magneto-, Lithostratigraphie u.a., ein Höchstmaß stratigraphischer Sicherheit zu erlangen. Das Ziel der absoluten Isochronie verbleibt in einem Unschärfbereich von z.T. Jahrmillionen, insbesondere in den paläozoischen Schichtenfolgen. Gerade das Perm ist ein eklatantes Beispiel für unterschiedlichste Korrelationen, obwohl neben den Fossilbefunden magnetostratigraphische Events (Illawarra-Transition) zusätzlich zur Verfügung stehen (KOPP, 1988). MENNING (in SCHOLLE u.a., 1995) hat die teilweise erheblich voneinander abweichenden Zeitskalen für Perm und Trias zusammengestellt und die Probleme diskutiert (vgl. Kap. 4.2.2.1).

Wenn auch die weiter oben genannten Zahlen zum Aussterben im Detail durch unterschiedlichste Ansätze und vor allen Dingen Überlieferungslücken fraglich bleiben, so unterliegt es aber keinem Zweifel, daß wir hier mit dem größten bisherigen Aussterbeereignis konfrontiert sind. Wie groß dieses Aussterbeereignis aber wirklich war, ist unter Anbetracht der lückenhaften Fossilüberlieferung schwer quantifizierbar (s. Kap. 6.3.1.2). Die insbesondere durch SEPKOSKI (1990a u. 1992), BENTON (1995) u.a. auf der Basis fossiler Organismenfamilien erstellten phanerozoischen Diversitätskurven zeigen an der PTT den markantesten Knick seit Beginn des Kambriums.

Bei allen derartigen Aussagen sollte folgender Umstand unbedingt berücksichtigt werden. RAUP (1976) und RAUP u. STANLEY (1978) stellen zwei sehr interessante Kurven vor. Es sind dies zum einen die Veränderung der Artenanzahl und zum anderen die Veränderung des Sedimentsgesteinsvolumens. Die Ähnlichkeit beider Kurvenverläufe führt zu der eindeutigen Annahme, daß eine verringerte Sedimentüberlieferung natürlich auch eine Verringerung des Fossilinhaltes nach sich zieht. Im Abschnitt des Karbons ist der gemeinsame Tiefpunkt beider Kurven vorhanden. Auch permische Sedimentüberlieferungen erscheinen gegenüber denen aus dem Devon reduziert. Wichtig hierbei wäre eine Differenzierung in marine und kontinentale Sedimentüberlieferung. Sehr wahrscheinlich würde sich dabei für das Perm ein Überwiegen kontinentaler Sedimente ergeben. Dagegen dürften permische marine Sedimente eine erheblich defizitäre Verbreitung aufweisen. Aufgrund der Sedimentüberlieferung hegt LAPORTE (1981) berechnete Zweifel an den verschiedenen Interpretationen zum permischen Aussterbeereignis. Die Extinction könnte in ihrer Dimension und Kurzzeitigkeit durchaus überbetonter erscheinen, als

sie es wirklich war. Es erhebt sich nun die Frage, warum aus dem Karbon und wahrscheinlich marinem Perm weniger Sedimente - die Sedimentumfänge der Kreide weisen ein ähnliches Minimum auf - als im Vorher und Nachher der Erdgeschichte überliefert sind?

Der Erklärungsschlüssel für dieses Defizit an Sedimentüberlieferung könnte in folgendem globaltektonischen Szenarium zu finden sein. Im Verlauf des Superkontinent-Zyklusses von ca. 500 Mio Jahren (MURPHY u. NANCE, 1995) erlangen die kratonalen Plattenanteile im Zeitraum Perm-Trias, als sogenannte Pangäa ihre zweite oder dritte terrestrische Konzentration seit dem Proterozoikum. Gerade dieser Umstand wird häufig als eine Hauptursache der permischen Großextinction angeführt. ERWIN (1996) führt die verringerte Überlieferung mariner Sedimente aus dem PTT-Bereich auf ein Absinken des Meeresspiegels und der damit verbundenen Einschränkung mariner Sedimentbildung zurück. Es erhebt sich folgende Frage: Warum sollten sich vermindert marine Sedimente bilden? Dies würde bedeuten, daß sich die exogenen Prozesse verlangsamt hätten. Bei einer Regression ist aber nur eine Verlagerung der marinen Sedimentation anzunehmen. Andererseits ist folgender Umstand zu bedenken: Die im exogenen Kreislauf mobilisierten Verwitterungsprodukte kommen auf Pangäa in großen Rift-Trögen zur Ablagerung und gelangen gar nicht erst in den marinen Raum. Die hohen Mächtigkeiten der terrestrischen europäischen Rotliegendesedimente und der südafrikanischen Karrooformation unterstreichen diese Annahme. Noch plausibler erscheinen folgende Erklärungen:

- I. Die permotriadische Pangäa beginnt im Verlauf der Trias zu zerbrechen. Die symmetrisch zu den ozeanischen Riftzonen ausgebildeten paläomagnetischen Muster belegen, daß die heutige ozeanische Kruste nicht älter als 200×10^6 Jahre ist (Wende Trias/ Jura). **Durch die Entstehung der intrapangäischen Riftsysteme kommt es zum beginnenden Schließungsprozeß der Panthalassa (Urpazifik). In Folge der expandierenden Plattendrift wird ältere (paläozoische) ozeanische Kruste subduziert.** Nach HOWELL (1988) u.a. ist bei diesem Prozeß der gesamte Boden der Panthalassa verschluckt worden (vgl. Kap. 1.2.1). Dabei wurden ältere Plattenteile zum Teil als Terrane an kontinentale Platten angelagert, z.B. Japan und die Philippinen. Daß dabei ältere Riftsysteme durch Pangäaanteile überdriftet wurden, belegt die gegenwärtige Konfiguration der pazifischen Kruste (BISCHOFF, 1995).

- II. Von diesem weltumspannenden Subduktionsprozeß sind neben der ozeanischen Kruste auch marine Sedimente betroffen. Da der Schelfbereich von den höchsten Sedimentationsraten betroffen ist, und diese Zone den potentiellen Subduktionszonen häufig am nächsten liegt, dürften die mächtigsten Sedimentabfolgen am stärksten von der Subduktion und begleitenden metamorphen Prozessen erfaßt sein. Im Zusammenhang mit plattentektonischen Vorgängen weist SEIBOLD (1993) auf offene Fragen hin, die sich auf Prozesse der Veränderung von marinen Sedimenten beziehen, die quasi auf den „Schultern“ der ozeanischen Kruste in den Subduktionsaktionsradius gelangen. **Mit dem subduzierten Ozeanboden unterliegen zugleich marine Sedimente der Auslöschung.** Entscheidend ist die Position des marinen Sedimentmaximums zur Subduktionszone. Natürlich konnten nur die meeresseitigen, den Plattengrenzen vorgelagerten Sedimente von der Subduktion erfaßt werden. Der Flysch- bzw. Molasseanteil in den Vorsenken ist nicht von der Subduktion betroffen, kann aber einer erheblichen Metamorphose unterliegen. Ein Teil der Sedimente und auch Teile der ozeanischen Kruste (Ophiolithe) werden durch orogenetische Prozesse aufgefaltet und nicht subduziert. Entsprechende Darstellungen sind am Beispiel der Kollision der indischen mit der asiatischen Platte in LUTGENS u. TARBUCK (1989) zu entnehmen. Beim Subduktionsvorgang können flacheinfallende ($<45^\circ$:Chile-Typ nach SCHMINCKE, 1986) ozeanische Platten, die unter kontinentale Platten abtauchen, einen abgescherten Sedimentationskeil (Akkretionskeil) ausbilden, der in den angefalteten Kontinentalrand einbezogen ist (BRÜCKNER, 1995). **Der Subduktionsvorgang, begleitet von metamorphen Prozessen, könnte die verringerte Überlieferung mariner jungpaläozoischer Sedimente am ehesten erklären.**

Auf die generelle Bedeutung der Subduktion mariner Kalkablagerungen, allerdings in der damit vertretenen Annahme, daß dieser Vorgang die plattentektonischen Prozesse initiierte - eine bezüglich seiner Dimension eher unwahrscheinliche Hypothese - wies schon ANDERSON (1989) hin. Die Bedeutung der Calcit-subduktion für den CO_2 -Haushalt der Erde hebt BROECKER (1994) deutlich hervor (s. Kap. 1.2.2.4.1).

- III. Da die marine Fauna global-circumpangäisch und in den dortigen Sedimenten fossilisiert war, müßten diese Zeugnisse durch Subduktion bzw. Metamorphose zum größten Teil gelöscht worden sein. **Es wäre also denkbar, daß in der**

Trias noch paläozoische marine Faunengemeinschaften großräumig in der sich verkleinernden Panthalassa existierten, deren Überreste durch die mesozoische Plattenexpansion gelöscht wurden. Dadurch würde die große PTT-Extinction an zeitlich exponierter Singularität verlieren. Es besteht aber durchaus die Chance, jungpaläozoische Faunenelemente triadischen Alters als Akkretionskeilreste in der circumpangäischen Region aufzufinden.

- IV. Die in Trias und Jura neu entstandenen interpangäischen und später interkontinentalen marinen Regionen (Atlantik und Indik) wären demnach Evolutionszentren neuer Meeresorganismen, die sich deutlich von den möglicherweise in der Trias noch vorhandenen paläozoischen Formen der Panthalassa bioprovinziell unterschieden. **Durch anzunehmende Barrieren war es den panthalassischen Faunenelementen in der Regel nicht möglich, in den interpangäischen marinen Embryonalraum des Protoatlantiks einzuwandern.** Die nach STANLEY (1989a) zwei bis drei Ammonitengattungen, von den wenigen eingewanderten Formen, bildeten die Stammformen für die so erfolgreichen mesozoischen Ceratiten und Neoammoniten.

Aus den hier dargelegten Annahmen geht hervor, daß die nektonischen und pelagischen Lebensformen des Paläozoikums die geringsten Überlieferungschancen besaßen. Dagegen wies das nerithische Benthos, dessen Reste geringer von der Subduktion und Metamorphose betroffen waren, einen erheblich höheren Erhaltungsgrad auf. Dies deckt sich mit der Klassifikation der marinen Ökosphäre nach SEP-KOSKI (1984, 1990a) in kambrische, paläozoische und meso-känozoische Faunen insofern, als daß die ersten beiden Faunenkomplexe hauptsächlich aus sessilem und vagilem Benthos des Neritikums bestehen und nach der hier dargelegten Annahme lediglich eine selektive marine Reliktökosphäre im Paläozoikum offenbaren (weitere Ausführungen im Kap. 6.2.2). Die pelagialen Formen unterlagen fast gänzlich der mesozoischen Subduktionsauslöschung. Die meso-känozoische marine Diversitätszunahme könnte unter dem Aspekt der Nichtüberlieferung in ihrer relativen Quantität geringer erscheinen. Hier ist allerdings einzuwenden, daß das ca. 90%ige Überwiegen von Fossilien aus dem Schelf- und Flachmeerbereichen auch primär sein kann (VALENTINE u. MOORES, 1974). Ähnlich den Verhältnissen im tropi-

schen Regenwald, wo organische Reste der Wipfelregionen kaum mehr den Erdboden erreichen, werden pelagisch-nektonische Organismen seltener fossilisiert. In beiden Fällen bewirkt die große vertikale Distanz ein „Aufbrauchen“ der abgestorbenen Lebewesen und damit eine Reduzierung des Einbettungspotentials.

Ergänzend zur vorgetragenen Möglichkeit, die die permotriadische Großextinktion zumindest in ihrer zeitlichen (Punktualisierung) Dimension als Scheinproblem aussehen läßt, seien an dieser Stelle ein paar passende Hinweise von ELDREDGE (1994) gegeben. Er stellt fest, daß die triadischen Schnecken - speziell die Gattung *Worthenia* - typische paläozoische Faunenelemente darstellen (nach Untersuchungen von BATTEN seit den 50er Jahren), die im Oberen Perm gemeinsam mit dem Fehlen typischer mariner Ablagerungen kaum in Erscheinung treten. Dieses verspätete Neuaufreten bezeichnet JABLONSKI mit dem schon erwähnten Terminus Lazarus-Taxa. In einer neueren Arbeit weist er auf den erstaunlich hohen Anteil von Lazarus-Gattungen nach der PTT hin (JABLONSKI u.a., 1996). Bezüglich der Schnecken kommt ELDREDGE zu folgender Aussage (S. 127): „... es existieren geologisch nicht überlieferte Orte, an denen diese Lebewesen vom Aussterben nicht oder kaum betroffen waren.“ Und weiter: „Das Aussterben kann schwerwiegender erscheinen, als es tatsächlich war, falls es sich herausstellt, daß einige der verschwunden geglaubten Taxa später wieder lebendig auftauchen.“ Diese Ansicht deckt sich sehr gut mit der Ausführung unter Punkt III. Abschließend plädiert ELDREDGE anhand zunehmender Hinweise auf einen fortschreitenden, schrittweisen, kumulativen und graduellen Aussterbeverlauf im Perm-Trias-Grenzabschnitt. Dem ist nur hinzuzufügen, daß sich offensichtlich ein über mehrere Jahrtausende andauernder Aussterbe- und Faunenwandlungsprozeß in verschiedenen und unterschiedlich überlieferten marinen Bioprovinzen vollzog.

Auf keinen Fall dürften Aussagen in der populären Wissensdarlegung den wahrhaftigen Sachverhalt offenbaren, wenn unter Annahme des relativ plötzlichen Aussterbeereignisses Ende Perm auf ein relativ unbeschadetes Überstehen der Insekten und Pflanzen verwiesen wird (WUKETITS, 1997). Präziser wäre die Aussage, daß wir bezüglich der Flora und der Insekten Wende Perm/Trias schlicht viel zu wenig wissen, um überhaupt eine verlässliche Aussage treffen zu können.

Die Skepsis von ELDREDGE wird durch folgende Aussage deutlich (1994, S. 131-132): „Wie können wir wissen, wie abrupt das Aussterben an der Grenze Perm-Trias war, wenn wir nicht die richtigen Umwelten mit den dazugehörigen Faunen aus der entscheidenden Zeit auffinden?“ und (S. 132): „Vielleicht werden wir jedoch nie wis-

sen, wie dramatisch der Zusammenbruch an der Grenze Perm-Trias wirklich war, weil es uns die Gesteine niemals erzählen werden“.

Diese Aussage entspricht der, in dieser Arbeit erstmals aufgestellten **Hypothese, daß die mesozoische Subduktion, neben spätpermischen marinen Ablagerungen auch die Zeugnisse, der in der frühen Trias noch möglicherweise existierenden spätpaläozoischen marinen Fauna gelöscht hat, und damit die permotriadische Großextinction in der angenommenen Plötzlichkeit nicht stattfand!**

Möglicherweise hatte auch die „Kambrische Revolution“ eine breitere präkambrische bzw. frühkambrische Basis als sie durch die Ediacara- und Smal-shelly-Fauna des Tommotium belegt ist. Der Zerfall des Superkontinentes Rodinia im Neoproterozoikum vor 750 Mio. Jahren (DALZIEL, 1995) könnte gleichfalls mit einer globalen Ozeanbodensubduktion und Sedimentlöschung einhergegangen sein und somit ein plötzliches Erscheinen der kambrischen Fauna vortäuschen. Tatsächlich scheinen neueste Funde aus China, diese Annahme zu erhärten. Dadurch, daß diese frühesten höherentwickelten Tierformen in Phosphaten fossilisiert sind, wurden sie vermutlich in ähnlichen Vorkommen übersehen.

4.3 Jungpleistozäne Großsäugergemeinschaft

4.3.1 Fundposition und Altersstellung

Als Beispiel einer paläoökologischen Analyse der jüngsten erdgeschichtlichen Vergangenheit sollen Knochenfunde jungpleistozäner Säuger aus dem Hamburg-Harburger Elburstromtal vorgestellt werden, die die nördlichste eiszeitliche Säugerfauna Deutschlands darstellt. Bisher liegen zwei veröffentlichte Kurzmitteilung vor (KOPP, 1997u. 1998).

Die letzten 1,6 bzw. 2,3 Mio. Jahre, je nach stratigraphischer Wertung der zu ziehenden Grenze Tertiär/Quartär, umfassen den ersten Abschnitt der 4. phanerozoischen Vereisungsphase nach der permokarbonischen Eiszeit (vgl. Kap. 1.2.2.2). Der Literaturumfang zu dieser Problematik ist gewaltig, entsprechend diesem im Detail komplizierten Phänomens. Wenn JUX (1990) von „borealer Transgression“ spricht, sind darunter offensichtlich nicht die interglazialen Meereseinbrüche zu verstehen, sondern das Vordringen des Eises als Sonderfall der Mechanik des Wassers. EISSMANN (1981) sieht in der großräumigen Vergletscherung (S. 5): „... eines der faszinierendsten und populärsten erdgeschichtlichen Phänomene überhaupt...“ und

spricht über diese Gletscherbildung hinausgehend mit Sicht auf die periglazialen Räume vom „Frostzeitalter“.

Grundlegende Arbeiten zur Erforschung der jüngsten Abschnitte des Eiszeitalters in Norddeutschland, vor allen Dingen hinsichtlich menschlicher Kulturzeugnisse, lieferte RUST (z.B. 1943, 1962). Herausragend sind die Rentierjägerfunde der sogenannten Hamburger Kultur aus dem jüngeren Paläolithikum zu Beginn des Spätweichselglazials und die noch jüngeren Rentierjäger von Ahrensburg am Ende des Spätweichselglazials, die einen sehr guten Einblick in die Umwelt- und Lebenssituation der damaligen Menschen bieten. AHRENS (1981) gibt einen geschlossenen, allgemeinverständlichen Überblick der gesamten kulturellen Entwicklung dieser Region.

Zusammenfassende Arbeiten über eiszeitliche Säugetiere Mitteleuropas liegen u.a. durch ADAM (1961), TOEPFER (1963) und in neuerer Zeit für die jungpleistozänen Säugerfaunen Eurasiens durch KAHLKE (1994) vor. Beispielgebend für den Übergang zwischen glaziärer und periglaziärer Sedimentfazies in Verbindung mit dem Lebensraum entsprechender Großsäuger ist das Elbe-Saale-Gebiet (EISSMANN, 1981).

Die beiden Hauptfundstellen, die das hier vorgestellte Knochenmaterial in den sechziger Jahren lieferten, liegen südlich der Süderelbe im östlichen Randbereich von Hamburg-Harburg (Abb. 27).

In dieser Abbildung sind neben dem Gletscherverlauf während des weichseleiszeitlichen Maximums die folgezeitlichen Schmelzwasserabflußrinnen schematisiert dargestellt. Der überwiegende Teil der Funde dürfte aus diesen Schmelzwassersanden stammen, die Gegenstand des Kiesabbaues sind.

Insgesamt wurden ca. 600 Einzelknochen analysiert und in ca. 500 Datensätzen erfaßt. Die Diskrepanz der Anzahl der Datensätze zur Gesamtknochenanzahl ergibt sich aus der Zusammenfassung gleichartiger unbestimmbarer Knochen. Die Gesamtheit der Datei kann aus Platzgründen dieser Arbeit nicht beigefügt werden. Parallel zur osteologisch-taxonomischen Bestimmung wurde die Vermessung von 181 Objekten (nach v.d. DRIESCH, 1976) und Fotodokumentation ausgewählter, besonders gut erhaltener Funde vorgenommen.

Von den insgesamt 457 pleistozänen Objekten wurden 407 bzw. 35 Funde durch Saugbaggerabbau in den Kiesgruben Neuland-Beton und Glüsingern zutage gefördert. Die restlichen Funde stammen aus den Kiesgruben Hörsten und Fischbek sowie aus dem Griesenwerder Hafen. Aufgrund der ungünstigen Bergungsart ist eine eindeutige stratigraphische Zuordnung nicht möglich.

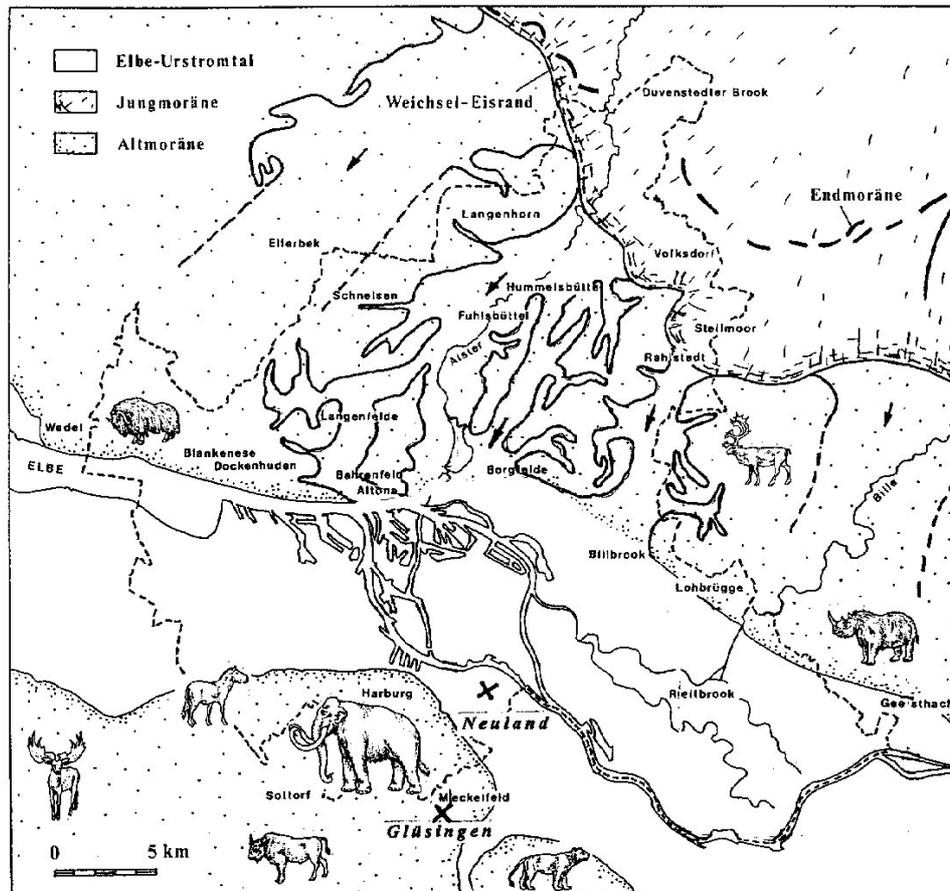


Abb. 27: Darstellung des Hamburger Raumes z.Z. des Höchststandes der Weichseleiszeit mit Großsäugern (verändert nach EHLERS in BENDA, 1995; Tiere nach THENIUS, 1962; die Schematisierung der Abflußsysteme ist EISSMANN, 1981 nachempfunden)

Außerdem fallen bei dieser Abbauart grundsätzlich größere Knochen wesentlich häufiger an, so daß hier eine einseitige Selektion der größeren Säuger vorliegt. Bereits durch die primäre größere Erhaltungsfähigkeit sind die besonders kompakten Knochen in der Überlieferung deutlich überrepräsentiert. Grazilere Knochen sind selten und Reste von Kleinsäugetieren fehlen gänzlich - eine für ähnliche Fundkomplexe typische Erscheinung. Die teilweise Vergesellschaftung mit rezentem bzw. subfossilem Material belegt die Vermengung verschiedener knochenführender Horizonte. Trotz dieser ungünstigen Voraussetzungen sind konkrete Aussagen möglich.

Landschaftlich besteht die Harburger Region aus einem Geestanteil und der Elbmarsch. Die vor der Weichselkaltzeit über diesen Raum hinausgreifenden Vergletscherungen der Elster- und Saale-Kaltzeit haben die Landschaftsformen vorgeprägt, denen die Schmelzwässer der jüngeren Eisvorstöße, die nur in ihrer Maximalausdehnung den nordöstlichen Hamburger Raum erfaßten, teilweise folgten (GRUBE u. EHLERS, 1977).

Im Bereich Hamburg-Harburg liegt die Basis der Schmelzwassersande des Weichselglazials in einer Tiefe von ca. 30 m (PRIGGE, 1965). Somit entspricht die Abbautiefe von 18-20 m in der Kiesgrube Neuland-Beton generell dieser Alterszuweisung. Die stratigraphischen Verhältnisse des Jungpleistozäns und Holozäns sind Tabelle 7 zu entnehmen.

Ergänzend sei erwähnt, daß im mitteleuropäischen Raum das offensichtlich vollständigste und ¹⁴C-datierte jungpleistozäne Profil aus den Ablagerungen des Ascherslebener Sees (Sachsen-Anhalt) vorliegt und durch eine reichhaltige weichselfrühglaziale Säugerfauna mit Artefakten bekannt wurde (MANIA u. TOEPFER, 1973).

Ein sicherer Beweis für eine Zusammengehörigkeit der Reste von Mammut, Fellnashorn, Steppenwisent, Ren u.a. Arten aus dem vorliegenden Fundkomplex ist nicht gegeben. Die Mehrzahl der Großsäugerreste dürfte aus dem Zeitraum zwischen Höchststand des Weichselglazials (18000 B.P.) nach EHLERS (1994) und einsetzendem Spätglazial (Meiendorf-Intervall) stammen. Nach neuesten Datierungen liegt der Beginn des Spätglazials bei 14750 Jahren B.P. und endet vor 11550 Jahren B.P. mit dem Übergang von der jüngeren Dryaszeit zum Präboreal, der damit der Grenze Pleistozän/Holozän entspricht (AARIS-SØRENSEN, 1998).

Gegenwärtig wird für die weichselzeitliche Vergletscherung des nördlichen Mitteleuropas der Zeitraum zwischen 25000 bis 15000 B.P. angesehen. Das Ende der Vergletscherung des westlichen Ostseebereiches dürfte bei ca. 13000 B.P. liegen (DUPHORN et al., 1979). Nach neueren Untersuchungen wird auch der Zeitraum zwischen 70000 bis 50000 als mögliches glaziales Pessimum mit Vorstoß der Gletscher bis in den westlichen Ostseeraum angesehen (STEPHAN in BENDA, 1995). Gewisse Abweichungen der hier vorgestellten Zahlen zur Tabelle 7 widerspiegeln die offene Diskussion bezüglich der zeitlichen Sequenzierung des ausgehenden Pleistozäns.

Jahre v. Heute (B.P.)	Geochronologie	Untergliederung im nördlichen Mitteleuropa		Kulturstufen		
2000	H O L O Z Ä N	SUBATLANTIKUM		Jüng. K.- St.		
3000						
4000						
5000		SUBBOREAL		MESOLITHIKUM		
6000						
7000		ATLANTIKUM				
8000						
9000						
10000	BOREAL					
11000	PRÄBOREAL					
12000	W E I C H S E L - E I S Z E I T	SPÄT- GLAZIAL	JÜNGERE TUNDRENZEIT	JUNGPALÄOLITHIKUM	HAMBURGIAN	
13000			ALLERÖD-INTERSTADIAL		AHRENSBURGIAN	
14000			ÄLTERE TUNDRENZEIT			
15000			BÖLLING-INTERSTADIAL		EPIMAGDALENIAN	
16000			ÄLTESTE TUNDRENZEIT		FEDERMESSE	
17000			MEIENDORF-INTERVALL			
18000		HOCH- GLAZIAL	POMMERSCHES STADIUM		MAGDALENIAN	
19000			BLANKENBERG-INTERSTADIAL			
20000			BRANDENBURGER STADIUM			
25000		PLENI- GLAZIAL				
30000						
35000			DENEKAMP-INTERSTADIAL			
40000						
45000			HENGELO-INTERSTADIAL (KELLER-INTERSTADIAL)			AURIGNACIAN
50000	MOERSHOOFD-INTERSTADIAL (ODDERADE-INTERSTADIAL)					
55000	FRÜH- GLAZIAL	BRÖRUP-INTERSTADIAL				
60000						
65000		AMERSFOORT-INTERSTADIAL				
70000						
75000						
80000					GRAVETTIAN	
85000						
90000						
95000						
100000						
		EEM- WARMZEIT			MOUSTÉRIAN	

Tab. 7: Schichtenfolge des Jungpleistozäns und Holozäns Mitteleuropas (verändert nach SCHIRMER u.a., 1995 und AARIS-SØRENSEN, 1998) mit Kulturstufen (nach HENKE u. ROTHE, 1994)

Zur generellen Ausdehnung der weichselzeitlichen Gletscher erhebt sich folgende Frage: Warum hat diese jüngste Eisbedeckung in Mittel- und Westeuropa nicht die elster- und saalezeitliche Maximalgletscherausdehnung bis zum Mittelgebirgsrand erreicht? Nach verschiedenen Indizien wird im allgemeinen eine geringere Temperaturrundulation am Ende des Pleistozän angenommen und für die geringere Gletscherausdehnung verantwortlich gemacht. Denkbar ist aber auch eine mechanische Erklärung, die an dieser Stelle als Hypothese geäußert wird.

Der im Elster- und Saaleglazial abgelagerte Moränenschutt könnte ein vorzeitiges „Ertrinken“ der Weichselgletscher in diesen Lockersedimenten zur Folge gehabt haben. Somit wäre die Erlahmung dieser Gletschervorstoßenergie nicht Ausdruck von Temperaturschwankungen, sondern Ergebnis der rascheren Verdichtung des vordringenden Eises durch das eingearbeitete Schuttmaterial. Auch die bereits weiter vorangeschrittene Abflachung des skandinavischen Reliefs dürfte zu einer verringerten Eisbildungs- und Fließenergie geführt haben.

Das Spätglazial kommt für den größten Teil der Funde kaum in Frage, da nach WEGWITZ (1988) basierend auf RUST (1943) u.a. die Ahrensburger und auch die Hamburger-Kulturstufe keinerlei Hinweise auf das Mammut lieferten. Das Charaktertier des Weichselspätglazials für die Hamburger bis Ahrensburger-Kulturstufe (Spätmagdalénian) war das Ren. Ein Teil der in dieser Kollektion enthaltenen bearbeiteten Rengeweibruchstücke, insbesondere ein Rengeweihebel, wie weiter unten ausgeführt wird, könnte der Ahrensburger-Kulturstufe angehören und somit in das Weichselspätglazial zu stellen sein.

Für die wenigen Riesenhirsch- und Elchreste kommt auch eine Einstufung in das Allerød (vgl. BRATLUND, 1992), an die Wende Jüngere Dryaszeit/Präboreal (GUENTHER, 1960) oder des früheren Brørupinterstadials in Frage.

In diesem Zusammenhang sind Funde von *Alces alces* und *Bos primigenius* aus Karstschlotten des Salzstockes Elmshorn (Liether Kalkgrube) interessant. Nach pollenanalytischen Befunden stellt GRUBE (1955b) diese Reste in das Spätglazial. Ebenfalls aus dem Randbereich der Liether Kalkgrube wurden durch Aufsammlungen bzw. gezielte Grabungen in den siebziger Jahren zahlreiche Funde gewonnen. Diese teilweise bearbeiteten Knochen von Elch, Ren und Schneehase stammen von drei Jagdplätzen bzw. aus drei verschiedenen Horizonten (Jüngere Dryaszeit, Allerød-Interstadial und präallerødzeitliche Zuordnung) (HEINRICH in BOKELMANN u.a., 1983). Weiterhin sind zu nennen, der wahrscheinlich interstadiale Elchrest von Preetz (GUENTHER, 1951) und die von GUENTHER (1960) in das Spätglazial eingestuften Riesenhirschreste von Schlutup bei Lübeck und Plön. Letztere ließen sich der Jüngeren Dryaszeit oder noch wahrscheinlicher dem Präboreal zuordnen. Eventuell sind auch einige *Bison priscus*-Reste spätglazialen bis präborealen Alters, entsprechend ähnlichen, palynologisch gestützten Funden aus Skandinavien (NILSSON, 1983).

Die Möglichkeit der Umlagerung aus saalezeitlichen Abfolgen, hauptsächlich aus dem Niendorfer Vorstoß, besteht generell auch. EHLERS (1993) hält es für denkbar, daß im Gebiet Neuland und Glüsingener der tieferen der beiden ausgebildeten Schotter-

körper in das jüngere Saale-Glazial gehört. Durch Ermangelung zwischengeschalteten Eems ist dieses aber nicht beweisbar. Wenn insbesondere die Mammutmolaren auf einen der beiden Schotterkörper zu beziehen wären, könnte diese Frage eher einer Lösung zugeführt werden.

Sicheres interglaziales Fundmaterial liegt nicht vor. Das Fragment eines Unterkiefers, das sehr wahrscheinlich *Balaenoptera acutorostrata* (Zwergfurchenwal) zuzuordnen ist, könnte aus dem Eem oder aus dem Präboreal stammen. Eine exakte Fundortangabe liegt nicht vor, nur der Hinweis auf die Elbregion.

Da der rezente 8 - 10 m lange Zwergfurchenwal kälteres Wasser bevorzugt, spricht dieses eigentlich mehr für ein Interstadial bzw. für das Frühweichselglazial oder auch für das ausgehende Weichselglazial, als für Eem. Ein etwas höherer Abrollungsgrad und eine hellere Färbung, die dieses Objekt aufweist, läßt auch die Möglichkeit der gletscherbedingten Verlagerung aus dem weiter nördlich anstehenden marinen Eem zu. Von Glattwalen hingegen ist bekannt, daß sie im Weichselspätglazial entlang des Rheins bis in den Kölner Raum vorgedrungen waren (PROBST, 1991). Auch der Nachweis von *Phoca vitulina* (Seehund) aus Glüsing ist möglicherweise dem Eem, aber eher dem Holozän zuzuordnen. Interessant in diesem Zusammenhang ist die Erwähnung einer Cetaceascapula, die mit anderen z.T. bearbeiteten osteologischen Elementen ebenfalls als nicht stratifizierbare Spülbaggerfeldfunde aus dem Elbtal bei Hamburg-Billwerder geborgen wurde (LÜBKE, 1993).

Marines Eem wurde im Hamburger Raum nicht angetroffen. Die eemzeitliche Küste entsprach hier etwa dem heutigen Nordseeküstenverlauf (EHLERS, 1993). Hingegen konnte MENKE (1985) belegen, daß in Schleswig-Holstein eine eemzeitliche Verbindung von Nord- und Ostsee bestand. Somit könnten marine Säugerreste aus dieser Region durch das Vordringen der weichselzeitlichen Gletscher aus nordöstlichen Richtungen in den Hamburger Raum gelangt sein. Eemzeitliche terrigene Sedimente dagegen sind in zahlreichen Bohrungen des Hamburger Raumes nachgewiesen. Diese haben sich in den Schmelzwasserrinnen und Tunneltälern der vorangehenden Saale-Kaltzeit erhalten (HOMCI, 1974 u. GRUBE, 1979). Warmzeitliche terrestrische Großsäuger sind aus Schleswig-Holstein belegt. Die Wahrscheinlichkeit, daß sich durch Umlagerungsprozesse warmzeitliche Großsäugerreste in den weichselzeitlichen Ablagerungen befinden, ist daher nicht gering. Im Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Kiel befinden sich zwei Molaren von *Elephas namadicus* (= *Palaeoloxodon antiquus*), die aus dem Eem von Oldenbüttel stammen (GUENTHER, 1954 u. PRANGE, 1995).

4.3.2 Ökologische Interpretation

4.3.2.1 Glaziales Großsäugerspektrum

Generell entspricht die Mehrzahl der hier nachgewiesenen fossilen Formen dem „Oberpleistozänen *Mammuthus-Coelodonta*-Faunenkomplex“ nach KAHLKE (1994).

Die einzelnen Arten sind durch folgende Fundelemente belegt:

- *Mammuthus primigenius*
Schädel- und Unterkieferreste, div. Backenzähne (Abb. 33), Stoßzahnreste, Extremitätenknochen, Wirbel, Becken- und Schulterknochen;
- *Coelodonta antiquitatis*
linker juv. Unterkieferast, isolierte Zähne, Wirbel, Extremitäten- und Beckenknochen;
- *Bison priscus*
diverse Schädelhinterhauptreste mit Hornzapfen, isolierte Zähne, Unterkiefer und zahlreiche Postcranialknochen;
- *Rangifer tarandus*
zahlreiche Geweihstangenbruchstücke und einige Postcranialknochen;
- Reste von *Megaloceros giganteus*, *Alces alces*, *Equus sp.* liegen nur in wenigen von der Erhaltung nicht herausragenden Einzelfunden vor;
- Halswirbel von *Ovibos moschatus*;
- Elle von *Panthera leo spelaea*.

Insgesamt gesehen ist die Überlieferungsqualität der Funde als nicht sonderlich gut einzustufen. Vor allen Dingen sind die aussagekräftigen Kieferelemente in der Minderzahl. Der Abrollungsgrad der Knochen ist i.d.R. gering und weist somit auf kürzere Transportweiten hin. Weitere Detailangaben sind in der hier nicht beigegebenen Datenbank enthalten. In der Mammutskelettdarstellung in Abbildung 28 sind die entsprechenden Fundelemente dieser Spezies hervorgehoben.

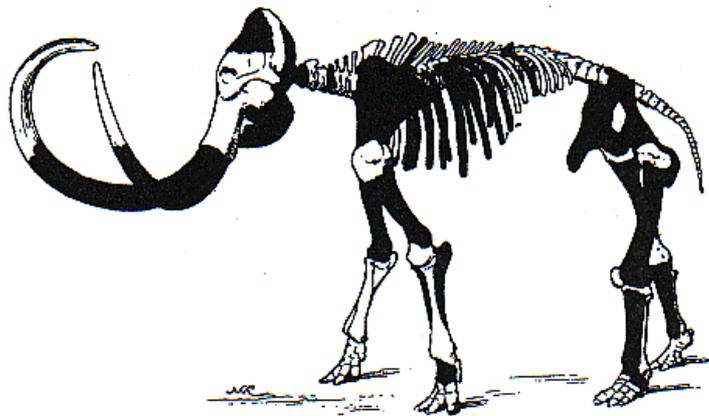


Abb. 28: Jungpleistozäne Mammutreste aus dem Harburger Raum (geschwärzt); verbildlicht am Skelett eines Mammuts von Borna bei Leipzig (nach ABEL, 1925)

Die eindeutige artmäßige Zuordnung bereitet aus objektiven Gründen einige prinzipielle Schwierigkeiten. Ein hohes Maß an Bestimmungssicherheit bieten Zähne und Schädelelemente (Hinterhaupt und Geweih). Die Mehrzahl der Artzuweisungen, die auf Postcranialelementen beruhen, sind daher in der Datei mit einem „?“ versehen, d.h., sie sind in diesem Fall hinreichend aber nicht absolut abgesichert. Dies bedeutet aber, daß durch das ausschließliche Auftreten von Steppenwisenthinterhauptresten alle übrigen Bovinaereste mit hoher Wahrscheinlichkeit der Art *Bison priscus* zuzuordnen sind. Ebenfalls spricht die sichere Bestimmung der Mammutmolaren der Art *M. primigenius* für eine Zuordnung der übrigen Skelettelemente zur gleichen Art.

Die objektiven Schwierigkeiten bzw. auch Unmöglichkeit der artlichen Trennung von Postcranialelementen zwischen *Bos/Bison*, *Ovis/Capra* und auch *Cervus/Alces/Megaloceros* sind Gegenstand verschiedener Untersuchungen. Grenzen der Bestimmbarkeit von Bovinaeresten kommen in Arbeiten von SCHERTZ (1936) und LEHMANN (1949) sowie BOESSNECK und v. d. DRIESCH (1973) deutlich zum Ausdruck. Hingegen hat SIEGFRIED (1983) mehrere Unterscheidungsmerkmale am Skelett zwischen *Bos* und *Bison* dargelegt. LEHMANN (1949) konnte einige charakteristische Unterscheidungsmerkmale an den Molaren herausarbeiten. Neuere Untersuchungen von MARTIN (1990) führen zu dem Ergebnis, daß Schlüsselmerkmale z.B. zur Unterscheidung der Langknochen von *Bos primigenius* und *Bison priscus* nicht existieren. Erst eine Kombination mehrerer Einzelmerkmale führt zu erhöhter Sicherheit. Nur der Schädel, insbesondere das Hinterhaupt, ermöglicht wie weiter oben ausgeführt wurde, eine klare taxonomische Trennung dieser letztgenannten Arten. Eine speziellere variationsstatistische Auswertung der Meßergebnisse des hier vorliegenden Materials kann zu einer höheren Sicherheit in der Bestimmung führen.

Die geringe räumliche Distanz der beiden Hauptfundorte Neuland und Glüsing von ca. 7 km rechtfertigt keine getrennte Beurteilung des Materials. Da die Fundvergesellschaftungen nicht direkt zeitlich einheitliche Faunenkomplexe widerspiegeln, wird hier der Versuch unternommen, über gegenseitige Bedingtheit bzw. Ausschließung der einzelnen Taxa, Aussagen zur möglichen Großsäugervergesellschaftung zu treffen. Die unsichere altersmäßige Zuordnung und die offensichtliche Überrepräsentation großer Knochen bleibt dabei generell zu bedenken.

Aus der in Tabelle 8 aufgelisteten Anzahl der Knochen ergibt sich folgende prozentuale Zusammensetzung nach einfacher Erhebung unter Ausklammerung der unbestimmbaren und vereinzelt Resten in Abbildung 29.

Das Fundmaterial besteht aus folgenden zahlenmäßigen Umfängen:

Gesamte pleistozäne Fundmenge	457 Einzelknochen
-------------------------------	-------------------

- Mammut	- <i>Mammuthus primigenius</i>	120 plus 17 unbestimmbare
- Fellnashorn	- <i>Coelodonta antiquitatis</i>	25 plus 2 unbestimmbare
- Pferd	- <i>Equus sp.</i>	10
- Riesenhirsch	- <i>Megaloceros giganteus</i>	8
- Elch	- <i>Alces alces</i>	2
- Ren	- <i>Rangifer tarandus</i>	57
- Hirsche allg.	- Cervinae	3
- Steppenwisent	- <i>Bison priscus</i>	160
- Moschusochse	- <i>Ovibos moschatus</i>	1
- Rinder allg.	- Bovinae	5
- Höhlenlöwe	- <i>Panthera leo spelaea</i>	1
- Robbe	- <i>Phoca vitulina</i>	1
- Wal	- <i>Balaenoptera acutorostrata?</i>	1
- unbestimmbar		44

Tab. 8: Anzahl pleistozäner Großsäugerreste Harburger Raum

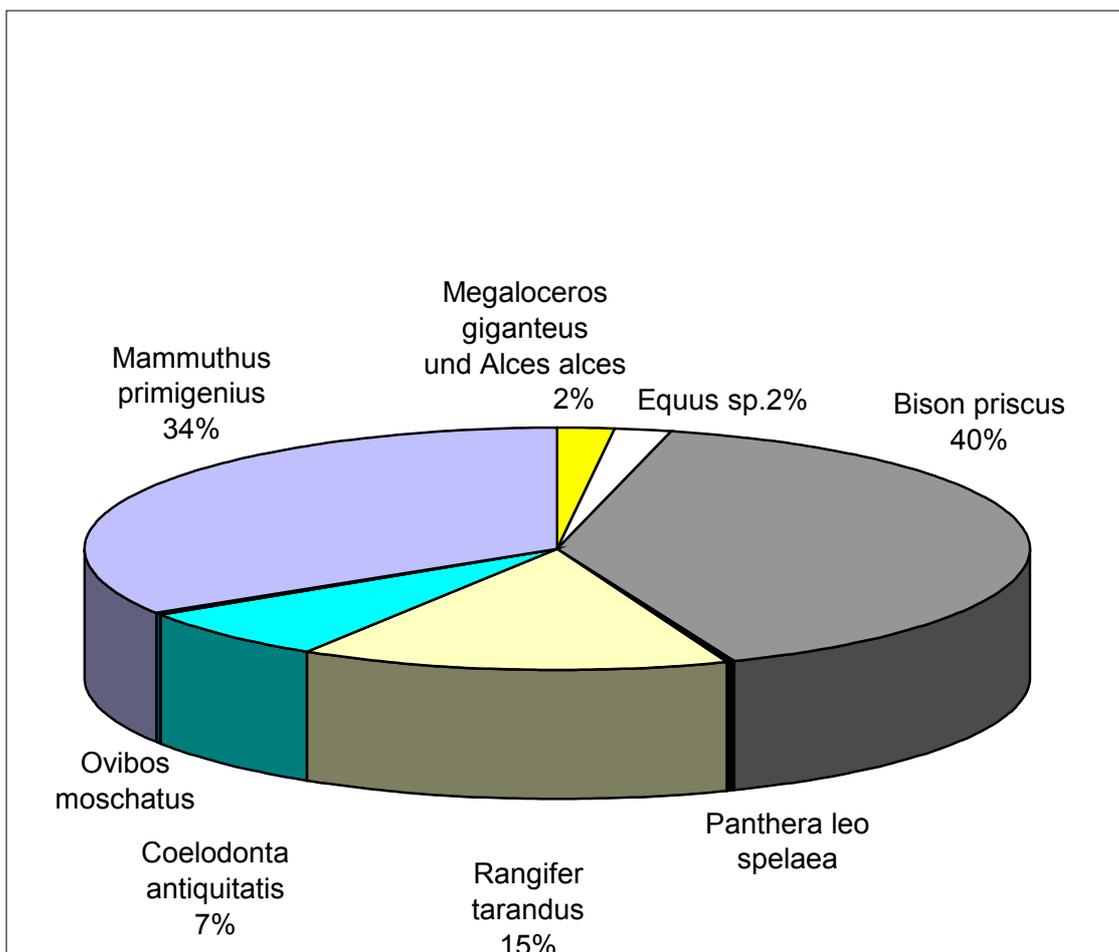


Abb. 29: Prozentuales Artenspektrum nach Knochenanzahl (entsprechend Tabelle 8) der pleistozänen Großsäuger im Harburger Raum

Bei der Betrachtung dieses Spektrums fällt die absolute Dominanz von Mammut und Steppenwisent auf. Vergleicht man diesen Befund mit einem Faunenvergesellschaftungszyklogramm aus JUX (in LIEDTKE, 1990), scheinen sich Mammut und Steppenwisent gegenseitig auszuschließen. *Bison priscus* erscheint hierin nebst *Equus sp.* als typischer Vertreter der kontinentalen Steppe im Gegensatz zu *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis* und *Rangifer tarandus*, die die Kaltsteppe repräsentieren. Die Großhirsche *Megaloceros giganteus* und *Alces alces* sind mehr im Übergang zur Waldsteppe anzutreffen. Während Mammut, Fellnashorn, Ren und Moschusochse eindeutige Klimaindikatoren für ein Glazial sind, stellen Pferd, Riesenhirsch, Steppenwisent und Löwe klimatisch indifferente Arten dar (v. KOENIGSWALD, 1991).

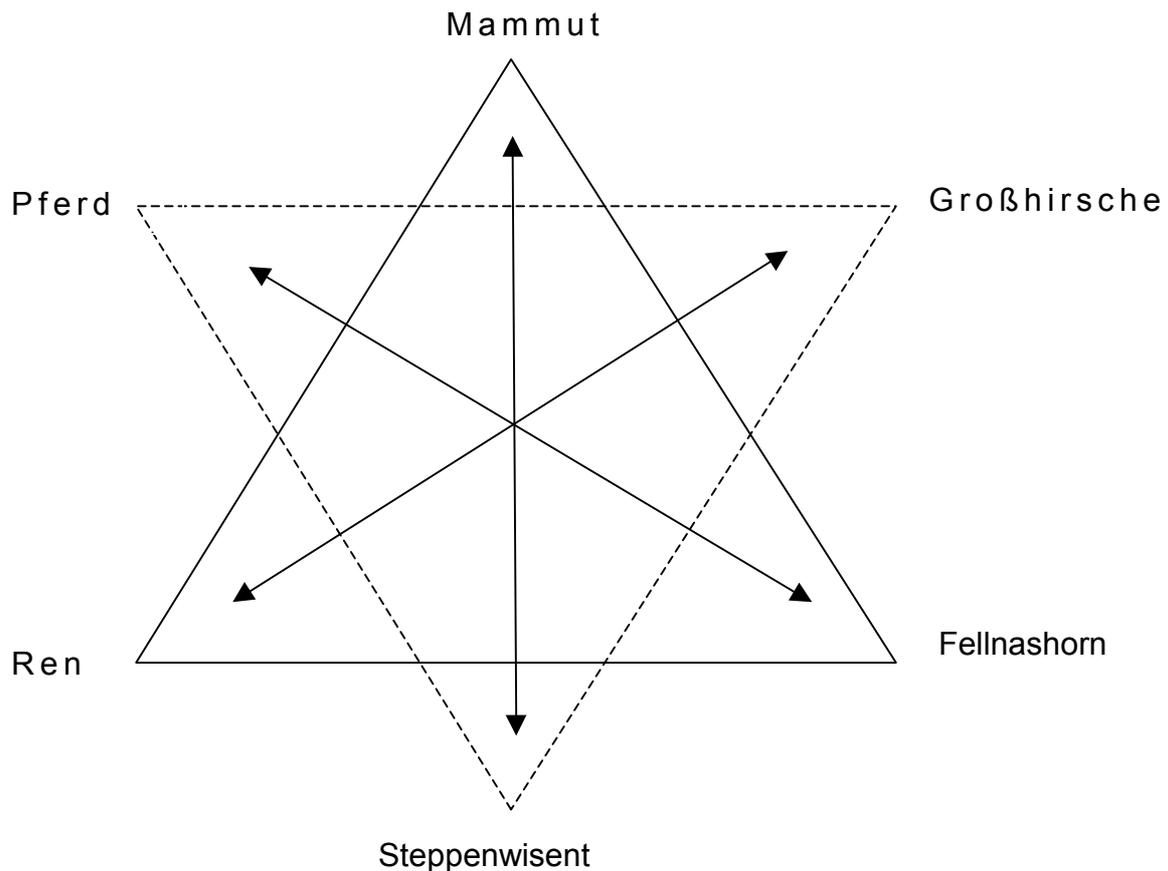
Vernachlässigt man die mögliche jüngere Einstufung eines Teiles der Ren- und sonstigen Reste ergibt sich folgendes Bild. Die zu ca. 96% auftretende Häufung von Mammut, Fellnashorn, Ren und Steppenwisent nach Tabelle 8 könnte für einen repräsentativen zeitgleichen Faunenquerschnitt im Übergangsbereich von der reinen Kaltsteppe zur mehr temperierten Steppe bzw. Waldsteppe sprechen, der für das ausgehende Weichselhochglazial durchaus charakteristisch ist. Ähnliche Großsäugerfaunenzusammensetzungen sind auch aus den umfangreichen Fundkomplexen Nordrhein-Westfalens und Niedersachsens, hier jedoch aus dem Frühweichselglazial, bekannt. GUENTHER (1991) weist für die Fundstelle Salzgitter-Lebenstedt folgende Großsäugerzusammensetzung aus: 67% Ren, 21% Mammut, 6% Bison und 1% Fellnashorn. In der Summe ergibt dies 95% und entspricht den 96% der Funde aus dem Harburger Raum. Ren, Mammut und Fellnashorn stellen in Salzgitter-Lebenstedt mit 89% den überwiegenden Anteil. Für Salzgitter-Lebenstedt plädiert GUENTHER in obiger Arbeit weder für ein volles Glazial noch für ein volles Interglazial. Demgegenüber ist im vorliegenden Faunenkomplex die deutlich höhere Präsenz des Steppenwisents (=Bison) auffällig und nicht in die Vergesellschaftung mit Mammut, Ren und Fellnashorn passend.

Folgende Vorstellung könnte zu einer Erklärung der gemischten Großsäugerpopulation führen. Für Großsäuger, insbesondere für Proboscidiere sind Areale von hundert und tausenden Quadratkilometern unabdingbare Voraussetzungen für ein erfolgreiches Überleben. Jahreszeitlich bedingte großräumige Wanderungen waren auch im Pleistozän typisch, ähnlich den heutigen Verhältnissen in den ostafrikanischen

Savannen, in denen die periodischen Trockenzeiten zur Auslösung von Wanderwellen führen.

Somit kann die Schlußfolgerung gezogen werden, daß der hier analysierte Fundkomplex für einen jahreszeitlich bedingten Großsäugerpopulationsaustausch spricht, wobei in den Wintermonaten Mammut, Fellnashorn und Ren die Charaktertiere waren, und in den wärmeren Monaten dagegen Steppenwisent, Riesenhirsch, Elch und Pferd dominierten (Abb. 30). Letztere dürften ihre Winteraufenthaltsgebiete entlang des Nordrandes der Mittelgebirge und weiter südwestlich gefunden haben. Ein ähnliches Verhalten der jahreszeitlich bedingten Wanderung aus den kanadischen Barrengrounds in die Ebenen südwestlich der Hudsonbai ist z.B. von den Keewatin-Rentieren bekannt (nach CAILLEUX in ZIEGLER, 1992). Die Auffassung des jahreszeitlichen Populationswechsels mit der starken Präsenz des Steppenwisents unterstreicht die weiter oben geäußerte Annahme, daß die Mehrzahl der Funde in den Zeitraum zwischen ausgehenden Weichselhoch- und Weichselspätglazial gehören. In einer Großsäugerfauna des reinen Hochglazials wäre dagegen mit einer Artenverarmung ohne *Bison priscus* zu rechnen und würde nur aus *M. primigenius*, *C. antiquitatis* und *R. tarandus* bestehen.

Eine andere nicht ganz auszuschließende Deutung wäre, daß die Großsäuger, die das Winterhalbjahr repräsentieren, einem Stadial und die Großsäuger, die das Sommerhalbjahr repräsentieren, einem Interstadial angehören und somit doch verschiedenen knochenführenden Horizonten zuzuordnen sind. Die erstgenannte Interpretation ist jedoch die wahrscheinlichere. Es zeigt sich aber auch an diesem Beispiel, daß sogar sehr junge Faunenkomplexe bei ungünstigen Fundumständen Möglichkeiten für unterschiedliche Deutungen zulassen.



- Winterhalbjahr
- - - Sommerhalbjahr
- ↔ Äquivalente Biotopinanspruchnahme

Abb. 30: Hexagrammdarstellung der Großsäuger, die entsprechend dem jahreszeitlichen Wechsel während des Weichselglazials im Hamburger Raum lebten

Eine interessante Abrundung des hier gegebenen Faunenbildes bieten folgende Einzelnachweise. Ein Nachweis betrifft den Fund eines dritten Cervicalwirbels von *Ovibos moschatus*. Die Wirbel der Moschusochsen unterscheiden sich durch ihre Kürze und Kompaktheit deutlich von denen anderer Rinderartigen. In Schleswig-Holstein ist diese Spezies durch ein Schädelfragment aus dem Nord-Ostsee-Kanal nachgewiesen (ANDREE, 1933), wobei der Moschusochse nie häufig ist. Er ist aber unter zahlreichen, bisher zum Teil unbestimmten magaziniertem Fundgut der reichhaltigen musealen Sammlungen Nordrhein-Westfalens zu vermuten (HEINRICH, 1983). Nach NILSSON (1983) war der Moschusochse im letzten Glazial bis Südfrankreich

und Ungarn verbreitet und ist ebenfalls in Dänemark nachgewiesen (AARIS-SØRENSEN u.a., 1990).

Es fehlt unter den stadialen herbivoren Großsäugern *Saiga tatarica*. Auch diese Spezies ist in ähnlichen Fundkomplexen nie häufig, gehört aber zu diesem Faunenspektrum (HEINRICH, 1983). Die Seltenheit erklärt sich auch aus der ungünstigeren Erhaltungsfähigkeit der grazileren Knochen. Im Weichselglazial kam *Saiga tatarica* in Eurasien bis nach Südschweden und Westeuropa, außer der Pyrenäen- und Apenninenhalbinsel vor (KAHLKE, 1990).

Carnivoren sind entsprechend der trophischen Ebene zahlenmäßig gegenüber Pflanzenfressern natürlich wesentlich seltener. So ist es durchaus ein glücklicher Umstand, daß in dieser Kollektion eine fragmentarische, aber zweifelsfreie rechte Ulna von *Panthera leo spelaea* (Höhlenlöwe) bestimmt werden konnte. Erhalten geblieben ist das Olecranon und ein Teil der Diaphyse. Die beachtliche Größe dieser Ulna geht aus dem Vergleich mit rezentem Löwen und Tiger hervor. Der starke Abrollungsgrad der Ulna könnte als Indiz für eine eemzeitliche Herkunft zu werten sein. Allerdings besteht zur Annahme dieser Möglichkeit kein zwingender Grund, da der Höhlenlöwe ein Charaktertier des Weichselglazials auch in unseren Breiten war (KAHLKE, 1981).

ELTON hat in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts in trophischen Pyramiden Verhältnisse von Pflanzenfressern gegenüber Raubtieren bei Säugern ausgewiesen. Für die Serengeti wird ein Verhältnis der großen Ungulaten zu Carnivoren von 1 Million zu 6000 Individuen angegeben (CHRISTNER, 1995). Stellt man die 457 analysierten Knochen der einen Löwenulna gegenüber, macht letztere 0,2% der Gesamtmenge aus. Bei aller Fragwürdigkeit des Vergleichs mit der exakten Angabe über die Serengetifauna, ist die Übereinstimmung in der Größenordnung mit 0,6% bzw. 0,2% Raubtieranteil bemerkenswert. Ob dies gleichfalls als Indiz für die Zusammengehörigkeit der Hamburger Funde gelten kann, oder generell von der Häufigkeitsverteilung einer time-averaged assemblage (vgl. Kap. 4.1) überlagert wird, kann auch mit diesem Ansatz nicht entschieden werden.

Der Höhlenlöwenfund stellt den nördlichsten Nachweis in Deutschland dar. Nach KAHLKE (1994) ist der Höhlenlöwe in Südschweden gleichfalls nachgewiesen. Abbildung 31 gibt die weichselzeitliche Verbreitung von *Panthera leo spelaea*, *Ursus spelaeus*, *Mammuthus primigenius* und *Coelodonta antiquitatis* wieder. Aus der Verbreitungskarte ist ersichtlich, daß der Höhlenbär in der Fundregion nicht mehr vertreten war. Dagegen sind *Crocota spelaea* und vor allen Dingen *Canis lupus* zu erwarten.

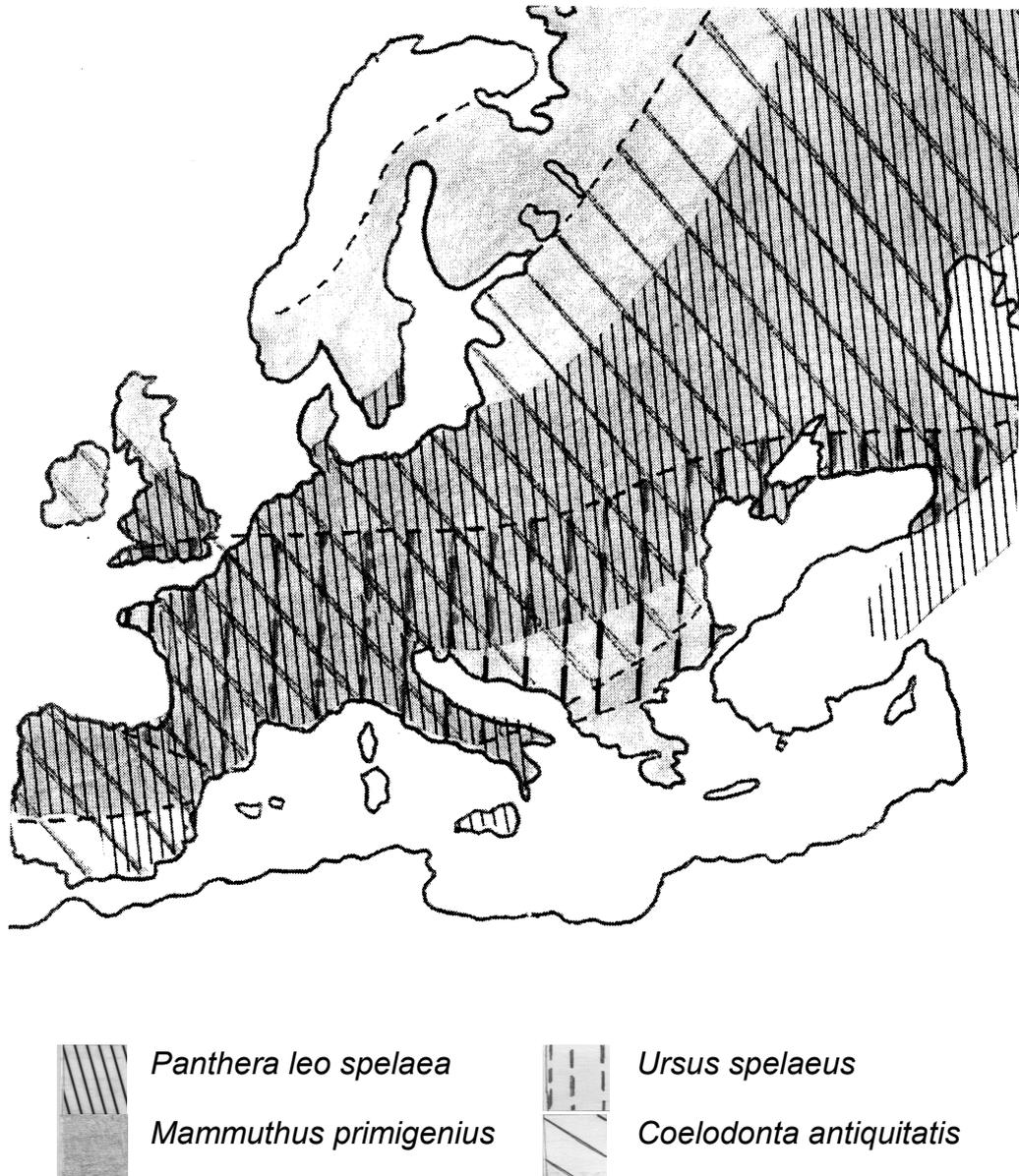


Abb. 31: Weichselzeitliche Verbreitung von Höhlenlöwe, Höhlenbär, Mammut und Fellnashorn (nach ANDERSEN u. BORNES, 1994, mit Ergänzung nach KAHLE, 1994)

In den norddeutschen Fundkomplexen der Hamburger und Ahrensburger Kulturstufen sind die hochglazialen Großsäuger, bis auf das Ren, nicht mehr vorhanden. Neben dem arktischen Ren tritt aber noch das Wildpferd als eine Übergangsform von kalten zu gemäßigten Klimaten auf. Gleichfalls ist der Lemming, wie das Wildpferd, als typisches Steppenelement noch vertreten (BOKELMANN, 1979).

Traditionell werden die jungpleistozänen caballinen Pferde den Arten *Equus germanicus* und *Equus przewalskii* zugeordnet (NILSSON, 1983). Das rezente Przewalskipferd Innerasiens galt bisher als einzige überlebende Glazialform der Pferde. Neueste Untersuchungen führen zu der erstaunlichen Erkenntnis, daß es sich bei

den bisher als verwilderte Hauspferde angesehenen Exmoorponys Südwestenglands um echte überlebende Eiszeitpferde handeln könnte (WILLMANN, 1997). Es bleiben weitere anatomische und genetische Untersuchungen abzuwarten.

Im Präboreal hat der Waldwisent (*Bison bonasus*) den Steppenwisent (*Bison pris-cus*) endgültig abgelöst (RUST, 1962). Mit dem Zurückweichen der Steppe als Vegetationstyp setzen sich mit zunehmender Erwärmung die typischen Waldformen unter den Großsäugern mehr und mehr durch.

4.3.2.2 Analyse der Mammutzähne

Zähne von Elefanten sind für paläontologische Aussagen von besonderem Wert. So läßt sich aus ihnen einerseits die jeweilige Art - in diesem Fall eiszeitlicher Elefanten - bestimmen und somit auch die paläoökologische Situation sowie das geologische Alter ermitteln. Andererseits ist aus dem konkreten Zahn das individuelle Lebensalter des zu Tode gekommenen Tieres ablesbar.

Deshalb wurde hier eine erste Analyse von 33 mehr oder weniger kompletten Mammutmolaren als Ergänzung zur hier dargelegten Großsäugergemeinschaft vorgenommen. Bis auf vier, die aus den Kiesgruben Glüsing, Billhorn und Fischbek stammen, sind alle in der Kiesgrube Neuland-Beton (NB) gefunden worden.

Grundlegende Arbeiten zu fossilen, speziell eiszeitlichen Proboscidea Mitteleuropas liegen durch ADAM (1956) und GUENTHER (z.B. 1991, 1994) vor. Eine umfassende Revision der zahlreichen pleistozänen Elefantengattungen und -arten nahm MAGLIO (1973) vor.

Dem Charakter der Mammutmolaren hinsichtlich Anzahl und Dichte der Lamellen kommt für die phylogenetische und damit stratigraphische Einstufung und auch individuelle Altersbestimmung eine Schlüsselposition zu. Allerdings ist bei der Beurteilung der Merkmale die Variabilität der Molarenkaufächen (Topologie) zu berücksichtigen (TOEPFER, 1963). Auf die Bedeutung der „individuellen Tracht“, die zugleich mit den ererbten Stammesmerkmalen das Erscheinungsbild, in diesem Fall der Mammutmolaren, prägen, weist nachdrücklich GUENTHER (1994) hin.

Typisch für Elefanten ist, daß sie im Laufe ihres Lebens einem 5-fachen Zahnwechsel unterliegen. Abbildung 32 soll in abstrahierter Form die 6-fache Zahnfolge verdeutlichen. In dieser segmentierten Keulenform sind sphärische Doppelkegel enthalten, die die Funktionsüberlappung (I-V) beim horizontalen Zahnwechsel sowohl für den Oberkiefer als auch für den Unterkiefer darstellen. Die Kontinuität der im Gebrauch befindlichen Kaufächen und damit der Zahnvolumina bleibt gewahrt, d.h. die Abrasion (Abkautung) wird durch den nachrückenden Zahn sukzessive ausgeglichen.

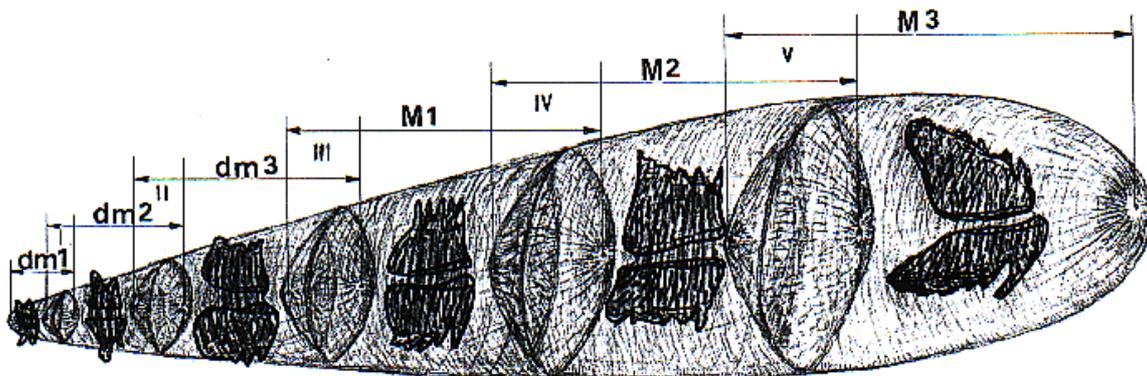


Abb. 32: Darstellung der Funktionsabfolge von Mammutbackenzähnen mit Zahngrößenprogression und Funktionsüberlappung beim Zahnwechsel; die Keulendarstellung stellt eine Idealisierung des effektiven lebenslangen Elefantenzahnvolumens dar

Die Symbolik der Backenzahnbeschreibung geht auf SOERGEL (1913) zurück. Mit dm1 - dm3 werden die Milchmolaren und mit M1 bis M3 die definitiven Molaren bezeichnet. Für dm1 - dm3 wird auch die Bezeichnung mm1 - mm3 bzw. mm2 - mm4 entsprechend der phylogenetischen Reduktionsfolge der primären Zahnreihe angewendet. Die Zahnformel der echten Elefanten lautet:

Oberkiefer	1 Incisivus	0 Caninus	0 Prämolaren	3 Molaren
Unterkiefer	1 Incisivus	0 Caninus	0 Prämolaren	3 Molaren

(n. TOEPFER, 1963)

Da bei den Elefanten jeweils in jeder Kiefernhälfte nur ein Molar funktionsfähig ist und nur in den Phasenübergängen zwei gleichzeitig in Gebrauch sind, stellt die Zahnformel eine Summenformel dar.

Die ursprüngliche Zahnformel der höheren Säugetiere (Placentalia) beträgt : 3I, 1C, 4P, 3M - somit enthält dieses komplette Gebiß 44 Zähne. Rezente Insektivoren, z.B. der Igel verfügen darüber.

Der älteste Vertreter der Rüsseltiere ist *Numidotherium* aus dem Unteren Eozän Algeriens (CARROLL, 1993). Bei den Frühformen der Proboscidea sind die Gebisse noch relativ komplett, z.B. *Moeritherium* (Oberes Eozän, Ägypten) - Zahnformel nach A.H. MÜLLER (1989):

3I	1C	3P	3M
2I	0C	3P	3M

Die jüngeren und in der gesamten Alten und Neuen Welt verbreiteten Mastodonten besaßen schon eine in Richtung auf die echten Elefanten weisende Gebißreduktion - was folgende Formel nach A.H. MÜLLER (1989) belegt:

1I	0C	0-3P	3M
1-0I	0C	0-2P	3M

Die Indexlage der den spezifischen Zahn kennzeichnenden Zahl bestimmt die Position. So steht z.B. M³ für den Oberkiefer und dementsprechend M₃ für den Unterkiefer. In der Lamellenformel kennzeichnet das „x“ vor der Lamellenanzahl die erste bzw. letzte wesentlich kleinere Lamelle, die als Talon bezeichnet wird. Von links nach rechts wird mit dem distalen Zahnanfang über die Lamellenanzahl zum proximalen Ende gelesen. Das Fehlen der Talonlamelle und eventuell weiterer Lamellen wird mit „-“ gekennzeichnet und belegt die Unvollständigkeit des Zahnes. Mit „∞“ werden die durch Abkautung fehlenden Lamellen gekennzeichnet, d.h. es ist ein Dentinplanum ausgebildet. Aus der Anzahl der abgekauten Lamellen und dem prozentualen Abrasionsgrad des jeweiligen Zahnes in der Dentitionsfolge ist das erreichte Individualalter ablesbar. Nähere Erläuterungen sind z.B. GUENTHER (1954) und TOEPFER (1963) zu entnehmen. Die Meßmethodik basiert auf Hinweisen, die insbesondere bei GUENTHER (1973) enthalten sind.

In Tabelle 9 ist die Analyse der Mammutmolaren zusammengefaßt, wobei die Lamellenformeln in einfacher Schreibweise dargestellt sind.

Nr.	Identifer	Molaridentität/ Position	Lamellen- formel	Erhaltung	Deck- zement	Abrasionsgrad (angekaute Lam.)	Individualalter in Jahren	Länge mm (extrapol.)	Breite mm	Höhe mm	LLQ	HI	Bemerkungen
1.	NB 317	M ³ sin	∞ 20 x	komplett	vorhand.	alle Lam. abr.	ca. 55-60	240	ca. 100	135	10,0		mit Dentinplanum, NKM Lübeck
2.	D 330	M ³ sin	- 20 -	fast kompl.		10 Lam. abr.	ca. 40	250	93	180	9,1	193,5	
3.	NB 24	M ³ dext	∞ 10 -	unvollst.		alle Lam. abr.	ca. 50	148 (300)	108	138	11,1		mit Dentinplanum
4.	NB 23	M ³ dext (od. M ²)	- 9 -	unvollst.	vorhand.	5 Lam. abr.	ca. 40 (25)	100	81	155	11,1	191,4	
5.	NB 372	M ² sin (od. M ³)	- 14 -	unvollst.	vorhand.	6 Lam. abr.	ca. 25-30 (40)	180 (200)	78	170	10,0	217,9	
6.	NB 28	M ³ sin (od. M ²)	x 10 -	unvollst.	vorhand.	alle Lam. abr.	ca. 50-60	136 (200)	85	119	11,1		beginnende Bildg. Dentinplanum
7.	NB 371	M ² sin (od. M ³)	x 16 -	fast kompl.	vorhand.	4 Lam. abr.	ca. 25-30 (40)	190	74	160	10,0	216,2	distale Impression
8.	NB 212	M ¹ dext	x 4/0,5/7x	komplett	vorhand.	alle Lam. abr.	ca. 20-25	122	64	65	9,5		
9.	NB 26	M ¹ sin (?)	- 9 x	unvollst.		Lam. gering abr.	ca. 15	81 (120)	52	120			
10.	NB 273	M ¹ dext	x 14 x	komplett	vorhand.	7 Lam. abr.	ca. 12	132	57	115	8,3	201,8	
11.	NB 374	dm ³ dext (od. M ¹)	∞ 12 -	fast kompl.	vorhand.	alle Lam. abr.	ca. 6 (15)	110	63	33	9,1		mit Dentinplanum, ausgeworfen?
12.	GI-HI	M ₃ dext	x 23 x	komplett	vorh. ?	16 Lam. abr.	ca. 50	330	90	105	11,1	116,7	von Abguß! Universitäts Kiel
13.	NB 256	M ₃ dext	- 14 x	unvollst.	vorhand.	7 Lam. abr.	ca. 40-50	200 (250)	93	138	11,1	148,4	
14.	NB 246	M ₃ sin	- 16 x	fast kompl.	vorhand.	8 Lam. abr.	ca. 40	280 (290)	90	110	11,1	122,2	
15.	NB 30	M ₃ dext	- 20 x	fast kompl.	vorhand.	9 Lam. abr.	ca. 40	196 (200)	65	120	7,1	184,6	diminutiv!
16.	V61:144	M ₂ dext	x 16 x	komplett	vorhand.	15 Lam. abr.	ca. 35	225	90	115	10,0	127,8	mit Unterkieferast
17.	NB 164	M ₂ sin	∞ 6 -	unvollst.		alle Lam. abr.	ca. 30-40		68	47			mit Dentinplanum, ausgeworfen
18.	NB 159	M ₁ dext	x 15 x	komplett	vorhand.	alle Lam. abr.	ca. 20-25	182	70	95	10,0		
19.	NB 162	M ₁ sin	∞ 15 -	fast kompl.	vorhand.	alle Lam. abr.	ca. 20-25	160 (170)	72	75	10,0		beginnende Bildg. Dentinplanum
20.	NB 33	M ₁ sin	x 15 x	komplett	vorhand.	13 Lam. abr.	ca. 15	161	69	105	9,1	152,2	
21.	NB 35	dm ₃ dext	∞ 8 x	fast kompl.	vorhand.	alle Lam. abr.	ca. 6	82	50	20	8,3		mit Dentinplanum
22.	NB 216	M ₃	- 5 -	Bruchstück		keine Lam. abr.			81	175			
23.	NB 160	M ³	- 7 -	Bruchstück		alle Lam. abr.			94	170			
24.	D 210	M ₃	- 1 -	Einzellam.		abr.			100				
25.	NB 32	M ³ dext?	- 8 -	Bruchstück		keine Lam. abr.			76	141			
26.	NB 36	M ₃ od. M ₂	- 5 x	Zahnkeim					89	135			
27.	NB 161	M ₃ od. M ₂	- 8 -	Bruchstück		keine Lam. abr.			65	145			
28.	NB 34	M ₃ od. M ₂	- 4 -	Bruchstück		alle Lam. abr.			82	130			
29.	NB 213	M ² sin?	- 8 x	unvollst.		keine Lam. abr.			85	148			
30.	NB 304	M ² dext?	- 9 x	unvollst.	vorhand.	7 Lam. abr.			84	160			
31.	NB 377	M ² sin?	- 9 x	unvollst.		2 Lam. abr.			78	150			
32.	NB 163	M ₁ od. M ₂	- 4 -	Bruchstück		alle Lam. abr.			70	80			
33.	NB 168	M ₁ od. M ₂	- 4 -	Bruchstück		keine Lam. abr.			59	93			

Tab. 9: Bewertung der Molaren von *Mammuthus primigenius* (Wollhaarmammut) aus der Hamburg-Harburger Elbaue

LLQ: Längen-Lamellen-Quotient

Formel: $\frac{\text{Occlusallänge (100 bzw. 50 mm)}}{\text{Anzahl der Lamellen}}$

(nach GUENTHER, 1994 u. MAGLIO, 1973)

HI: Hypsodontie-Index

Formel: $\frac{\text{Zahnhöhe (nicht abr. längste Lamelle bis Wurzelansatz)} \times 100}{\text{größte Zahnbreite}}$

(nach MAGLIO, 1973)

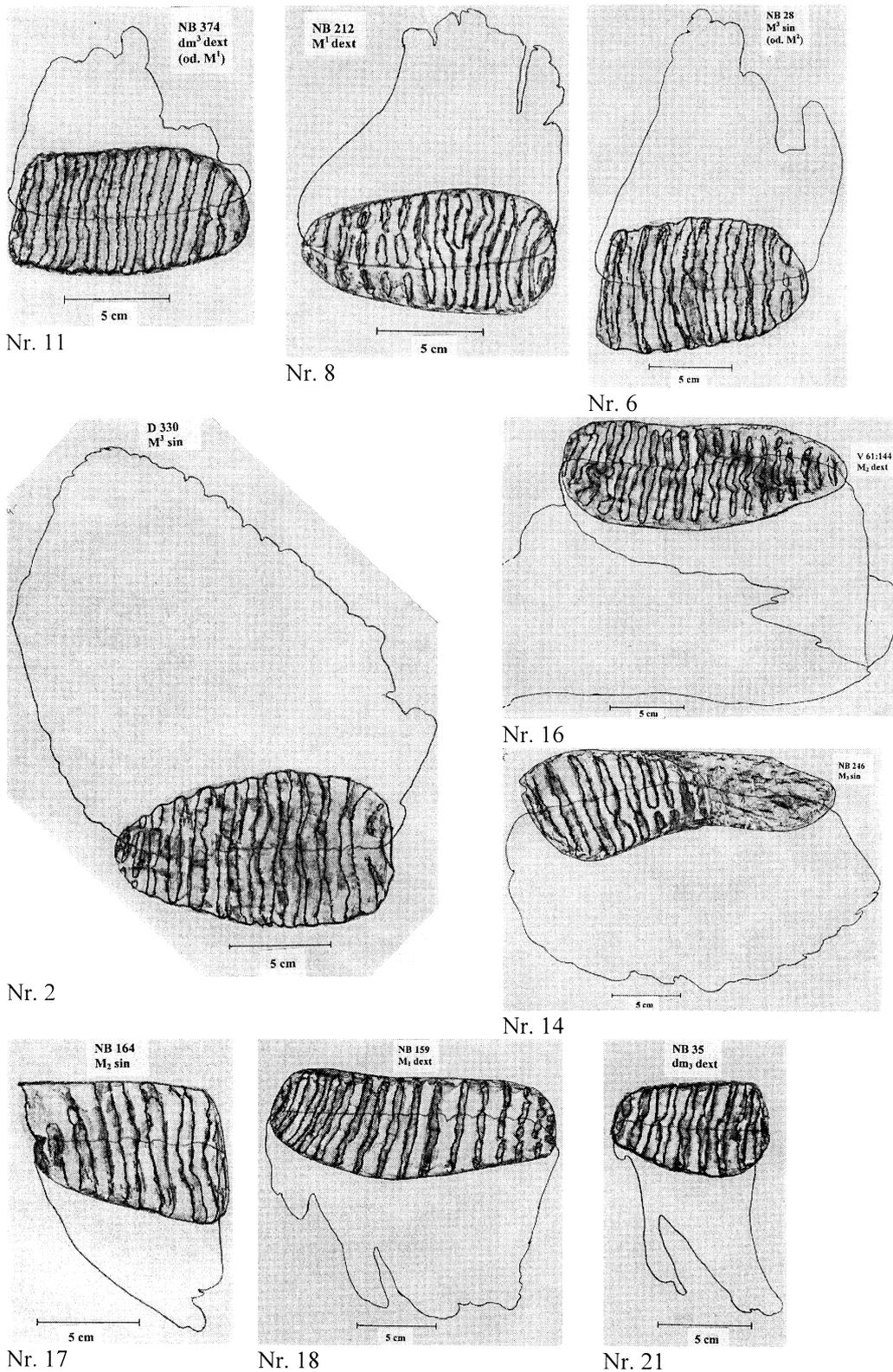


Abb. 33: Molaren (Backenzähne) von *M. primigenius* aus der Hamburg-Harburger Elbaue in Occlusalansicht (Sicht auf die Kaufläche) mit lateralem Umriß; distale Richtungen (vom Körper weg orientiert) der Oberkieferzähne nach rechts bzw. der Unterkieferzähne nach links gerichtet

Zur weiteren Auswertung wurden nur die Zähne Nr. 1-21 der Tabelle 9 herangezogen. Setzt man die Lagepositionen dieser Molaren in Beziehung zueinander, ergibt sich folgendes Bild:

	sin	dext
Oberkiefer	6	5
Unterkiefer	4	6

Die minimale Streuung der Zahnpositionen spricht für die Repräsentativität der Molarenanzahl bezüglich einer Population. Die geringe Anzahl der Zähne begrenzt allerdings die statistische Aussagefähigkeit. In Abbildung 33 ist ein Teil dieser Zähne dargestellt.

Eine individuelle altersmäßige Klassierung der Zähne Nr. 1-21 ergibt folgende Aufteilung:

Zahn	Anzahl	Altersstufe	Altersklassen in Jahren	Zahnanzahl
dm3	2	ephebisch	1 - 10	2
M1	6	ephebisch	> 10 - 20	3
M2	4	frühadult	> 20 - 30	5
M3	9	spätadult bis senil	> 30 - 40 > 40	6 5

Tab. 10: Zuordnung der ersten 21 Molaren von *M. primigenius*, die in Tabelle 9 ausgewertet sind, in verschiedene Alterstufen bzw. -klassen

Faßt man die ephebischen Molaren zusammen und stellt sie den frühadulten bis spätadult-senilen gegenüber, ergibt sich ein Verhältnis von 38 zu 62%. Ähnlich ist die Gegenüberstellung nach Altersklassen 1-30 Jahren und > 30 bis über 40. Hier beträgt das Verhältnis, mit einer Zahnanzahl von 10:11, 48 zu 52%. Aus der Altersklassenverteilung ergibt sich folgende Kurvendarstellung, die prinzipiell einer Gaußschen Normalverteilung entspricht.

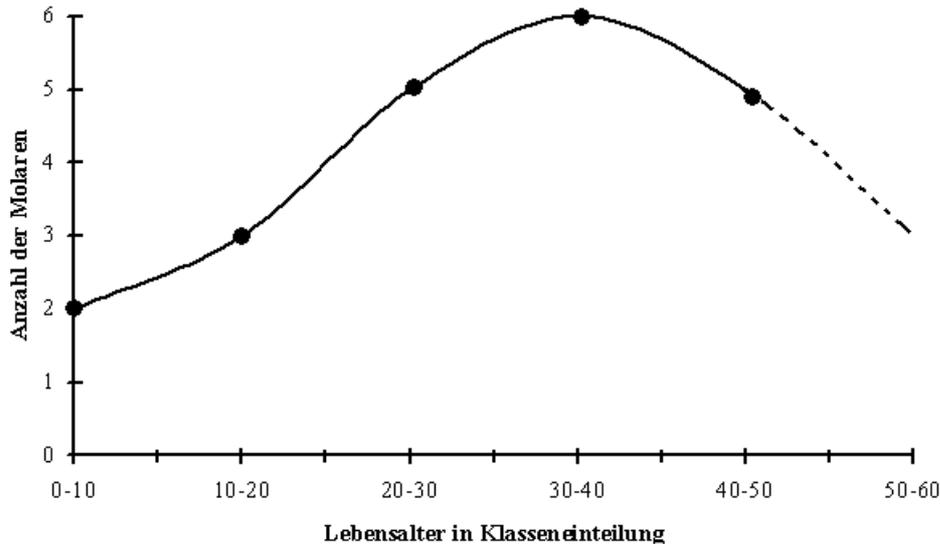


Abb. 34: Darstellung der in Tabelle 10 enthaltenen Altersklassierung der untersuchten 21 Molaren von *M. primigenius*

Bei Einbeziehung der problematischen Zähne Nr. 22 bis 33 (Tab. 9) bleibt diese Verteilung generell erhalten. Die Kurve in Abbildung 34 offenbart nur die Mortalitätsverteilung, wobei eine selektiv gehäufte Erhaltung der kompakten Zähne von älteren Tieren die tatsächlichen Verhältnisse in der Population verfälscht. Der Kurvenverlauf der Lebendgemeinschaft läßt einen mehr in den vorderen Abschnitt verlagerten Schwerpunkt erwarten, der natürlich nicht fossilmäßig belegt sein kann. Vieles spricht dafür, daß es sich hier um eine mehr oder weniger zusammenhängende, natürliche Sterbegemeinschaft (Thanatozönose) handelt. Ähnliche Verhältnisse finden sich auch in der Alterszusammensetzung der Molaren von Stuckenbusch (*Mammuthus primigenius*) und Süßenborn (*Mammuthus armeniacus* = *M. trogontherii*) (GUENTHER, 1994).

Eine detaillierte Analyse der Mammutmolaren, insbesondere der Vergleich mit anderen Fundkomplexen muß an dieser Stelle unterbleiben. Lediglich sei auf den M_3 dext (Nr. 15 bzw. NB 30) verwiesen, der sich durch seine geringen Abmessungen und niedrigem LLQ auszeichnet und eine Zwergform (diminutiv) offenbart. Derartige „Kümmerformen“ von *M. primigenius* sind aus dem gesamten Jungpleistozän Eurasiens (GUENTHER, 1954 u. 1994) und Mexikos bekannt (GUENTHER, 1973). Eine ähnliche nordamerikanische Zwergvarietät stellt *Mammuthus exilis* dar (LISTER u. BAHN, 1997).

Weitere Spezialuntersuchungen, z.B. Auswertungen der LLQ- und HI-Werte sowie Ermittlungen von Längen/Breiten-Indizes und Zwischenzementstärken stehen noch aus.

Exakte Datierungen von Mammutzähnen liegen durch Untersuchungen von AARIS-SØRENSENs u.a. (1990) vor. Nach diesen Ergebnissen liegt der Schwerpunkt der Altersangaben für diese Mammutreste im dänischen Raum zwischen 32000 und 22000 B.P. Die jüngste Angabe beträgt $13240 \pm$ B.P. Grundsätzlich muß angemerkt

werden, daß ^{14}C -Datierungen mit Angaben älter als 10000 vor heute mit zunehmender Unsicherheit behaftet sind.

Die Topologie der Mammutmolaren aus dem Fundkomplex des Hamburg-Harburger Raumes entspricht dem Evolutionsniveau, das *Mammuthus primigenius* seit seinem Erscheinen im Saale-Glazial im Verlauf des Weichselglazials erreicht hat. Dieser Befund stützt die Annahme, daß die offensichtlich mit den Mammutresten vergesellschafteten übrigen Großsäugerknochen dem ausgehenden Weichselhochglazial zuzuordnen sind.

4.3.2.3 Bemerkungen zum Aussterben

Mit dem klimatischen Wandel vollzog sich der generelle Umbruch der pleistozänen holarktischen Ökosysteme. Die alte Frage nach dem Warum des Aussterbens vieler kälteliebender Großsäuger erst am Ende des letzten Glazials bzw. der Warmformen bereits Ende Eem und nicht bereits gegen Ende des Saale-Glazials, könnte ihre Erklärung in einem langzeitigen Vegetationswandel finden. In den vorausgehenden Interglazialen hatte der Vegetationstyp der Tundra scheinbar noch nicht die Verbreitung wie gegenwärtig gefunden, so daß z.B. die Mammute in diesen Warmphasen (Thermale) genügend Rückzugsrefugien in den borealen Kaltsteppen fanden.

Nach FRENZEL (in LIEDTKE, 1990) ist die Tundra ein warmzeitlicher borealer Vegetationstyp, der nicht bzw. selten im europäischen Hochglazial vorkam. Alle Vorstellungen von einer Gürtelverschiebung heutiger Pflanzengemeinschaften über einen größeren Zeitraum des Pleistozän werden entsprechend den pflanzlichen Fossilbefunden abgelehnt. Der charakteristische Vegetationstyp der Glaziale ist die Steppe. Die eiszeitliche Steppe ist durch zahlreiche Süßgräser und *Artemisia* (Beifuß) pollenanalytisch belegt. Mit dem Begriff Kaltsteppe wird der glaziale Lebensraum der Großsäuger gegenüber den südlich vorgelagerten und den interglazialen Steppen terminologisch abgegrenzt. GUTHRIE (in HOPKINS, 1982) sieht zu dem von ihm verwendeten Begriff 'Mammutsteppe' folgende Bezeichnungen als synonym an: Steppentundra, Tundrasteppes, arktische Steppe, Lößsteppe und Kaltsteppe.

Heute sind nur noch in Nord- und Zentraljakutien Reste der ehemaligen, weitverbreiteten glazialen Steppenvegetation anzutreffen (FRENZEL in LIEDTKE, 1990). Dies erklärt auch, warum das Mammut bis vor ca. 4000 Jahren im nördlichen Sibirien (Wrangel-Inseln) als Zwergform überlebte (LISTER u. BAHN, 1997). Die Art *Mammuthus primigenius* war offensichtlich sehr stark an diesen Vegetationstyp angepaßt, der sukzessive mit der zurückweichenden Eisbedeckung verschwand. Das Ren, als

typischer Vertreter der artenarmen Tundra, hat somit das Mammut, als den typischen Vertreter der Kaltsteppe, regional abgelöst.

Die Overkill-Hypothese nach MARTIN (1984) mag die holarktische und neotropische „Plötzlichkeit“ des Aussterbens zusätzlich erklären. Allerdings kann diese „Plötzlichkeit“ auch durch Überlieferungslücken vorgetäuscht sein. So konnte z.B. SPILLMANN in den 20er Jahren den Nachweis erbringen, daß noch im 4. Jahrhundert nach Chr. Mastodonten (*Cuvieronius*) von Paläoindianern im Hochland von Ecuador gejagt wurden (ABEL, 1939; A.H. MÜLLER, 1989) (vgl. Kap. 3.3.2.3).

Es deutet vieles darauf hin, daß die hohe Aussterberate der Großsäuger in der jüngsten Erdgeschichte mit dem Erscheinen des *Homo sapiens* im jüngeren Pleistozän vor ca. 200000 Jahren eingeleitet wurde. Die Meinungen gehen hierzu auseinander. Zum Beispiel schreibt MÜLLER-KARPE (1998, S. 61): „Die oft aufgeworfene Frage, ob der Mensch das Aussterben der beiden großen Dickhäuterarten“ (Mammut und Fellnashorn) „durch die intensive Jagd auf sie bewirkt habe, darf mit Sicherheit verneint werden.“ Dagegen sind nach der Overkill-Hypothese die verfeinerten Jagdmethoden, am Ende des Pleistozän, die Ursache des Aussterbens vieler Großsäuger.

Befürworter dieser Hypothese meinen, daß die Großsäugerpopulationen Afrikas diesem Schicksal offenbar durch die länger andauernde Koevolution von Mensch und Tier über 3 Mio. Jahre entgingen. Im Gegensatz dazu steht die Einwanderung des Menschen in mehreren Wellen, möglicherweise schon seit 40000 Jahren (KAHLKE, 1981), über die Beringbrücke im Verlauf des Wisconsin-Glazials (entspricht Weichsel-Eiszeit). Hier könnte das Aussterben der eiszeitlichen Großsäuger im ursächlichen Zusammenhang mit der Einwanderung des Menschen stehen.

Metaphorisch ausgedrückt, haben sich die „paradiesisch“ ausgewogenen Verhältnisse zwischen Mensch und Großsäuger mit der Auswanderung aus Afrika (Out of Africa-Hypothese) aufgelöst und in die drastischen Aussterbesituationen verkehrt.

4.3.3 Jungpaläolithische Kulturzeugnisse

Von ca. 30 bearbeiteten Knochen sind folgende Objekte besonders interessant und zeigen, daß den Hamburger und Ahrensburger Rentierjägern sogar „Mammutjäger“ vorausgingen.

Ein Fundobjekt stellt einen rechten Ischiumast mit Acetabulumrand von *Equus sp.* dar. Dieses in Neuland-Beton gefundene Stück ist eindeutig bearbeitet und fungierte offensichtlich als Schaber. Des weiteren liegen mehrere als Werkzeuge verwendete Geweihstangenbruchstücke vom Ren vor. Zu diesem Fundkomplex ist auch das

Rengeweihebeil aus Hamburg-Neuland, das WEGEWITZ (1940) beschrieb, zu zählen. Nach der Art der Bearbeitung ist es der Ahrensburger-Kulturstufe zuzuordnen (TROMNAU, 1979).

Ein ähnliches Objekt ist von Salzgitter-Lebenstedt bekannt, allerdings weist dieses mit ca. 50000 Jahren ein erheblich höheres Alter auf (TODE, 1982). Im Gegensatz zu dem Objekt von Hamburg-Neuland ist hier der Augsproß bearbeitet und verkürzt. Des weiteren befinden sich unter den bearbeiteten Objekten mehrere Rengeweihebruchstücke, die unter Vorbehalt den spätglazialen Kulturstufen zuzuordnen sind.

Das bemerkenswerteste Fundobjekt ist eine bearbeitete Rippe, die mit hoher Wahrscheinlichkeit vom Mammut stammt. Sie wurde 1966 in der Kiesgrube Neuland-Beton geborgen. Ihre große artifizielle Bedeutung wurde von KOPP (1997) zur Kenntnis gegeben. Bisher fehlten Hinweise auf bearbeitete Mammutknochen in den paläolithischen Kulturzeugnissen des Hamburger und Schleswig-Holsteiner Raumes. Es handelt sich hierbei um einen 41 cm langen, mit 3 flachen Kerben verzierten bumerangähnlichen, nicht zurückkehrenden „Wurfstock“, der im nördlichen Mitteleuropa für diese Zeit bisher einmalig ist (Abb. 35). Ohne eine zu starke kulturelle Deutung hineinzulegen, könnte man die Kerbungen als Wiedererkennungsmarken ansehen, da bei einer Vogel- oder sonstigen Niederwildjagd sicherlich kollektiv mehrere Wurfstöcke eingesetzt wurden. Als bislang ältester Fund ähnlicher Art gilt ein ca. 20000 Jahre alter Bumerang aus Mammutelfenbein aus den polnischen Karpaten (VALDE-NOWAK u.a., 1987). In der gleichen Quelle ist der Verweis auf ein in Niederösterreich gefundenes Mammutknochenbruchstück enthalten, das gleichfalls eine Ähnlichkeit mit einem fragmentarischen Bumerang aufweist. Die zeitliche und kulturelle Einstufung ist auch hier unsicher. Zahlreiche hölzerne Bumerangs sind im nördlichen Mitteleuropa erst aus dem Mesolithikum Dänemarks (Ertebölle-Kultur von Jütland) bekannt geworden (STODIEK u. PAULSEN, 1996).

Die Verschiedenartigkeit der Artefakte belegt somit, daß in dieser Region zum einen eiszeitliche Rentierjäger des Spätglazials (Ahrensburger-Kultur) und zum anderen deutlich ältere Mammutjäger im Elburstromtal präsent waren. Allerdings ist der Bumerang kein zwingender Beweis für eine aktive Mammutjagd.



Abb. 35: Paläolithischer (altsteinzeitlicher) 41 cm langer „Wurfstock“ aus dem Weichselglazial des Harburger Raumes (Kiesgrube Neuland-Beton); dieser Fund ist für den Norddeutschen Raum einmalig! (KOPP; 1997 u. 1998)

Ob sich der **Mammutrippenbumerang** mit dem archaischen Träger des Stirnbeins von Hahnöfersand (*Homo sapiens sapiens*), das auf ca. 36000 Jahre datiert wird (BRÄUER, 1984) und somit dem Aurignacian zuzuordnen ist (PROBST, 1991), oder sich mit den Feuersteinartefakten (Hamburger-Kultur) vom Hitzeberg bei Glüsing (TROMNAU, 1973) in Verbindung bringen läßt, bleibt ungewiß und ist auch unwahrscheinlich. Interessant in diesem Zusammenhang ist, daß nach neueren Erkenntnissen die ältesten Funde der Federmesser-Kultur von Lieth bei Elmshorn in den stadialen Abschnitt zwischen Meiendorf- und Bøllinginterstadial einzustufen sind (BOKELMANN et al., 1983). Beziehungen dürften aber auch hier nicht bestehen. Generell bleiben Fragen zur stratigraphischen Reichweite der Hamburger-, der Federmesser- und der Ahrensburger Kultur offen. BOKELMANN (1979) plädiert für eine Bølling-Interstadiale Einstufung des Schwerpunktes der Hamburger Kultur. Das komplizierte Bild verschärft sich auch dadurch, daß einige Lokalitäten des Bølling Schleswig-Holsteins offensichtlich dem Meiendorf-Interstadial (BOKELMANN, 1991 u. STEPHAN, 1995) angehören. Einige Indizien der jüngsten Nachweise der Ahrensburger Kulturstufe sprechen für Präboreal und damit für ein postglaziales Hineinreichen des höchsten Spätpaläolithikums (Mitteilung durch Dr. Bokelmann, 1998). Zur Diskussion der Altersstellung von Hamburgian u.a. norddeutschen Kulturstufen in Beziehung zur Sequenzierung des Magdalénian sei auf LÜBKE (1993) verwiesen. Die Einkerbungen auf dem Bumerang sprechen gegen eine zu frühe kulturelle Einstufung - etwa dem Alter von 100000 bis 60000 Jahren des Faustkeils von Maschen (WEGEWITZ, 1988) und somit dem Mousterian. Zieht man die angespitzten Elefantenrippen von Salzgitter-Lebenstedt in die Betrachtung mit ein, ist auch hier eine Beziehung kaum zu sehen, da diese Rippen keine entsprechenden Kerbungen oder ähnliche Bearbeitungsspuren aufweisen. Somit dürfte das Fundobjekt von Hamburg-Neuland nicht dem mittelpaläolithischen Alter der Funde von Salzgitter-Lebenstedt entsprechen. Aus einer umfassenden Bibliographie zum Fundkomplex Salzgitter-Lebenstedt wird die zum Teil kontroverse Diskussion in zahlreichen Publikationen zur Verwendung der Elefantenrippen als Grabstöcke oder Jagddolche ersichtlich (BUSCH und SCHWABEDISSEN, 1991). Vergleicht man den Bumerang indes mit der häufig feinsilierten Knochenornamentik des wesentlich jüngeren Gravettian z.B. von Predmosti und Dolni Vestonice (Mähren), wird die archaisch anmutende Kerbung augenscheinlich. Auch hier ist eine direkte Beziehung, zum mehr südlich und östlich verbreiteten Gravettian nicht anzunehmen.

Die offensichtlich zeitlich jüngsten Mammutjäger Deutschlands sind von Gönnersdorf bei Neuwied bekanntgeworden (BOSINSKI, 1981). Mit einem Alter von ca. 13000 Jahren wird dieses Jägerlager mit zahlreichen Artefakten und Steinplattenritzzeichnungen, auch vom Mammut, dem typischen Magdalénian zugerechnet (MÜLLER-BECK, 1995). Zeitlich ist hier eher eine Beziehung zu sehen. Eine Klärung bzw. Entscheidung der kulturellen Zuordnung ist nach dem gegenwärtigen Stand kaum möglich. **Der Bumerang von Hamburg Neuland ist auf jeden Fall ein erster fast sicherer Hinweis für das Auftreten des Mammuts zur Zeit der jungpaläolithischen Kulturentfaltung in dieser Region.**

Es ist wenig wahrscheinlich, daß dieser Bumerang aus einer Mammutrippe eines Altskelettes hergestellt wurde, da nur an einer frischen Rippe die Kerbungen angebracht werden konnten. Das Alter des Mammutrippenbumerangs dürfte etwa vor dem Beginn des Weichselspätglazials zwischen 13000 bis 15000 Jahre B.P. liegen. Der Zeitraum vor der weichselzeitlichen Maximalvergletscherung zwischen 20000 und 30000 Jahren kommt kaum in Betracht. Dagegen ist es auch möglich, daß im Hamburgian letzte vereinzelt Mammutpopulationen auftraten und somit die Rentierjäger des frühen Spätweichselglazials als Schöpfer des Bumerangs gelten könnten. Für das sehr späte Auftreten von *Mammuthus primigenius* mit 13000 bis 12000 Jahren BP. sprechen Funde aus England (LISTER, 1991). Generell ist der Bumerang dem jungpaläolithischen Kulturkomplex spätes Aurignacian-Gravettian-(Epi-)Magdalénian zuzuordnen. In Verbindung mit den übrigen Knochenfunden entspricht dies auch den von MÜLLER-BECK (1995) hervorgehobenen paläoökologischen Beziehungen des Aurignacian und Gravettian zu den subarktischen Faunenelementen der Mammut-Fellnashorn-Ren-Zone. Für das Magdalénian trifft diese Beziehung z.T. ebenfalls noch zu.

Mit dem Beginn des Spätglazials erfolgte rasch die Einwanderung der Jäger und Sammler des Magdalénian im Süden entlang der Donau, nach Norden entlang der Rheinlinie und schließlich ostwärts der Mittelgebirgs- und Küstenlinie folgend (vgl. auch EHLERS, 1994).

Für weitere Klärungen der hier offenbleibenden Fragen ist auf Neufunde zu hoffen, um diese mittels absoluter Datierungen mit dem bisherigen Kenntnisstand abzustimmen. Besonderer Bedeutung kommt neben den nur zeitlich grob einzuordnenden Saugbaggerfunden den in situ anzutreffenden Fossilresten zu. Das vorliegende Material mittels ¹⁴C-Methode zu datieren verbietet sich, da teilweise vorgenommene Konservierungen und eventuelle Verunreinigungen zu falschen Werten führen würden.

5. Didaktische Aussagen

Im **zweiten Hauptteil** standen die Beziehungen des fossilen Lebens in ihrem zeitlichen und räumlichen Rahmen **im Mittelpunkt** der Betrachtungen. Wie darin vorgestellt, sind dafür zwei Wissenschaftsdisziplinen für die an Beispielen erläuterten Fakten zuständig - die **Paläobiogeographie** und die **Paläoökologie**. In beiden nehmen **Zeit- und Raumvorstellungen** neben phylogenetischen Betrachtungen die entscheidenden Positionen ein und dürften **von hohem** speziellen und auch allgemeinen **Bildungswert** sein.

Im übertragenen Sinn können die Vorstellungen vom **geographischen Formenwandel** nach LAUTENSACH (1953) mit den verschiedenen Betrachtungsrichtungen und ihren Überschneidungen als **Interferenzbilder** (vgl. BIRKENHAUER, 1971) auch auf die Beziehungen zwischen Paläogeographie, -biogeographie, -ökologie u.a. übertragen werden. Alle konkreten **Analysen fossilen Lebens sind** solche „**Interferenzbilder**“. Zieht man die geographischen Maßstabdimensionen nach NEEF (1967), eingeteilt in topologische, chorologische und planetarische Dimension heran, zeigt sich, daß der konkrete „paläontologische Fall“ immer auch topologisch ist. Seine Verallgemeinerung führt zu einer chorologischen und im Idealfall zur planetarischen paläochronologischen Dimension. Die Verallgemeinerungen auf höhere Maßstabdimensionen bleibt erkenntnistheoretisch jedoch schwierig.

Ähnlich der physischen Geographie kann die Betrachtungsweise nach der Form (physiognomisch), nach der Funktion (funktionell) und/oder nach der Zeit (chronologisch) vorgenommen werden. In diesen Betrachtungsweisen sind sehr wesentlich historisch-genetische (evolutionäre) und eventuell sogar prognostische Aspekte einbezogen.

Sowohl im **Kapitel 3** als auch im **Kapitel 4 wurde zur Darstellung der exemplarische Ansatz** - wie bereits mehrfach betont - **gewählt**. In der geographischen Fachdidaktik finden sich bei ROBINSOHN (1967) in der Ansatzproblematik hierzu Parallelen. Welche Bedeutung der ökologische (einschl. paläoökologische) Ansatz in den Geowissenschaften für eine umfassende prozessuale Interpretation besitzt, legt LESER (in FRÄNZLE u.a., 1997) dar.

Neben den paläobiogeographischen Grundproblemen, die hier nicht nochmals aufgegriffen werden sollen, dürften die speziell entwickelten **Zeit-Raum-Dendrogramme von besonderer didaktischer Bedeutung** sein. Im Vordergrund der Auseinan-

dersetzung im Kapitel 3.2 stand das **oberkreidezeitliche Aussterbephänomen**. In der allgemeinen Wissensvermittlung - z.B. in der Schule - aber auch in vielfältigen Medien hat dieses erdgeschichtliche Ereignis seit den 80er Jahren größte Aufmerksamkeit erlangt. Das Spektakuläre der Dinosaurier hat dazu wesentlich beigetragen. Daher verwundert es nicht, daß **fachdidaktische Reflexionen relativ häufig** sind. Neben der Arbeit von SCHMIDT (1986), die bereits im Kapitel 2 erwähnt wurde, sei auf ähnliche Beiträge von GEIGER (1993) und HARTMANN (1997) verwiesen. In beiden Arbeiten wird gegenüber der Bolidentheorie nach ALVAREZ bezüglich des Aussterbens der Dinosaurier zu Recht eine differenzierte Haltung eingenommen. Insbesondere GEIGER (1993) weist unter Bezugnahme auf SLOAN (1986) und HAUBOLD (1989) auf die **Fragwürdigkeit des** angenommenen **plötzlichen Niederganges der Dinosaurier** hin. Trotz dieser erfreulichen Darlegungen wird in den Arbeiten von GEIGER und HARTMANN eine gewisse Sorgfältigkeit bei Stammbaumdarstellungen und Verwendung bestimmter Termini vermißt. An dieser Stelle sei auf die Arbeit von SPRINGHORN (1997) über das Leben im Muschelkalkmeer (Mittlere Trias) verwiesen, die ein gutes Beispiel fachdidaktischer Analyse paläontologischer Spezialliteratur ist und speziell auf die Sekundarstufen I und II ausgerichtet wurde.

Im paläoökologischen Kapitel 4 werden in der Gegenüberstellung von permischen zu pleistozänen Faunenkomplexen, trotz großer zeitlicher Distanz von ca. 300 Mio. Jahren, gleichgelagerte Probleme deutlich. In beiden erdgeschichtlichen Phasen liegen Extinctionsereignisse vor. In der Literatur wird das endpermische Massenaussterbens als das größte Extinctionsereignis der Erdgeschichte ausgewiesen. Diese Interpretation wurde hier einer Kritik unterzogen und ein alternativer Deutungsansatz entwickelt, um die Relativität der paläontologisch-geologischen Fakten aufzuzeigen. Das pleisto-/holozäne Aussterben unterliegt in der Literatur noch keiner einheitlichen Beurteilung. **Aufgrund der Kenntnislücken (vgl. Kap. 6) ist erst zukünftig mit klareren wissenschaftlichen Aussagen zu rechnen. Die Relativität der wissenschaftlichen Fakten und Phänomene zueinander sowie die daraus entstehende Subjektivität der Interpretationen überschatten noch zu sehr endgültige Aussagen. Dieses ist in der allgemeinbildenden Wissensvermittlung stärker zu berücksichtigen, indem verstärkt auf die offenen Probleme und die entsprechende wissenschaftliche Diskussion hingewiesen wird.**

Die **späteiszeitliche Säugerfauna aus dem Hamburger Raum**, die hier aus eigenen umfangreichen Spezialuntersuchungen vorgestellt wird, bietet sich als **fachdidaktisches Beispiel** an. Die Problematik der Mehrdeutigkeit des Fossilbefundes wird auch bei diesem relativ jungen Material offenkundig. Vergleicht man den permischen mit dem eiszeitlichen Fossilbefund gewinnt man vielleicht folgenden Eindruck. **Paläoökologische Analysen der jüngeren Erdgeschichte offenbaren durch ihre Unmittelbarkeit intuitiv und auch offensichtlich die vorhandenen Lücken. Ältere Lebensgemeinschaften - z.B. aus dem Rotliegenden - suggerieren dagegen ein kompletteres Überlieferungsspektrum, d.h. Lücken werden subjektiv weniger deutlich wahrgenommen.** In anderen Fällen können die Verhältnisse aber auch umgekehrt sein.

Das Verständnis des Ablaufes erdgeschichtlicher Vorgänge verlangt ein gewisses Abstraktionsvermögen. Die zeitliche Dimension von Jahrtausenden bzw. Jahrmillionen in ihrer räumlich-globalen Beziehung bedarf der **Elementarisierung bzw. Generalisierung geologischer Darstellungen für die schulische und sonstige allgemeine Wissensvermittlung.**

Das Thema **Eiszeit** ist ein nicht nur für Lernende packendes Phänomen. Dieser didaktischen Umsetzung widmen sich z.B. BREITBACH (1996) und NEUMANN-MAYER (1996a).

Wie schon im Kapitel 2 am Beispiel der Erdgeschichtsspirale eine bildliche Aufbereitung geowissenschaftlicher Sachverhalte für allgemeinverständliche Interpretationen vorliegt soll hier mit dem Thema „Eiszeit“ diese Problematik näher verdeutlicht werden.

Das Eiszeitalter oder Pleistozän ist mit seinem Beginn vor ca. 2,3 Mio. Jahren und Ende vor 11500 Jahren der jüngste erdgeschichtliche Abschnitt, in dem besonders nachhaltig die Oberflächenbeschaffenheit Mittel- und Nordeuropas und darüber hinaus Nordamerikas und Nordasiens geprägt wurde (WOLDSTEDT u. DUPHORN, 1974). Gerade dieser fast unmittelbare Gegenwartsbezug und die klimatische Komponente des Pleistozäns führt zu seiner großen Öffentlichkeitsrelevanz. Jeder kennt den Begriff Eiszeit und hat davon eine gewisse Vorstellung. Aber gerade diese Vorstellung ist häufig sehr unrealistisch und mitunter direkt falsch.

In der **Geologie** sind insbesondere **Karten** Ergebnisse spezieller und komplexer Analysen. Karten, Profile und stratigraphische (chronologische) Tabellen sind in der Regel **nur für den Insider**, häufig nur für den Spezialisten **verständlich**. Auf diese

didaktische Problematik verweist z.B. KRÜGER (1996). Es **ergab** sich somit die **Aufgabe**, das **Eiszeitalter für den schulischen und musealen Gebrauch** entsprechend **darzustellen**.

In der breiten Öffentlichkeit wird häufig unkorrekt das Eiszeitalter als eine große Vereisung interpretiert. Um diesen Eindruck zu korrigieren, wird in dieser Schautafel (Abb. 36) der typische **pleistozäne Klimawechsel** durch **farbige Unterlegungen** der **Kaltzeiten** (Glaziale - hellblau) und der **Warmzeiten** (Interglaziale - orange) kenntlich gemacht.

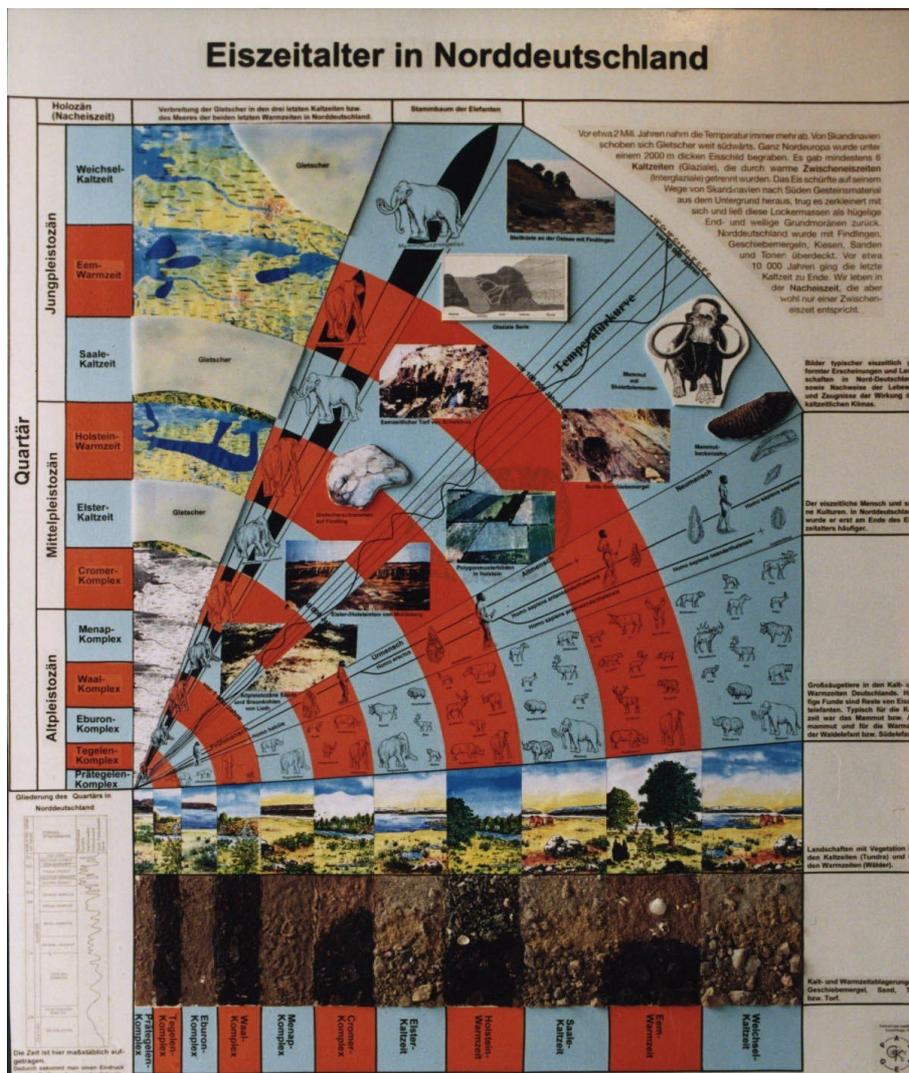


Abb. 36: Für den Bildungsbereich (EWF der CAU Kiel, Museum für Natur und Umwelt Lübeck, Hamburger Museum für Archäologie und die Geschichte Harburgs, Kreisheimatmuseum Aschersleben und Schulverband Bordesholm/Eiszeitmuseum S.H.) nach Kriterien der Anschaulichkeit aufbereitete großformatige Schautafel über das Eiszeitalter in Norddeutschland (Entwurf 1992 und letzte Ausführung KOPP, 1997)

Da die Darstellung der großklimatischen Entwicklung im Pleistozän das Hauptanliegen dieser Schautafel ist, kann hier thematisch auch die nacheiszeitliche (holozäne) klimatische Tendenz mit ihrer aktuellen Problematik hinsichtlich des natürlichen und anthropogen bedingten Treibhauseffektes herausgearbeitet werden.

Für die weitere thematische Strukturierung wurde eine Viertelkreisdarstellung mit einer Unterteilung in einzelne Sektoren, kombiniert mit vertikal bzw. horizontal zugeordneten Spalten und Zeilen gewählt. Diese Darstellungsform ermöglicht die Betonung der jüngeren Abschnitte des Pleistozäns (Elster- bis Weichselglazial), da sie prägend für die Oberflächengestaltung des nördlichen Mitteleuropas waren. Der eigentlichen Abbildung ist links unten eine Spalte beigefügt, in der das Jungpleistozän auf der Basis der maßstäblichen Chronologie (Mio. Jahre) in die Stratigraphie des Pleistozäns eingefügt ist. Dabei ist die Kürze der letzten beiden Interglaziale (Holstein und Eem) zu beachten.

Der inhaltliche **Hauptteil** ergibt sich aus einer zu 90° aufgespannten Fläche, wobei die **flankierenden** (vertikal und horizontal) **Skalen** die **pleistozäne Stratigraphie** enthalten. Das oberste Viertelkreissegment enthält die **glazialen Vergletscherungen** (3D-Reliefauftragung) bzw. die **interglazialen Transgressionen** im nördlichen Mitteleuropa.

Die geringe Kenntnis über das Altpleistozän ist durch schlechte Aufschlußverhältnisse und durch jüngere Abrasionen, mit den wiederholt entstandenen glazialen Serien zu erklären. Die sich daran anschließende Grobphylogenie der **Elefanten** als Leitfossilien zeigt die jeweilige klimatologisch bedingte Gattungsdominanz (Mammut in Kaltzeiten/Waldelefanten in Warmzeiten), mit den daraus abzuleitenden Ab- bzw. Zuwanderungsmöglichkeiten. Die Basis (Grundzeile) der Tafel besteht aus aufgetragenen **Lockergesteinsmaterialien** (Geschiebemergel, Kies, Sand und Beckentonen in den Glazialen und Torfen bzw. marinen Tonen in den Interglazialen).

Als Besonderheit enthält die abgebildete Tafel altpleistozäne Braunkohlen (warmzeitlich) und Sande (kaltzeitlich) aus einem Aufschluß im südlichen Schleswig-Holstein (Lieth bei Elmshorn). Hier umfassen die wenigen Meter dieser Wechselfolge einen Zeitraum von ca. 500000 Jahren! Die Gesamtmächtigkeit des Pleistozäns kann einige hundert Meter betragen.

Die sich daran anschließende **Landschaftsdarstellung** zeigt den periodischen Wechsel von Kaltsteppe und Wald, der sich aus dem Zusammenhang von Klima und Vegetation ergibt. Die Faunenrepräsentation unterlag einer Auswahl von **Großsäu-**

gern mit Mammut, Wollhaarnashorn, Ren, Wolf etc. bzw. Waldelefant, Waldnashorn, Rothirsch, Luchs etc. im Jungpleistozän und Mastodon, Säbelzahnkatze im Altpleistozän. Im begrenzten Maße ist hier eine phylogenetische Abfolge und ein klimatologisch bedingter Faunenaustausch ersichtlich (Flußpferde im Eem von England!). Das Erlöschen der Hauptelemente (*Mammuthus primigenius*, *Ursus spelaeus* u.a.) am Ende des Weichsel-(Würm-) Glazials scheint die diskussionswürdige Overkill-Hypothese zu bestätigen - rezentes Artensterben eingeschlossen. Der nächsthöhere Kreissektor ist der **Evolution des Menschen** gewidmet, in Verbindung mit den entsprechenden Kulturstufen. Das Thema Mensch würde eigentlich eine spezielle Darstellung erfordern und soll in dieser Form nur angerissen sein. Diesen Problemkreis zu vertiefen, bleibt jedem Betrachter überlassen.

Der **Zentralteil** beinhaltet Zeugnisse und Landschaftsformen entsprechend der einzelnen Zeitabschnitte, in diesem Fall bezogen auf **Schleswig-Holstein**. Darin enthalten sind Luftbilder von Polygonstrukturen, Abbildungen von Findlingen, die z.T. als Halbreief skandinavischer Grundgebirgsproben (Granit, Gneis etc.) aufgetragen sind, Fossilien (Knochen, Conchylien) u.a. Eine **zentrale Temperaturkurve** zeigt den zeitlichen und in sich noch weiter differenzierten Ablauf des großklimatologischen Geschehens der letzten ca. 2 Jahrmillionen.

Die hier vorgestellte, großformatige **Tafel hat sich didaktisch in der studentischen Ausbildung und in der schulischen sowie musealen Wissensvermittlung bewährt**. Für die EWF der CAU Kiel, für die Museen Lübeck, Hamburg-Harburg, Aschersleben und dem Schulverband Bordesholm wurden diese Schautafeln angefertigt. Nach Rückmeldungen und eigener Erfahrungen sind diese erfolgreich eingesetzt. Diese hier erläuterte Schautafel ist vom Museum für Natur und Umwelt Lübeck publiziert (ATTMER, ECKLOFF u. KOPP, 1999).

Eine weitere bildliche Darstellung beinhaltet die Thematik der **Geschiebeherkunft**. Hier bestand das Ziel darin, den **Zusammenhang von Eiszeiten und Findlingen** zu vergegenständlichen. Die Findlinge sind Charakterelemente der norddeutschen Landschaft und geben z.T. als Leitgeschiebe die Fließrichtungen der Gletscher wieder. Die Bezugnahme zum geologischen Bau Skandinaviens und der Ostseeregion ist weiterer Gegenstand der Schautafel in Abbildung 37. Im Rahmen des Lehrauftrages Geologie II im Wintersemester 1995/96 (KOPP) wurden in einem studentischen Projekt an der **EWF CAU Kiel, Fachbereich Geographie** eine vereinfachte **Variante dieser Schautafel** sowie Tafeln mit den Themen „**Kreislauf der Gesteine**“ und „**Al-**

ter der Gesteine“ erarbeitet. Diese Schautafeln dienen als Erläuterung für eine Geschiebesammlung, die für dieses Projekt angelegt wurde.



Abb. 37: Für den Bildungsbereich (EWF der CAU Kiel, Schulverband Bordschholm/Eiszeitmuseum S.H. und Natureum Niederelbe) nach Kriterien der Anschaulichkeit aufbereitete großformatige Schautafel über die Herkunft der Geschiebe (Entwurf und Ausführung KOPP, 1997)

IV. ALLGEMEINER TEIL PHYLOGENIE, LEBENSVIELFALT UND LÜCKE

6. Evolution und Diversität

6.1 Phylogenie und Komplexität

6.1.1 Biodiversität, Anpassung und Phylogenie

Gegenwärtig strebt die Biosphäre, möglicherweise durch den Faktor Mensch, einem in der Erdgeschichte beispiellosen Kollaps entgegen. Zumindest entspricht diese Einschätzung der gegenwärtig weit verbreiteten, über die wissenschaftliche Bewertung hinausreichenden öffentlichen Auffassung. Durch Bevölkerungsexplosion, Schadstoffemission, atmosphärische CO₂-, und CH₄-Konzentration, Ozonschwund durch FCKW und Rodungen der tropischen Regenwälder wird das Überlebensprinzip der Biosphäre - die **Biodiversität** - unweigerlich in eine tiefe Krise geführt. Mindestens 140 Arten werden täglich vernichtet (BACHMANN, 1992). Die bestehende Dramatik schildert MYERS (1992, S. 52) wie folgt: „... die evolutionäre Verarmung als Folge der nun anbrechenden Aussterbephase (könnte) zusammen mit der großen Anzahl betroffener Arten und der außerordentlich kurzen Zeitspanne, in der das Phänomen abläuft, den größten Rückschlag für Reichtum und Vielfalt des Lebens seit dessen erstem Aufflackern vor beinahe vier Milliarden Jahren bedeuten.“

Der seit LOVEJOY Anfang der 80er Jahre eingeführte Terminus Biodiversität hat eine große, über die Fachliteratur hinausgehende Resonanz gefunden, als Reflexion zum anthropogen bedingten massiven Artensterben und führte so zu einer intensiven Diskussion über seine Quantifizierbarkeit (o.A., 1997).

Durch die drastische Reduzierung des genetischen Potentials, insbesondere in der Fauna, wird der Biosphäre die Evolutionsvielfalt genommen. Diese Evolutionsvielfalt erscheint uns als „biologisch-genetischer Kosmos“ (WILSON, 1997). Trotz dieses erschreckenden Szenarios muß festgestellt werden, daß die tierische Biomasse der Erde weniger als 1% ausmacht. Die jährlich entstehenden ca. 200 Mill. Tonnen Biomasse sind zu über 99% pflanzlichen Ursprungs - im Kapitel 6.3.2.2 wird dieser Umstand näher erläutert. Obwohl dieser Planet eigentlich ein Pflanzenplanet ist, wäre die Vernichtung der Fauna gleichzeitig eine Selbstvernichtung der Art *Homo sapiens*, da diese in das floristisch-faunistische Wirkungsgefüge eingebunden ist.

Basis dieser Einschätzungen ist die Beurteilung der biologischen Vielfalt und die Darlegung der evolutionären Prozesse.

Bei ca. 1,4 Millionen bekannten Organismenarten rechnet der amerikanische Biologe WILSON mit bis zu 100 Millionen tatsächlich vorhandenen Arten. Trotz der alljährlich hinzukommenden Entdeckung von ca. 10000 Arten (CLOUD, 1988), ist die Annäherung an die tatsächliche Diversität gering. Die wahre Dimension der Artenvielfalt ist erst im jüngeren Zeitraum erkennbar geworden. Noch in den 70er Jahren schätzte man, daß die Erde ca. 500000 bis 800000 Pflanzenarten und ca. 1,5 bis 2 Millionen Tierarten beherbergt (TISCHLER, 1979). Die Unkenntnis bezüglich der Biodiversität wird offenbar, wenn man bedenkt, daß z.B. die Erdmasse mit $5,977 \times 10^{24}$ kg, die Masse des Elektrons mit $9,1091 \times 10^{-31}$ kg oder die Sternenanzahl in unserer Galaxie mit ca. 10^{11} angegeben werden kann, aber nicht die Anzahl der Organismenarten (KÖNIG u. LINSENMAIR, 1996). Diese Vielfalt und ihre evolutionäre Fluktuation dürfte das interessanteste Phänomen des Planeten Erde sein.

In den folgenden Betrachtungen zur Anpassung, Vielfalt und den später zu erläuternden Lebensformen, speziell der Tetrapoden, zieht sich der Evolutionsbegriff gleichsam als rotes Band durch die einzelnen Problemkreise. RIEPPEL (1992, S. 13) erinnert hierbei an den Ausspruch des bekannten Populationsgenetikers THEODOSIUS DOBZHANSKY, (1977) - einem der Begründer der Synthetischen Evolutionstheorie (Neodarwinismus): „Nichts in der Biologie macht Sinn, es sei denn im Lichte der Evolutionstheorie“. Bereits ERNST HAECKEL äußerte sich 1866 - viel zitiert - euphorisch: „Entwicklung heißt das Zauberwort, durch das wir alle uns umgebenden Rätsel lösen oder doch auf den Weg zu ihrer Lösung gelangen können.“ Grundsätzliche Ausführungen und eine Übersicht zu diesem Themenkomplex wurden im Kapitel 1.2.2.4 gegeben.

Den Terminus **Evolution** auf die Herausbildung biologischer Strukturen zu beschränken, entspricht nicht mehr dem heute auf verschiedenste Prozesse ausgedehnten und somit wesentlich weiter gefaßten Begriff. ERBEN (1990, S. 17/18) stellt diesen Sachverhalt unter Hinzuziehung eines Zitates von UNSÖLD deutlich heraus: „Unter Evolution verstehen wir ganz allgemein die Herausbildung komplizierterer Strukturen aus einfacheren. Die Beschränkung des Sprachgebrauchs auf die biologische Evolution im Sinne Ch. DARWINs dürfte heute nicht mehr sinnvoll sein“, und unterscheidet zwischen den enkaptischen (ineinandergeschachtelten) Ebenen der

Kosmo-, Chemo-, Bio- und Psychoevolution. Wenn man bedenkt, daß auch der umgekehrte Fall der Herausbildung einfacher biologischer Strukturen aus komplizierteren auftreten kann, ist Evolution noch allgemeiner als Strukturwandel zu verstehen. Unter dem Begriff Phylogenie - versus Ontogenie - ist die stammesgeschichtliche Bioevolution zu verstehen.

Sichtbar wird die **Phylogenie** erst durch die Analyse der morphologischen Ähnlichkeiten sowohl der rezenten Baupläne als auch der überlieferten Fossilien. Das Erkennen der abgestuften und enkaptischen Ähnlichkeiten unterschiedlicher Grade findet ihren Ausdruck in den Systemen der Organismen bzw. in den kladistischen u.a. Dendrogrammen. Unter Kladistik versteht man eine phylogenetische Systematik, die für die Speziation ausschließlich eine dichotome (zweigipflige) Verzweigung der Stammart gelten läßt (SEDLAG u. WEINERT, 1987).

Angelegt sind diese Ähnlichkeitsgruppierungen, auch ohne wissenschaftliche Hinterfragung, in den Wortprägungen der verschiedensten Sprachen. So kommt aber neben den Worten Kräuter, Bäume, Gewürm, Fische, Vögel und Landtiere im Hebräischen, Ägyptischen und Sumerischen noch nicht der abstrakte Begriff Tier vor (ILLIES, 1980). Die Darstellungen dieser abgestuften Ähnlichkeiten bzw. Mannigfaltigkeiten, als Ausdruck verwandtschaftlicher Beziehungen, gehen auf ARISTOTELES zurück. Als Emanationsreihen oder als „Kette der Wesen“ (= scala naturae, RIEPEL 1992) finden sie sich im Neuplatonismus PLOTINs, basierend auf der Ideenlehre PLATONs und in der frühmittelalterlichen Patristik wieder. Diese mystisch-intuitiven Gruppierungen können als Vorstufen phylogenetischer Systematik gelten (ZIMMERMANN, 1967) (s. Kap. 6.4.1).

In neuerer Zeit gewinnt neben dem morphologischen Vergleich der Vergleich auf Basis molekularer Daten (Protein- oder DNA-Sequenzierung) eine immer größere Bedeutung für die Erhellung taxonomisch-phylogenetischer Zusammenhänge. Auftretende Widersprüche führen zu heftigen Diskussionen zwischen Morphologen und Biochemikern (LEWIN, 1996a u. 1998).

Im Allgemeinen wird die Phylogenie als eine Abfolge vom Niederen zum Höheren aufgefaßt. Als Ausdruck dieser **Anagenese** steht die zunehmende Differenzierung und die daraus resultierende Komplexität im zellulären, histologischen und organfunktionellen Bereich sowie in der Interaktion von Organismus und Umwelt im Vordergrund der Betrachtung. Ob diese Auffassung den Charakter des gesamten phylogenetischen Prozesses tatsächlich widerspiegelt oder nur eine Fiktion des Anthropozentrismus darstellt, wird gegenwärtig mehr und mehr in der Literatur diskutiert (vgl. GOULD, 1998).

Ausgangs- und Endpunkt jeder biologischen Entwicklung ist die **Anpassung** (Adaptation), d.h. die angestrebte optimale Harmonisierung der Beziehung zwischen Orga-

nismus und Umwelt. Diese optimale, aber nie absolute Harmonisierung, wird durch die in der Natur wirkenden Umweltfaktoren physikalischer Art (z.B. Temperatur, Licht, Feuchtigkeit, Druck) und biotischer Art (z.B. Nahrungskonkurrenz) erzielt und auch limitiert. Die Erkenntnis des begrenzenden Einflusses der Umweltfaktoren auf die Anpassung und Verbreitung von Organismen geht auf Justus von LIEBIG im 19. Jahrhundert zurück und wird deshalb auch als „Liebigsche Regel“ bezeichnet (LAPORTE, 1981). Der Einfluß der Umweltfaktoren wirkt gradierend, entsprechend der Toleranz der verschiedenen Arten, zwischen euryök und stenök. Die Populationsdichte einer Art in einem Lebensraum schwankt zwischen Minimum und Maximum des entsprechenden Umweltfaktors, z.B. der Temperatur und erzielt mittig zwischen den beiden Pessima den Bereich des Optimums (vgl. COX u. MOORE, 1987). Nach HEYDEMANN (1990) liegen die beiden Pessimastufen bei 0°C und 45°C bzw. 2-3‰ und 40‰ Salzgehalt der Meere.

Bei einer semantischen Differenzierung des Begriffs Anpassung ist zu unterscheiden zwischen Anpassung als Zustand - das ist Ökologie - und Anpassung als Vorgang - letzteres ist Evolution.

Im Wechselspiel von vererbbaaren Variabilitäten und natürlicher Auslese ist die Gestaltwerdung von Organismen (Morphogenese) das sich neu darstellende Element der Evolution. Seit DARWIN (1859) ist diese Auffassung zur allumfassenden Theorie geworden. Entgegen mystischen Interpretationen der Morphogenese in älterer (z.B. DACQUÉ, 1943) und neuerer Zeit (u.a. SHELDRAKE, 1993 - „morphogenetische Felder“) und z.T. schwerwiegenderen sachlichen Einwänden - z.B. GUTMANN und BONIK (1981) sowie KIMURA (Neutralitätstheorie seit den 80er Jahren) - hat der Darwinismus seine herausragende Position bewahren können.

Die große Vielfalt des genetischen Potentials, das sich in relativ kurzen Zeiträumen entfalten kann, kommt am eindrucksvollsten in der **Domestikation** zum Ausdruck. Ein wesentlicher Umstand, der für DARWIN eine entscheidende argumentative Grundlage bot. Die Vorstellungen von evolutionären Prozessen basieren auf den Mendelschen Vererbungsregeln und die Spontaneität von Mutationen, wie sie DE VRIES und GOLDSCHMIDT erkannt haben. Allerdings sind die populationsgenetischen Aspekte und die Betonung der Zufallskomponente für allgemeine Evolutionsmuster durch ELDREDGE u. GOULD (1972) und GOULD u. ELDREDGE (1977) sowie STANLEY (1979 - „Speziess Selektion“) als Erweiterung zu werten.

Unter diesen Gesichtspunkten ist die Vielgliedrigkeit, z.B. die Tetra-, Hexa-, Octo-, Deca- und Polypodie der Landwirbeltiere, Insekten, Spinnen, höheren Krebse und Myriapoda (Tausendfüßer), ebenso wie die Tetra-, Penta- oder Hexadactylie der Amphibien und ihrer Abkömmlinge, als Ergebnis des genetischen Zufalls zu werten. Die Hexadactylie hat sich phylogenetisch nicht „bewährt“, d.h. selektionistisch nicht behauptet. Ihre Exponenten, z.B. *Tulerpeton curtum* (vgl. Kap. 4.2.2.1), sind Ende Devon offensichtlich wieder ausgestorben.

Eine grundlegende Definition des Begriffes Anpassung oder Adaption ist bereits durch SEWERTZOFF (1931) gegeben. Darin werden die Prozesse der Idioadaption (Anpassung an bestimmte Lebenssituation) und Aromorphose (allgemeine Leistungssteigerung der Grundfunktionen) gegenübergestellt. Somit sind Aromorphose und Arogenese (=Anagenese) synonym. Für Idioadaption sind Spezialisierung und auch Alloagenese (KUHNS u. PROBST, 1980) gebräuchlicher. Neben Progression (=Arogenese) und Spezialisierung verweist SEWERTZOFF (1931) auch auf die evolutionäre Möglichkeit der Regression (= Degeneration). Nicht zu verwechseln mit den Begriffen Progression und Regression bei A.H. MÜLLER (1955) für allgemeine phylogenetische Tendenzen. Ähnlich wie SEWERTZOFF sieht RENSCH (in KÄMPFE u.a., 1985) in der Vervollkommnung (= fortschreitende Anpassung) nicht automatisch eine Höherentwicklung. Während Rudimente zurückliegende Entwicklungsstadien belegen, weisen die ebenfalls unauffälligen Orimente (ABEL, 1914) auf eine beginnende Merkmalsausbildung hin. Die letzteren können einen funktionslosen, inadaptiven Zustand darstellen und somit einen präadaptiven Charakter besitzen. Das Problem der sogenannten Präadaption ist Gegenstand zahlreicher Betrachtungen (vgl. ERBEN, 1975 u. 1990).

Bezüglich der Problematik rudimentärer Organe diskutiert I. KRUMBIEGEL (1985) ihre Zwecklosigkeit bis Zweckhinderlichkeit (Atelie, Dystelie, Antielie und Paratelie) und kommt hinsichtlich des Verhältnisses von rudimentärer Morphologie zu rudimentären Verhaltensweisen zu folgender Regelformulierung (S. 525): „Verhaltensweisen können im Lauf der Stammesgeschichte dauerhafter sein als das zugehörige Organ oder Organsystem oder sonstige anatomische Struktur. In Ermangelung eines solchen können Verhaltensweisen, auch nach Fortfall der ihnen ursprünglich adäquaten Umweltbedingungen weiter ausgeübt werden. Dies kann ohne Rücksicht auf Zweckmäßigkeit für Individuum oder Art erfolgen“, und S. 526: „Die Zähigkeit des Bestehens eines rudimentären Organs ist weitgehend proportional der ursprünglichen anatomischen Differenzierung.“

Aus der etymologischen Wortherleitung von Rudiment (rudis = roh) ergibt sich diese falsche Begriffsprägung, die allerdings als nomen conservandum von bleibendem Bestand ist. Das gebräuchliche englische „remnants“ ist sprachlich passender im Gebrauch.

I. KRUMBIEGEL verweist in diesem Zusammenhang auf die große Bedeutung der Rudimente als Beweismaterial für die Deszendenzlehre mit dem Hinweis auf ARISTOTELES und LINNÉ mit ihrer (übertriebenen) Konstatierung, daß der Maulwurf kei-

ne Augen hat - hätten sie ausgesagt: Er hat keine Augen mehr, wäre durch dieses eine Wort eine biologische Revolution vor DARWIN eingeleitet worden.

Die Analysen von **Homologien** stehen für die Nachvollziehung phylogenetischer Abläufe generell im Mittelpunkt phylogenetischer Betrachtungen (Homologiekriterien nach REMANE, 1956). Eine gegenteilige Position nimmt, unter Betonung der Rekonstruktion des funktionellen Gefüges, die Schule der sogenannten Konstruktionsmorphologie ein (u.a. GUTMANN u. BONIK, 1981). Die Verwendung von Paradigmen für einzelne Evolutionsschritte kann nützlich sein, aber auch die Gefahr von Irrtümern in sich bergen (vgl. ERBEN, 1990).

Allgemeine phylogenetische Gesetzmäßigkeiten oder besser Trends, denen nach neueren Erkenntnissen nur der Status von Regeln zuerkannt wird, sind u.a. ERBEN (1990), LEHMANN (1986), SEDLAG u. WEINERT (1987) sowie STORCH u. WELSCH, (1989) im Detail zu entnehmen. Ein für diese Problematik als klassisch zu bezeichnendes Werk stellt das von REMANE (1956) dar.

Folgende **phylogenetische Regeln** besitzen zentrale Bedeutung:

- Die **Haeckelsche Rekapitulationsregel**, die besagt, daß die Individualentwicklung (speziell der Embryonalabschnitt) eine kurze und schnelle Rekapitulation der stammesgeschichtlichen Entwicklung darstellt. Diese heute teilweise umstrittene Regel weist aber auf einen nach wie vor überzeugenden morphologischen Zusammenhang von Ontogenese und Phylogenese hin;
- die **Dollosche Irreversibilität**, zentrale Darstellung phylogenetischer unumkehrbarer Formbildung mit neuen Anpassungsstrategien für gleiche Funktion (iterative Evolution i.w.S.);
- das **Fechner-Rosasche Prinzip der fortschreitenden verminderten Variation** (n. ERBEN, 1975, S. 118: „Regel der fortschreitenden Einengung der evolutiven Bandbreite“);
- das **Copesche „Gesetz“ der nichtspezialisierten Abstammung**, steht im engen Zusammenhang mit dem Irreversibilitätsprinzip und erklärt sich aus Wechselwirkung von Anpassung und Umweltveränderung - d.h. aus dem Verhältnis von Radiations- zu Spezialisationsprozessen;
- die **Watsonsche Regel vom Mosaikmodus der Phylogenese**, die die Ungleichmäßigkeit (Allometrie) und Zeitverschobenheit (Heterochronie) der Organbildung betont.

Die allometrische Merkmalsausbildung wurde erstmalig durch D'ARCY THOMPSON (1917) als Transformation von kartesischen Koordinaten veranschaulicht. Generell ist jedes Evolutionsniveau als isometrischer Zustand aufzufassen, wobei die Weiterentwicklung zu einem allometrischen Zustand führt. Das grundlegende Werk von D'ARCY THOMPSON ist neben DARWINs Hauptwerk eines der meist zitierten Bücher in den Biowissenschaften;

- die **Cope-Déperetsche Regel der Größenzunahme**, häufig gleichfalls als Cope-sche Regel bezeichnet, auf diesen zurückgehend und von Déperet ausgebaut.

Diese zentrale Regel wurde gegenwärtig durch JABLONSKI u.a. (1996) und GOULD (1998) in seiner Aussage stark relativiert. Folgende Aussage belegt, daß die Cope-Déperetsche Regel einer bisher einseitigen subjektiven Betrachtung großer Arten entsprang: „Das Copesche Gesetz beruht auf einer Zunahme der Variationsbreite und nicht auf einem einfachen, gerichteten Trend bei der Körpergröße“; (JABLONSKI, 1987 in GOULD, 1998, S. 200). Bereits bei REMANE (1956) wurde diese Regel einschränkend, mit dem Hinweis auf die evolutionäre Miniaturisierung der Insekten und Vögel, gewertet.

Ergänzend sind noch zu nennen die Differenzierung, die Internation, die Zahlenreduktion bzw. Zahlenvermehrung und die Konzentration von Organen, deren Erkenntnis bereits auf BRONN (1858) und z.T. vorher auf MECKEL und v. BAER zurückgeht (REMANE, 1956). In diesen Konnex gehört auch das **Cuviersche Korrelationsgesetz**, das die Koppelung bestimmter Merkmale beschreibt (KÄMPFE u.a., 1985).

Die einzelnen, hier vorgestellten phylogenetischen Trends bzw. Regeln oder auch Verlaufsmuster der Bio-Evolution werden in verschiedenen Theorien präsentiert (z.B. Orthoevolution) und in den folgenden Punkten schwerpunktmäßig diskutiert. Fragen, die im entscheidenden Zusammenhang mit der Evolutionsgeschwindigkeit und damit auch mit der Überlieferungswahrscheinlichkeit stehen, sind die nach kontinuierlichen (graduellen) und/oder sprunghaften (saltationistischen) phylogenetischen Wandlungsprozessen. Das heißt, die Interpretationen als intransspezifische bzw. transspezifische (Makro-) Evolution ergeben sich aus der Bewertung von Innovations-, Radiations-, Spezialisations- und Extinctionsgeschwindigkeiten. Daß hier das Hauptproblem der Frage nach der Bewertung des Verhältnisses von Überlieferungslücken zur Fossilrepräsentanz liegt, ist offenkundig.

In diesem Zusammenhang seien zwei moderne phylogenetische Prozessinterpretationen, die in den 70er Jahren in den USA in Hypothesen bzw. Theorien gefaßt wurden, angesprochen. L. v. VALEN stellte das vielbeachtete Gesetz der konstanten Aussterberaten (**Red-Queen-Hypothese**) vor, das die Wahrscheinlichkeit des Erlöschens einzelner Arten in einem herrschenden ökosystemaren Gleichgewicht bewertet (vgl. BENTON, 1990a). Von noch erheblicherem Einfluß auf die moderne Dis-

kussion zur Bewertung phylogenetischer Muster, ist die Konzeption vom punctuated equilibria (durchbrochene Gleichgewichte), die von ELDREDGE u. GOULD (1972) vorgetragen wurde. Auf diese moderne Variante saltationistischer Erklärung - kurz **Punktualismus** genannt - wird im Kapitel 6.3.2.2.2 eingegangen.

6.1.2 Komplexität und Höherentwicklung

Die häufig verwendeten Begriffe Komplexität und Höherentwicklung stehen in einer engen Beziehung zueinander. Im Vordergrund soll zunächst die **Komplexität** stehen. Der Kybernetik entlehnt ist die Komplexität eine Maßzahl zur Bestimmung des Zusammengesetztseins eines Systems, wobei eine Proportionalität zur Anzahl der Elemente, der Zahl der Kopplungen zwischen ihnen und der möglichen Zustände dieser Elemente besteht (SCHAEFFER, 1992). In der gleichen Literaturquelle wird die Kompliziertheit als Ausdruck der Verschiedenartigkeit der Elemente eines Systems der Komplexität gegenübergestellt. CRAMER (1989, S. 275) leitet den Komplexitätsbegriff ebenfalls aus der Informatik ab: „Je komplexer ein System ist, um so mehr Informationen kann es tragen“; und unterscheidet verschiedene Grade der Komplexität bis hin zur nicht mehr beschreibbaren Fundamentalen Komplexität hochorganisierter biologischer Vorgänge. In LEWIN (1996) bezeichnet PACKARD Organismen als komplexe dynamische Systeme, deren Antriebskraft zur Evolution in der wachsenden Fähigkeit zur Informationsverarbeitung liegt. Bereits in den 70er Jahren des 20. Jahrhunderts hat MILLER auf dieser Basis eine allgemeingültige Definition des Lebens geliefert, nach der lebende Systeme aus Subsystemen bestehen. Er unterscheidet 19 Subsysteme, die Materie, Energie oder Information aufnehmen, umsetzen und abgeben.

Obwohl Aussagen zur Komplexität von Lebewesen häufige Charakterisierungen darstellen, ist es schwierig ein geeignetes Maß hierzu zu finden. WILSON kommt in LEWIN (1996, S. 171) zu folgender Aussage: „Komplexität ist nicht schwer zu erkennen, ... schwierig wird es nur, wenn man sie zu messen versucht.“ Als eine einfache Methode wird die Zählung der verschiedenen Zelltypen eines Organismus von BONNER vorgeschlagen. Nach Mc MAHON und BONNER (1985) besteht eine Proportionalität zwischen Körpergröße der Lebensformen und ihrer Zelltypenanzahl. Ob

die Korrelation jedoch so streng gilt, ist zu bezweifeln. So besitzt z.B. ein Kolibri natürlich einen höheren Zelldifferenzierungsgrad als ein Parasolpilz.

Der extreme Unterschied in Körpergröße und Anzahl der Zelltypen sowie summarisch aller Zellen, kommt z.B. bei einem Vergleich von Foraminiferen und Walen deutlich zum Ausdruck. Gegenüber einem Körpervolumen von $< 10^{-2} \text{ cm}^3$ und einem einzigen Zelltyp der Foraminiferen hebt sich der Blauwal mit einem Volumen von $> 10^8 \text{ cm}^3$ und ca. 120 verschiedenen Zelltypen bei $> 10^{16}$ in der Gesamtzellenanzahl deutlich ab (Mc MAHON u. BONNER, 1985).

Komplexitätszunahme wird in enger Verbindung mit Höherentwicklung bzw. Fortschritt gesehen. **Der Fortschrittsbegriff ist als ein zu anthropozentrisch gebrauchter Begriff, generell für Evolutionsmuster abzulehnen.**

Außer man begreift Evolution im Sinne TEILHARD DE CHARDINs als „Evolution is God's way to do things“ (in ERBEN, 1990, S. 111) in seiner mystischen Gipfelung von der Menschwerdung bis zum Punkt Omega der reinen Noosphäre. Der Terminus Noosphäre nimmt auch bei VERNADZKI (1929) eine zentrale Stellung ein. Das Gemeinsame und auch Gegensätzliche des Begriffes Noosphäre bei TEILHARD DE CHARDIN und VERNADZKI ist z.B. in HÖRZ u.a. (1991) dargelegt.

Dagegen ist streng wissenschaftlich die **Höherentwicklung** (Anagenese) als eine Niveauabfolge verschiedener Organisationshöhen entsprechend des Komplexitätsgrades zu werten. Mit steigender Organisationshöhe geht eine Zunahme der Vernetzung und Komplexität der Lebensformen einher. Diese Aussage in SEDLAG u. WEINERT (1987) deckt sich mit zahlreichen ähnlichen Darlegungen in der Literatur. In einem Lehrbuch über Abstammungslehre für den Bildungsbereich gibt DIEHL (1980, S. 74) folgende treffende Definition: „Organisationssteigerung ist die Erhöhung des gesamten Integrationsniveaus, und zwar nicht durch Addition, sondern durch Differenzierung und Koordinierung von Teilen.“

So wird Höherentwicklung generell als ein Prozeß der Ökonomisierung der Lebensäußerungen gesehen, d.h. es liegt eine Rationalisierung von Struktur und Funktion vor (RENSCH, 1972). Wie weiter oben bereits kurz dargelegt wurde, ist die funktionsmorphologische Analyse ein Weg zur Aufdeckung von evolutionären Ökonomisierungstrends.

Die Zunahme an Informationsaufnahme und -verarbeitung ist mit einer Erhöhung der Plastizität von Struktur und Funktion verbunden. Das bedeutet, daß je höher Lebewesen entwickelt sind, eine um so höhere Souveränität bzw. Autonomie gegenüber der Umwelt besteht (KÄMPFE u.a., 1985). Diese Autonomie drückt sich in einer zunehmenden Individualisierung evolutionärer Endpunkte aus, z.B. Tetrapoden innerhalb der Vertebraten und Cephalopoden unter den Mollusken. Demgegenüber steht aber eine Zunahme von Deindividualisierung bei staatenbildenden Insekten (z.B. A-

meisen). Diesen Gipfelpunkten der vorangeschrittenen evolutionären Komplexität steht die auf niederem Niveau verharrende Komplexität der Pflanzen und vieler Invertebraten gegenüber.

Mit der Zunahme der Organisationshöhe bzw. Komplexität geht aber der Verlust an Regenerationsfähigkeit einher. Den praktisch unsterblichen Einzellern tritt die stark eingeschränkte Regenerationsfähigkeit der Säuger gegenüber. Noch bei Reptilien und besonders bei Amphibien ist die Organ- und Extremitätenerneuerung nach Verlust eine bekannte Tatsache. **Zelldifferenzierung, Zunahme der Komplexität und steigende Individualisierung stehen offensichtlich in enger Beziehung und umgekehrt proportional zur Regenerationsfähigkeit.** Wie abschließend Höherentwicklung, oder neutraler ausgedrückt, evolutionäre Wandlung qualitativ und quantitativ zu werten sind, bleibt weiterhin unbefriedigend. GOULD (1994a., S. 56) stellt hierzu folgendes fest: „In der Evolution einen Weg zum Höheren hin zu sehen, der auf *Homo sapiens* als den Herrscher der Welt zuführt, entspricht eher einem Wunschbild, Das hervorstechendste Merkmal des Lebens ist in Wahrheit die enorme Stabilität des Bakterienreiches Dies ist das ‘Zeitalter der Bakterien’, war es im Anfang und wird es immer sein.“ Bezüglich der statistischen Verteilung der Arten, hinsichtlich der Komplexität und insbesondere ihrer Beständigkeit in der Erdgeschichte, kommt GOULD (1998) zu der sehr anschaulichen Äußerung, daß man bisher allgemein Evolutionsabläufe betrachtet hat, als ob ein „Schwanz mit dem Hund wedele“, wobei der „Schwanz“ den komplexen „höherentwickelten“ Formen und der „Hund“ der beständigen und größten biologischen Masse (Bakterien) entspricht. So gesehen erscheinen Komplexitätszunahme und Anagenese überspitzt eher als degenerative Auswüchse der Evolution unter Preisgabe der unbegrenzten Regenerationsfähigkeit.

6.2 Erscheinungsformen der Ökosphäre

6.2.1 Gliederung der Großlebensräume

Im Kapitel 1.2.2.4 wurden grundlegende Erläuterungen zur Beschaffenheit der Biosphäre gegeben, die hier einer erweiterten Betrachtung unterzogen werden sollen. Nach SCHAEFER (1992) und z.B. auch bei SCHWENKE und SCHRAMM (1974) ist im erweiterten Sinn die **Ökosphäre**, als der vom Leben erfüllte Raum der Erdkugel,

zum Terminus **Biosphäre** synonym (vgl. SCHAEFER, 1992). Der Begriff Biosphäre wurde bereits von SUESS im 19. Jahrhundert geprägt (VERNADZKI, 1930). Allerdings kann im engeren Sinn die Biosphäre auch als die Summe aller Lebewesen ohne die Wechselbeziehung angesehen werden. Die Mannigfaltigkeit (Biodiversität) der Ökosphäre ist zonal sehr unterschiedlich. Auffällig ist ein Breitengrad-Gradient mit Zunahme der Artenvielfalt von den Polen zum Äquator und ein Höhen-Gradient mit Abnahme zu den Gipfeln (KÖNIG u. LINSENMAIR, 1996). Deutliche Abweichungen von diesem Breitengrad-Gradient stellen die Wüstenzonen dar. Es ist offensichtlich, daß hierbei die Temperatur der entscheidende Faktor für den funktionalen Zusammenhang ist. In der „Neo“-Ökologie werden **Großlebensräume** als **Biome** bezeichnet. In CHRISTOPHERSON (1994) werden Biome mit Großökosystemen (= Makroökosysteme, SCHAEFER, 1992) gleichgesetzt. Prinzipiell wird unterschieden zwischen

- **Aquatischen Ökosystemen**: Ozean - hervorgehoben als LME (large marine ecosystem) plus Brackwasserbereiche und Süßwasserzonen und
- **Terrestrischen Ökosystemen**: Im wesentlichen durch die Verbreitung der Pflanzen gegliedert, die Ausdruck der Reflexion physikalischer Parameter ist (Energiehaushalt, atmosphärische Einflüsse - Wind, Temperaturzonierung, Wasserqualität u.a.).

Entsprechend der marine Hypsometrie wird, basierend auf der Einteilung nach dem Schema von EKMAN aus den 30er Jahren des vorigen Jahrhunderts, unterschieden zwischen:

- Litoral-Reich (Neritikum) ⇒ Schelfmeer
- Pelagial-Reich ⇒ offener Ozean
- Abyssal-Reich ⇒ Tiefsee (MÜLLER, 1980).

Häufig wird mit dem Litoral (=Littoral), die auf den Strandbereich beschränkte Region des Neritikum bezeichnet (z.B. BECK, LIEM u. SIMPSON, 1981).

In diesen weiter zu differenzierenden marinen Bioreichen ist zwischen Benthos, Nektos und Plankton zu unterscheiden. Die benthale Zone des Litorals zeichnet sich durch euphotische Bedingungen aus, die dem pelagischen und abyssalen (Hadal) Benthos fehlt und einen besonderen Reichtum an sessilen und vagilen Bodenformen besitzt. Bemerkenswerte Lebensformen von chemo- (nicht photo-) synthetisierenden Bakterien, großen Muscheln und riesigen Röhrenwürmern, die an heißen Quellen

(black smokers) leben, sind an ozeanischen Rückensystemen zu finden (vgl. BRÜCKNER, 1995).

Das Volumen des marinen Raumes, in dem Leben ist, beträgt ca. 1230 Millionen km³ (vgl. Kap. 1.2.2.2). Dagegen beträgt das Volumen des terrestrischen Ökosystems (durchschnittlich 10-15 m Höhe) nur ca. 2 Millionen km³ (FRIDAY u. INGRAM, 1986). Somit umfaßt der marine Lebensraum 99,9% des Gesamtvolumens der Ökosphäre, um so erstaunlicher ist die hohe terrestrische Biodiversität, die auf die größere Vielfalt der ökologischen Nischen zurückzuführen ist. Verschiedenste aktuelle Informationen belegen allerdings, daß die marine Lebewelt eine ähnlich hohe Biodiversität aufweist (s. Kap. 6.3.1.1). Der geringe Kenntnisstand könnte bei seiner zukünftigen Präzisierung eine Bewertungsverschiebung bewirken.

Die weitere Einteilung der Großökosysteme erfolgt in Einzelbiome bzw. Ökosysteme. Nach CHRISTOPHERSON (1994) werden im Terrestrischen Großbiom elf Biome unterschieden, die ihrerseits prinzipiell den Zonobiomen in CZIHAK u.a. (1992) entsprechen. Nach CZIHAK u.a. (1992) stellen die Biome Untereinheiten der Zonobiome dar, wobei Biome als geographische Einheiten und Zonobiome als Klimazoneneinheiten aufgefaßt werden. Weiterhin werden Ökotone, als durch spezifische Vegetation ausgezeichnete Übergangszonen (= ökologische Spannungsräume) ausgehalten, und als Sonderzonen werden Oro- und Pedobiome den Zonobiomen gegenübergestellt.

SCHULTZ (1995) gliedert das terrestrische Ökosystem in neun Ökozonen, die prinzipiell den Klimazonen nach TROLL (1964) und den Vegetationszonen entsprechen. Unterschieden werden:

- | | | |
|---|---|---|
| • Polare/Subpolare Zone | ⇒ | Tundra |
| • Boreale Zone | ⇒ | Taiga |
| • Feuchte Mittelbreiten | ⇒ | Sommergrüner Laubwald |
| • Trockene Mittelbreiten | ⇒ | Feuchtsteppe (Prärie), Trockensteppe, Halbwüste/Wüste |
| • Tropische/subtropische Trockengebiete | ⇒ | Dornsavanne, Halbwüste/Wüste |
| • Winterfeuchte Subtropen | ⇒ | Hartlaubvegetation |
| • Sommerfeuchte Tropen | ⇒ | Trocken- und Feuchtsavanne |
| • Immerfeuchte Subtropen | ⇒ | Regenwald |
| • Immerfeuchte Tropen | ⇒ | Regenwald |

Die hier dargelegte Gliederung der Ökosphäre basiert im wesentlichen auf der traditionellen Auffassung der Verteilung von Pflanzen und Tieren. Zieht man die Vielzahl der Einzeller, insbesondere die Bakterien, in diese Betrachtung mit ein, ergibt sich

eine zum Teil gänzlich andere Gliederung. Die Prokaryoten leben auf und in der Erde in einem „Pan“-Ökosystem. Die erstaunlich weite bakterielle Verbreitung (vgl. GOULD, 1998) belegen eine „Litho“-Ökosphäre und sogar als Extreme eine „Thermo“-Ökosphäre (Zonen hoher Temperaturen, z.B. an heißen submarinen Riftzonen mit $> 300^{\circ}\text{C}$ und tiefen Erdzonen) und eine „Pachy“-Ökosphäre (Zonen höchster Drücke in Verbindung mit heißen Zonen) als Biomasse produzierende Ökobereiche. Das heißt, **die Ökosphäre dürfte wesentlich größer sein, als bisher allgemein angenommen wird.**

6.2.2 Paläoökosphäre

Entsprechend des Grades, in dem sich die Erdgeschichte zeitlich und räumlich infinitesimal aufgliedern läßt, ergibt sich die Anzahl der möglichen Paläoökosphären. Eine Differenzierung wie die der rezenten Lebensräume, ist zwar auch Ziel der Paläoökologie, kann aber nur angenähert erreicht werden über paläobiogeographische Befunde, die biostratigraphisch oder nach anderen geochronologischen Methoden auf eine Zeitebene bezogen werden können. Für terrestrische Bereiche kann diese Differenzierung nur punktuell und für marine Räume auch nur annäherungsweise flächenhaft erfolgen. Eine äquivalente Betrachtung der einzelnen ausgewiesenen Paläoökosphären mit der rezenten Ökosphäre ist nur begrenzt möglich, da immer das Problem der chronologischen Auflösung und der Korrelation besteht (vgl. Kap. 3.1). Paläogeographische - im wesentlichen auf plattentektonischen Vorgängen beruhende - Konfigurationen sind in ihrer Differenzierung ein Gradmesser der Lebensraumvielfalt. So führt einerseits die kontinentale Aufgliederung zur terrestrischen Provinzialisierung, aber andererseits auch zur Aufteilung der marine Hydrosphäre, z.B. zur Erhöhung des Anteiles an Flachwasserregionen. Diese Vielfalt zu erfassen und in Aussagen zur globalen Umweltsituation in eine Zeitebene münden zu lassen, ist das Grundziel jeder paläoökologischen und darüber hinaus geologischen Interpretation. Entscheidend für dieses Ziel ist der ökologische Ansatz für die sich ergebenden Fragen und den daraus folgenden Problemlösungen.

Aus der Gesamtkennntnis über die Abfolge der fossilen Lebensformen, insbesondere der Tiere, folgt die traditionelle Gliederung der Erdgeschichte in Systeme (vgl. Kap. 1.2.2.4.3/Tab. 3). Diese Gliederung entspringt den in Sedimenten überlieferten fos-

silen Resten, die durch ein mehr oder weniger einheitliches Evolutionsniveau repräsentiert sind. Bei einer Betonung verschiedener Faunenkomplexe, die jeweils zeittypisch sind, aber zugleich zeitlich ineinandergreifen, ergibt sich eine andere Wertung dieser zeitlichen Gliederung.

SEPKOSKI (1984 u. 1990a) unterscheidet in der phanerozoischen Geschichte der marinen Ökosphäre zwischen Fauna des Kambriums, Fauna des Paläozoikums und Fauna der Neuzeit. Als Bewertungskriterium wird das zeitliche Verbreitungsmuster der Anzahl der jeweiligen Familien gegeben. Mit ca. 100 Familien als Maximum im Oberkambrium mit Trilobiten, Hyolithen, Inarticulata innerhalb der Brachiopoden, Monoplacophora und Eocrinoidea als Vertreter früher Stachelhäuter erlischt diese erste Faunengruppe Ende Paläozoikum. Die Dominanz vom Ordovizium bis Perm erlangt mit maximal ca. 500 Familien mit den Stenolaemata innerhalb der Moostierchen, Stellerioidea und Crinoidea, Articulata innerhalb der Brachiopoden, Graptolithen, Anthozoa, Ostracoda und Cephalopoda die zweite marine Faunenwelle. Nach vorausgehenden Extinctionsknicken Ende Ordovizium und Ende Devon erfolgt mit der größten Aussterbephase Ende Perm der Übergang zur dritten Faunengesellschaft, ohne daß die paläozoische Faunenwelle gänzlich verschwindet.

Die letzte moderne meso-känozoische marine Faunenwelle hat ebenfalls, wie die beiden vorausgehenden, ihren Ursprung im frühen Kambrium und umfaßt bei ständiger Diversitätszunahme unter Extinctionseinbrüchen - z.B. Ende Kreide - gegenwärtig ca. 1800 Familien. Typische Gruppen sind: Rhizopoda, Demospongia, Bivalvia, Gastropoda, Gymnolaemata innerhalb der Moostierchen, Malacostraca innerhalb der Krebse, Echinoidea, Chondrichthyes, Osteichthyes, Reptilia (speziell Meeresreptilien) und Mammalia (speziell Wale).

Kurz charakterisiert zeichnet sich die Kambrische Faunengemeinschaft durch Trilobitenreichtum, die Paläozoische Faunengemeinschaft durch Brachiopodenreichtum und die Moderne Faunengemeinschaft durch Molluskenreichtum aus (SEPKOSKI, 1991). Die Wahrscheinlichkeit der vollständigen Überlieferung ist im marinen Bereich am größten, so daß hier die ermittelte Vielfalt der Familien eine reale Diversitätszunahme zu widerspiegeln mag.

Berücksichtigt man den tatsächlichen paläontologischen Befund, seine mögliche paläoökologische Beurteilung und somit den erreichten Kenntnisstand über eine oder die Paläoökosphären, wird hier folgende Abstraktion entwickelt. In der paläontologischen Betrachtungsweise wird der paläoökologische Forschungsgegenstand auf eine Zeitebene projiziert. Daraus ergibt sich die **Paläoökosphäre**. Die Lückenhaftigkeit der Fossilüberlieferung offenbart jedoch nur eine **Reliktpaläoökosphäre**, die im ökosystemaren Zusammenhang über Fehlstellenanalysen zu einer hypothetischen **Idiopaläoökosphäre** führt bzw. in ein **Idiopaläoökosystem** überführt werden kann. Schematisch läßt sich in Abbildung 38 die Gegensätzlichkeit und Folgerichtigkeit dieser Gliederung hervorheben. Einer **Reliktökosphäre** im rezenten Rahmen kann

bei der Betrachtung streng genommen eine als **Kognitoökosphäre** bezeichnete Kenntnisstandssphäre gegenübergestellt werden. Entsprechendes gilt für die Paläoökosphären.

Der biologische Kenntnisstand in der fossilen, aber auch rezenten Ökosphäre entspricht der unzureichenden Artenkenntnis, wodurch sich nur annäherungsweise die tatsächlichen ökosystemaren Zusammenhänge widerspiegeln. Dieser auf die Gegenwart bezogene Kenntnisstand ist subjektiver Natur, entsprechend den angewendeten Methoden. Eine objektive Komponente ist jedoch das massive heutige, z.T. anthropogen bedingte Aussterben. Die Lückenhaftigkeit der Fossilüberlieferung ist dagegen ein rein objektiver Tatbestand und führt zu einer immanenten ökologischen Aussagenbegrenzung. Im Kapitel 6.3.2 wird diese Problematik vertieft.

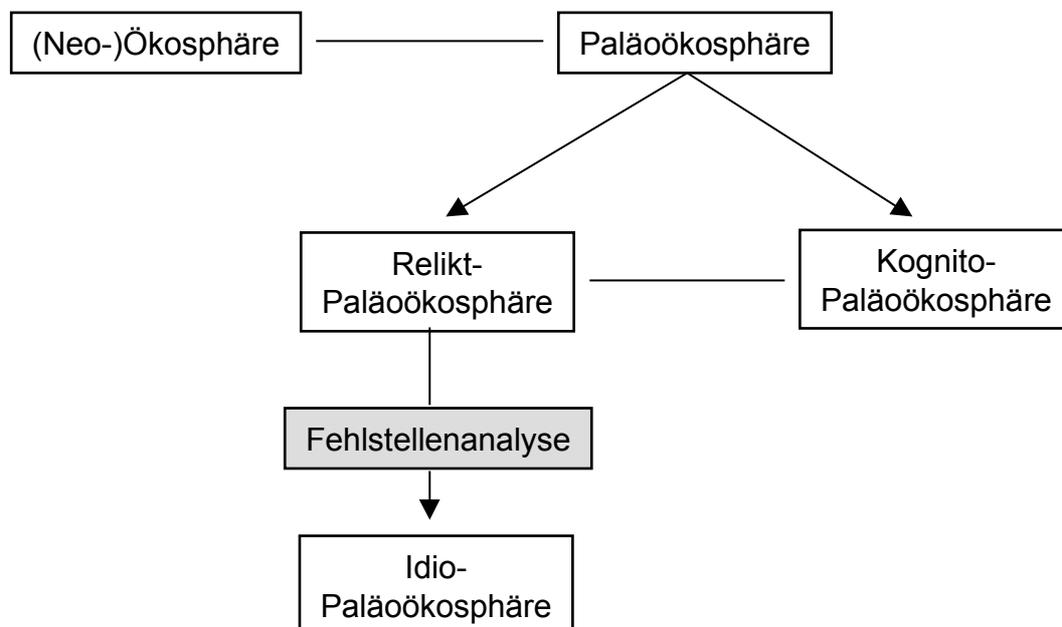


Abb. 38: Darstellung eines allgemeinen Beziehungssystems der Erkennbarkeit von Paläoökosphären, die hier aus dem Faktum der lückenhaften fossilen Überlieferung als Abstraktion abgeleitet wurde

Trotz erheblicher Einschränkungen sind erdgeschichtliche Gliederungen der Lebensvielfalt sinnvoll und für das Gesamtverständnis unverzichtbar. Zu einer anderen Gliederung der phanerozoischen Vielfalt gelangt man, wenn die Gesamtheit der Lebensformen in ihrem räumlichen Bezug betrachtet wird. Gegenüber der traditionellen Gliederung in Systemen (vgl. Kap. 1.2.2.4.3) und der weiter oben vorgestellten Einteilung nach SEPKOSKI sei hier unter anderer Wichtung eine Zeitsequenzierung der Ökosphäre vorgestellt, die über den eigentlichen Fossilnachweis hinausgehend die gesamtökologisch herausragenden Phänomene betonen soll. Die einzelnen Ab-

schnitte werden in dieser Arbeit mit dem neuen Allgemeinbegriff **Paläobiotikum** belegt.

Entsprechend der Entfaltung der Lebewesen und ihren Evolutionssequenzen lässt sich die Ausprägung der Ökosphäre seit Beginn des Phanerozoikums in folgende Großphasen gliedern, die Beziehungen zur Einteilung in Paläo-, Meso- und Käno-phytikum aufweisen:

PALÄOBIOTIKUM		ZEITSPANNE
Frühphase - Protobiotikum	⇒	Präkambrium, kaum belegte marine Hydrobiosphäre
Phase 1 - Eobiotikum	⇒	Kambrium bis Unteres Silur, ein als marine Hydrobiosphäre entwickeltes Ökoglobalsystem
Phase 2 - Oligobiotikum	⇒	Oberes Silur bis Unteres Perm, ein als Hydrobiosphäre (marin und limnisch) und hygrotupe Geobiosphäre ausgebildetes Ökoglobalsystem
Phase 3 - Mesobiotikum	⇒	Oberes Perm bis Paläogen (Alttertiär), ein aus Hydrobiosphäre sowie hygrotoper bzw. xerotoper Geobiosphäre bestehendes Ökoglobalsystem
Teilphase 3a - Miobiotikum	⇒	Oberes Perm bis Untere Kreide, Dominanz der Gymnospermophyten in der Geobiosphäre
Teilphase 3b - Pliobiotikum	⇒	Obere Kreide bis Paläogen, zunehmende Beherrschung der Geobiosphäre durch die Angiospermophyten
Phase 4 - Anabiotikum	⇒	Seit Neogen (Jungtertiär), globale Ausweitung der Geobiosphäre durch Evolution der Graminaeae (Süßgräser)

Tab. 11: Alternative erdgeschichtliche Gliederung in einzelne paläobiotische Phasen, als Ergebnis der hier entwickelten gesamtpaläoökologischen Vorstellungen

Neben zahlreichen Einzelinnovationen in den jeweiligen Phasen zeichnet sich z.B. das Pliobiotikum durch die Radiation der Teleostier (höheren Fische) als Ausdruck einer „marinen eutrophen Explosion“ und der Angiospermen (Bedecktsamer) in Verbindung wahrscheinlich mit den Hexapoda (Insekten) als Ausdruck einer „terrestrischen eutrophen Explosion“ aus, die sich im Anabiotikum fortsetzen.

Nach PFLUG (1989) war vor der Kreidezeit nur 10% der Landoberfläche mit Vegetation bedeckt. Das weitgehende Fehlen fossiler organogener Böden aus dem Prätertiär belegt dies. Am Ende des Tertiärs mit Ausbreitung der Gräser waren schließlich Zweidrittel der kontinentalen Räume von der Flora erfaßt. Das bedeutet eine um 55-

60%ige Zunahme der Vegetation seit dem Maximum der Phase 3 zu Phase 4! Eine weitere Ausweitung des Lebens läßt in der Zukunft ein „**Telobiotikum**“ i.S. eines optimalen Endzustandes erwarten.

Die Kenntnis des Ausmaßes des Wandels einer Phase zur anderen, würde die Kontinuität bzw. Diskontinuität hinsichtlich der Biomassenproduktion offenbaren, d.h., es könnten ökologische Stetigkeit oder Umbrüche aufgezeigt werden. Gerade in diesem Punkt zeigt sich ein Grundproblem des Erkennens erdgeschichtlicher Abläufe, das uns durch die immer gröber werdende zeitliche Auflösung mit zunehmendem geologischen Alter entgegentritt. Offen bleiben muß die Frage nach der zeitlichen Verbreitung der Bakterien. Es ist anzunehmen, daß die Akarybioten eine ähnliche „pan“-ökologische Verbreitung, wie ihre rezenten Vertreter (GOULD, 1998) in der erdgeschichtlichen Vergangenheit besaßen (s. Kap. 6.3.2.2.1).

6.3 Biodiversität und Lücke

6.3.1 Vielfalt der Arten und höheren Taxa

6.3.1.1 Rezente Diversität

Auf den Begriff Diversität, im Zusammenhang mit der Begriffserweiterung Biodiversität, wurde bereits in der Problemstellung und im Kapitel 6.1.1 eingegangen. Diese Vielfalt ist das grundlegende Phänomen der biologischen Evolution, worauf u.a. bereits TSCHULOK (1922) hinwies. Gewöhnlich wird diese mit dem Terminus Diversität belegt. Allgemein ausgedrückt läßt sich feststellen, daß die Vielfalt die erprobte Strategie der Evolution ist und damit die fortdauernde Existenz der Biosphäre als Überlebensprinzip sichert. GOULD (1994) unterscheidet zwischen

- **Vielfalt (diversity)** - entspricht Artenzahl und Zahl höherer Taxa sowie
 - **Verschiedenartigkeit (disparity)** - entspricht Bauplanzahl,
- da gewöhnlich beide Begriffe miteinander vermengt werden.

Die Diversität ist dabei das Resultat der evolutionären Disparitäten oder anders ausgedrückt: eine evolutionär einsetzende Diversität (Radiation) findet ihren Ausdruck in der Disparität. Diese notwendige Differenzierung wird im Kapitel 6.4 mit weiteren Aussagen zur Disparität in Verbindung mit der Typusproblematik vertieft. GOULD (1994) sieht allerdings, in Bezug auf die mittelkambrische Burgess Shale-Fauna, im phanerozoischen Evolutionsablauf neben der Zunahme der Diversität eine deutliche Abnahme der Disparität. Die Gouldsche Aussage bezüglich der phanerozoischen tie-

rischen Formenentfaltung (1994, S. 48): „Zunächst nimmt die Verschiedenartigkeit deutlich ab, und dann kommt es unter den wenigen überlebenden Entwürfen zu einer auffälligen Vermehrung der Vielfalt“, ist durch die Revision der Extremrekonstruktionen der Burgess Shale-Fauna stark erschüttert worden (s. Kap. 6.3.2.1). In seinen Dendrogrammdarstellungen stellt er als Paradigma buschförmige Entfaltungen gegenüber den traditionellen baumförmigen Mustern dar. Es erhebt sich nun allerdings die Frage, wie neben der deutlichen Differenzierung der Diversität (Differenzierung durch Artabgrenzung) ein Maß für die Differenzierung der Disparität gefunden werden kann. Die Hierarchie des Systems der Organismen kann hier nur als Vorstufe gewertet werden.

In diesem Sinn findet die Diversität ihren Ausdruck in der Artenvielfalt; dies soll hier vertieft werden. Allerdings ist es fragwürdig, die Vielfalt allein mit Artenzahlen auszudrücken, worauf RAY (1992) hinweist. So stellt die eine Dimension der Vielfalt die Artenzahl dar, wogegen am anderen Ende der taxonomischen Skala Stämme und Reiche stehen. Anders ausgedrückt bedeutet dies, daß Artenvielfalt sich nicht proportional in den höheren Taxa wiederfindet. Streng genommen gibt es Artendiversität, Gattungsdiversität, Familiendiversität, ... bis hin zu Diversität von Stämmen und Organismenreichen. Der größeren terrestrischen Artenvielfalt (80% aller bekannter Arten) steht die größere Vielfalt der marinen Stämme gegenüber. Hier zeigt sich, daß **nicht allein die Artenzahlen Diversität ausdrücken** können.

Der Diversität als subjektiv meßbare Größe in der Hierarchie der Lebensvielfalt noch voranzustellen, ist die Menge (Anzahl) der Individuen und die Biomasse, die ihrerseits wieder in lebende und tote Biomasse (organische Substanz in Sedimenten) zu unterscheiden ist. Interessant ist die Gegenüberstellung der gegenwärtigen und fossilen Diversität, da mit dieser halbquantitativen Erfassung weitreichende Schlüsse bezüglich Muster und Verlauf evolutionärer Prozesse gezogen werden (z.B. SEPKOSKI, 1990a) (siehe Kap. 6.3.2).

Nach WILSON (1992) sind ca. **$1,4 \times 10^6$ rezente Arten klassifiziert**. Als Schätzung geben MEADOWS u.a. (1992) zwischen $10-100 \times 10^6$ tatsächlich existierende Arten von Lebewesen auf der heutigen Erde an. ELDREDGE (1994) engt diese Zahl zwischen $30-80 \times 10^6$ Arten ein. Diese Hochrechnungen basieren auf Aufsammlungen

überwiegend endemischer Insektenarten des Amazonasgebietes durch ERWIN (1983) und Mitarbeiter.

Bei der Gegenüberstellung der bekannten rezenten Diversität zur wahrscheinlich tatsächlich vorhandenen Artenzahl ergibt sich folgender Erwartungsbefund. Nach CHRISTOPHERSON (1994) dürften allein bis zu 30×10^6 Insektenarten zu erwarten sein. Gegenüber dem schon hohen Prozentsatz der Insektenarten am bekannten Gesamtartenspektrum (Abb. 39) dürfte in der Realität diese Zahl im Extrem zwischen 90 und 100% innerhalb der Tierwelt liegen (Abb. 40). Den überwiegenden Anteil davon nehmen die Käfer ein. Diese Tatsache veranlaßte den Biologen HALDANE zu der witzelnden Bemerkung, daß „der Schöpfer bis zur Unbeherrschtheit in Käfer vernarrt sei“ (MAY, 1996, S. 19). Somit schrumpft der relative Anteil der Nichtinsekten erheblich. Nur bei den Spinnen ist ebenfalls mit einem größeren Artenzuwachs zu rechnen. In geringerem Umfang auch bei den Schnecken. Absolut nicht einschätzbar bleiben Mikroorganismen, Algen und Pilze.

MARGULIS und SCHWARTZ (1989) gehen von mehr als 10000 beschriebenen Prokaryotenarten aus. Für die Protoctista berufen sich beide auf Schätzungen von 65000 bis 200000 Arten. Entsprechend dem Fünf-Reiche-Konzept nach WHITTAKER aus den 50er Jahren unterscheiden sie Prokaryotae, Protoctista, Fungi, Plantae und Animalia. Der große Schnitt liegt sogar zwischen den Prokaryoten und den 4 übrigen Reichen, die als Eukaryoten zusammengefaßt werden. Tabelle 12 ist dieser, allen biologischen Gesichtspunkten Rechnung tragenden, Einteilung aus praktischen Gründen jedoch nicht gefolgt. Hierin sind die Protoctista als Thallophyta und Protozoa - nach älterer Auffassung - auf die Reiche der Pflanzen und Tiere aufgeteilt.

Eine bisher kaum kalkulierbare Diversität, die sich erst jetzt größenordnungsmäßig abzuzeichnen beginnt, beinhalten die Tiefseeräume. Nach KÖNIG und LINSENMAIR (1996) könnte in dieser Region ein Umfang von mehr als 10 Millionen Arten möglich sein. Nach neuesten Meldungen (LAMBSHEAD, 1996) ist in der Tiefsee (1000-3000 m) eine extreme Artenvielfalt vorhanden, die die durchschnittlich angenommene Anzahl aller Spezies der Erde von 30 Millionen sogar um das Dreifache ansteigen ließe. Diese Hochrechnung stützt sich auf 17 marine Probebohrungen, die weltweit verteilt sind und diese Vielfalt belegen, die noch größer als in den tropischen Regenwäldern und in den Korallenriffen sein kann. Die erstaunlichen Erfolge beim Nachweis zahlreicher Nematodenarten, sind vor allen Dingen auf den Einsatz von Fangnetzen mit extrem enger Maschenbreite zurückzuführen. Es zeigt sich, daß das Thema Biodiversität erst am Anfang seiner wissenschaftlichen Erhebung und Bewertung steht. So gilt: „Nomen est numen“ - erst die wissenschaftliche Beschreibung (Namengebung) einer Art belegt, der menschlichen Kognitivität zollend, diese Bedeutung. Wel-

che zentrale Bedeutung die Prioritätsregel für die taxonomische Nomenklatur besitzt - bezogen auf die 10. Auflage des Systema naturae LINNÉs - kann hier nur hinweisend Erwähnung finden (vgl. LEHMANN, 1986). Die Prioritätsregel beinhaltet international verbindliche Vorschriften zur Benennung rezenter und fossiler Arten.

Offensichtlich besteht innerhalb des Reiches Animalia auch ein Zusammenhang zwischen Körpergröße und Artenzahl. Als grobe Regel gilt: Je geringer die Individualgröße um so zahlreicher die Arten (MAY, 1996) und natürlich auch die Individuen. Nach dieser Relation wird rezent mit 10×10^6 Arten gerechnet. Dies deckt sich durchaus mit den anderen Näherungsverfahren. WILSON (1995) als prominentester Vertreter der Erforschung biologischer Vielfalt, gibt in einem Interview als wahrscheinlichste Zahl auch etwas **mehr als 10×10^6 Arten** an. Nach CHRISTOPHERSON (1994) dürften höhere Pflanzen zu 85 - 90% (nach anderen Angaben ist mit ca. 600000 Pflanzenarten zu rechnen - DURRELL, 1987), Fische zu 90%, Vögel zu 98% sowie Amphibien, Reptilien und Säuger zu 95% bekannt sein.

Nach einer anderen Erhebung (SIMON/Kurzinformation WIRTZ, 1997) wird bei einer mathematisch formulierten Extrapolation mit ca. 82000 rezenten Wirbeltierarten gerechnet, wobei bei den Knochenfischen, Amphibien und Reptilien eine ca. 40%ige Artenkenntnisstandslücke angenommen wird. Sogar bei den Vögeln und Säugern wird gefolgert, daß bisher nur ca. 75% der Arten erfaßt wurden. Ob dieser Extrembefund den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, bleibt abzuwarten.

6.3.1.2 Vergleich rezenter und fossiler Diversität

6.3.1.2.1 Diversitätsumfänge und ihre Problematik

Die großen Lücken in der Fossilüberlieferung sind seit DARWIN bekannt. Lediglich Schätzungen lassen die Dimensionen dieser Absenz erahnen. So dürfte beispielsweise nach BECK, LIEM u. SIMPSON (1991) nur eine von 5000-10000 Arten fossil überliefert sein. Das Verhältnis von 1:10000 führt, über die im gleichen Werk genannten 130000 beschriebenen fossilen Arten, zu der Gesamtzahl aller fossiler je existierenden Arten von $1,3 \times 10^9$! Weiter unten wird diese mögliche Zahl in anderer Beziehung nochmals aufgegriffen. Neben diesen primär ungünstigen Voraussetzungen in der quantitativen Fossilerhaltung, ist vor allen Dingen der geringe Aufschlußgrad von fossilbeinhaltenden Sedimenten von entscheidender limitierender

Bedeutung. Hinzu kommen zahlreiche subjektive Faktoren menschlichen Nichterkennens und industrieller Vernichtung (Bergbau, Zementindustrie etc.).

Die außerordentliche Lückenhaftigkeit bezüglich der fossilen Artdiversität kommt in folgenden Zahlen zum Ausdruck. Nach Angaben von RAUP und STANLEY, die auf eine Erhebung u.a. auf Basis des Fossilium Catalogus beruhen, gibt SIEWIG (1982) ca. 130000 fossil bekannte Arten an. Nach KUHN-SCHNYDER u. RIEBER (1984) sind ca. 180000 fossile Arten beschrieben, unter Gegenüberstellung von 1,5 Millionen beschriebenen rezenten und ca. 4,5 Millionen geschätzten Arten. STORCH und WELSCH (1989) verweisen entsprechend dem Forschungsfortschritt auf ca. 200000 beschriebene fossile Arten. Bereits 1978 geben RAUP und STANLEY die Gesamtheit der fossilen Arten mit 250000 an. Die gleiche Zahl von **250000 fossile Arten** werden nach neueren Erhebungen durch JABLONSKI, GOULD und RAUP im Dahlem-Report zu Mustern und Prozessen der Geschichte des Lebens 1986 genannt. In BECK, LIEM und SIMPSON (1991) werden neben der oben genannten Zahl von 130000 auch 250000 Arten für die fossile animalische Vielfalt angegeben. Diese Diskrepanz ergibt sich aus den verschiedenen zur Verfügung stehenden Quellen.

Die Anzahl der bekannten fossilen Gattungen und Familien werden in der letztgenannten Quelle mit 25000 bis 40000 bzw. ca. 5000 angegeben. ZIEGLER (1992) gibt in seiner Auflistung gleichfalls 25000 fossile Gattungen an. Die Summe der bekannten fossilen Pflanzenarten bleibt ungewiß, ist aber um ca. eine Zehnerpotenz niedriger als die tierische Artensumme anzusetzen.

Der erhebliche subjektive Anteil bei der Abgrenzung fossiler und rezenter Gattungen und Arten soll hier nicht ausführlich erörtert werden. Daß es sich hierbei um ein Grundproblem der Taxonomie für die Vergleichbarkeit handelt, ist offensichtlich. Das Kriterium der biologischen (physiologischen) Artdefinition als Fortpflanzungsgemeinschaft, die die uneingeschränkte Kreuzbarkeit aller Individuen beinhaltet (MAYR, 1942), ist natürlich auf fossile Arten nicht anwendbar. Aber die Mehrzahl der rezenten Arten wird überwiegend neben ökologischen, ethologischen und chemischen Merkmalen, auch nur morphotypisch gegeneinander abgegrenzt. So entsprechen die herangezogenen morphologischen Kriterien einer auf einem Niveau angenäherten Vergleichbarkeit von rezenten und fossilen Spezies. Die bereits von DARWIN geforderten „missing-link“ sind durch fossile Reste selten belegt.

Für um so mehr Aufsehen sorgten die Untersuchungen des zeitlich aufeinanderfolgenden morphologischen Formenwandels von jungtertiären Schnecken Europas der Gattungen *Gyraulus* und *Vivipara* durch HILGENDORF und NEUMAYR in der 60er

und 80er Jahren des 19. Jahrhunderts (WILLMANN, 1997). Bereits vor DARWINs Hauptwerk hat HOERNES einen zeitlichen Formenwandel der Gastropode *Cancellaria* aufgezeigt (ABEL, 1929). Die Problematik phylogenetischen Wandel und ökologische Variation zu trennen, stand bei diesen Beispielen immer im Mittelpunkt der Kritik.

Überlieferungslücken führen mitunter zur Aufstellung von räumlich und vor allen Dingen zeitlich begrenzten Chronospezies, die im Gegensatz zu den morphologisch definierten Biospezies keine realen Objekte darstellen (SEDLAG u. WEINERT, 1987). Im Zusammenhang mit einer variationsstatistischen nomenklatorischen Typusfassung von Arten schreiben SIMON und LIPPOLT (in HEBERER, 1967, S. 173): „Allerdings enthebt in vielen Fällen die lückenhafte Überlieferung uns dieser Sorge. Die Zäsuren, die die Stratigraphie in den Gesteinsfolgen aufweist, sind zugleich Zäsuren im phylogenetischen Ablauf; das geologische Geschehen schafft künstliche Artgrenzen.“ Man kann dem hinzufügen, daß diese „vielen Fälle“ die Regel sind.

In der Zahl 250000 ist eine ständige Bewegung der nomenklatorischen Fassung der Arten enthalten. Neben der schwierigen Erfassung der weltweit verbreiteten paläontologischen Literatur führen laufende Revisionen zur Aufspaltung bzw. Zusammenfügung von Spezies. In der Frühphase der paläontologischen Forschung herrschte die Tendenz zur voranschreitenden Gattungs- und Artdifferenzierung vor. So zählte noch FRAAS (1910) eine Vielzahl von Ammonitenarten, fußend auf QUENSTEDT's fundamentaler Arbeit aus dem 19. Jahrhundert, ausschließlich zur Gattung *Ammonites*, die in der Folgezeit in zahlreiche Gattungen aufgeteilt wurde. Dagegen steht die Zusammenfassung der noch vor 20 Jahren starken art- und gattungsgemäßen Splittung der Homininae als Beispiel. So sind Formen wie *Pithecanthropus erectus*, *Pithecanthropus modjokertensis*, *Sinanthropus pekinensis*, *Maueranthropus heidelbergensis* u.a. in die Art *Homo erectus* eingegangen. Nach neuester Auffassung wird *Homo heidelbergensis* in die Nähe zu *Homo antecessor* gerückt bzw. bleibt vermittelnd selbständig zwischen diesem und *Homo sapiens*. Auch bei den Australopithecinen wurden erhebliche Revisionen vorgenommen. So sind *Australopithecus africanus* und *Plesianthropus transvaalensis* in *Australopithecus africanus* bzw. *Paranthropus robustus* und *Zinjanthropus boisei* in *Australopithecus robustus* bzw. *A. boisei* (LEWIN, 1995) eingegangen. Dieser Trend scheint sich, allerdings durch Neufunde bedingt, derzeit wieder umzudrehen. Mit *Ardipithecus ramidus*, *Australopithecus anamensis*, *A. afarensis*, *A. aethiopicus* sowie *Homo rudolfensis*, *H. ergaster* und *H. antecessor* sind neue Artbezeichnungen an die Seite herkömmlicher Namen, wie *Homo habilis*, *H. neanderthalensis* und *H. sapiens* getreten (GLAUBRECHT, 1998). Welche bewegte Dramatik der Fund- und Anerkennungsgeschichte hinter diesen Namen steht, läßt sich am besten durch die Gegenüberstellung des dogmatischen Ausspruchs CUVIERs Anfang des 19. Jahrhunderts - „L'homme fossile n'existe pas“ und der noch tastenden Wegweisung DARWINs aus dem Jahre 1859 - „The light will fall on the origin of the people, too“ belegen. Die aus dem Jahr 1856 stammenden Reste des Neandertalers und die Funde des *Pithecanthropus* durch DOBOIS in den 90er Jahren des 19. Jahrhunderts auf Java, rangen um diese Anerkennung und leiteten mit der Überwindung der Cuvierschen Doktrin eine neue, dem Darwinismus folgende, logische Auffassung von einer im Biologischen verwurzelten Anthropogenese ein.

Ähnlich den höheren Primaten ist bei den Proboscidea gegenwärtig ebenfalls eine Vereinfachung der Taxonomie im Trend. MAGLIO (1973) hatte die Gattungen der Mammutreihe *Archidiscodon*, *Parelephas* und *Mammuthus* in die Gattung *Mammuthus* einbezogen. Außerdem wurde der interglaziale Waldelefant (*Palaeoloxodon antiquus*) als *Elephas namadicus* mit den mediterranen eiszeitlichen Zwergformen zusammengefaßt und in die enge Verwandtschaft zum Indischen Elefanten (*Elephas indicus*) gerückt. LEHMANN und KRAUS (1994) plädieren, unter Argumentation bezüglich der Artaufspaltungsdauer der Homininae, für eine Einbeziehung auch der Gattung *Mammuthus* in die noch rezente Gattung *Elephas*, des Indischen Elefanten. Somit wird beim Mammut der nomenklatorische „Urzustand“ der Erstbenennung *Elephas primigenius* durch BLUMENBACH aus dem Jahre 1799 wieder erreicht, allerdings in gänzlich gegensätzlicher Auffassung. Die Artbezeichnung „*primigenius*“, ist nicht mehr in dem Sinn einer ursprünglichen Elefantenart zu werten, sondern steht für eine extreme Spätform der Proboscidea. Ähnliche, wie in den hier dargelegten Beispielen von Trends in der systematischen Bewertung ließen sich beliebig fortsetzen. Derartige Trends unterliegen neben der objektiven wissenschaftlichen Kenntniszunahme auch einem subjektiven, zeitbezogenen „Geschmack“.

Um dem Problem der Diversität im Verlauf der Phylogenie im Verhältnis zur lückenhaften Erfassung rezenter Taxa bzw. lückenhaften Überlieferung und Erfassung fossiler Taxa besser gerecht zu werden, wird folgende **zahlenmäßige Erhebung in Tabelle 12** vorgestellt.

Diese tabellarische Erfassung rezenter und fossiler Taxa basiert auf unterschiedlichsten Quellen. Die eine höhere Genauigkeit suggerierenden Zahlenangaben ergeben sich aus den paritätisch zu den summarischen Angaben gegebenen Berechnungen und stellen nur angenäherte Werte gegenüber den tatsächlichen Befunden dar. Generell sind alle Angaben nur als Näherungswerte zu betrachten. In den Literaturquellen weichen die Zahlen z.T. erheblich voneinander ab, verbleiben jedoch in den Größenordnungen in relativ konstanten, paritätischen Verhältnissen. Fossile Pflanzen und Akaryoten wurden nicht berücksichtigt, da die Problematik der Abgrenzung von fossilen Pflanzenarten aufgrund ihrer fragmentarischen Überlieferung ein objektives Hindernis für die Erstellung einer sicheren vergleichbaren Datenbasis darstellt.

In STRASBURGER (1983) ist eine Schätzung der Pflanzenarten zu verschiedenen Zeitschnitten enthalten:

- * Ende Kreide 22500 (20000 Angiospermen);
- * Beginn Kreide 3000 (0 Angiospermen);
- * Mitte Jura 2500 (Pteridophyten und Gymnospermen);
- * Spätes Karbon 500 (Pteridophyten und Gymnospermen).

Diese Zahlen lassen erhebliche Zweifel aufkommen, und wesentlich höhere Umfänge dürften wahrscheinlicher sein. Die nomenklatorische Problematik in der Paläobotanik geht aus folgendem Beispiel hervor. Die permokarbonische Gymnospermen-gattung *Cordaites* ist taxonomisch durch Blätter definiert. Die Namen *Amyelon* und *Cordaianthus* stehen für die fossilisierten Wurzeln und Fortpflanzungsorgane. In ent-

sprechenden Rekonstruktionen wurde die Zusammengehörigkeit in einem 5-30 m hohen *Cordaites*-Baum nachgewiesen (GERHARDT-DIRCKSEN, 1985). Wenn in diesem Fall eine Gattungsnamenreduzierung den biologischen Tatsachen näherkommt, so dürfte der umgekehrte Fall ebenfalls häufig sein. Nur daß man diese Ähnlichkeiten von Fossilien kaum in differenzierte Taxa fassen kann. In diesem Umstand und vor allen Dingen in der fehlenden Überlieferung liegen die wirklichen fossilen Umfänge begründet.

Die eigens für diese Arbeit angefertigte **Zusammenstellung der Tabelle 12** erfolgte nach: CARROLL (1993), CHRISTOPHERSON (1994), FAIRBRIDGE u. JABLONSKI (1979), KUHN-SCHNYDER (1967), A. H. MÜLLER (1983), STORCH u. WELSCH (1989), WILSON (1992), ZIEGLER (1992). Die exakte Säugetierartenzahl folgt hier dem Werk „Mammal Species of the World“ (1993/1995) des Smithsonian Institut Washington.

Bei der Erfassung in Tabelle 12 stand folgendes Problem im Vordergrund. Mengenangaben zu fossilen Formen werden in der Literatur, z.B. A. H. MÜLLER (1983) und ZIEGLER (1992) in erster Linie für Gattungen angegeben und wurden hier verwendet. Dem gegenüber wird die rezente Diversität in Artenzahlen angegeben. Dieser Umstand schränkt die Vergleichbarkeit erheblich ein. Die prozentuale Aufschlüsselung der rezenten Arten und fossilen Gattungen ermöglicht jedoch einen indirekten Vergleich höherer taxonomischer Einheiten. Über die summarische Angabe der **fossil bekannten Tierarten** in Höhe von **ca. 250000** (RAUP u. JABLONSKI, 1986) und den prozentualen Aufschlüsselungen der fossilen Gattungsumfänge ließ sich größenordnungsgemäß die etwaige bekannte fossile Artenzahl der größeren Tiergruppen ermitteln. Somit sind die in der letzten Spalte vermerkten Angaben mit größerer Unsicherheit behaftet.

Vereinzelte Angaben zu fossilen Artenumfängen, z.B. 18000 Insektenarten, mehr als 10000 Cephalopodenarten und mehr als 4000 Bryozoenarten bei A. H. MÜLLER (1983) bestätigen die größenordnungsgemäßen Berechnungen. Das durchschnittliche Mengenverhältnis fossil bekannter Gattungen zu fossil bekannten (errechneten) Arten beträgt 1:6,25. Für die einzelnen Tiergruppen muß aber mit unterschiedlichsten Gattungs-Art-Verhältnissen gerechnet werden, die allerdings gänzlich unsicher bleiben. Die sicherste Zahlenbasis für fossil bekannte Gattungen beinhalten die Wirbeltiere. Die Angabe von 8578 in Tabelle 12 ergibt sich aus einer Auszählung aller in CARROLL (1993) enthaltenen Gattungen. Mit Einschränkungen, insbesondere bei den Aves, nahm CARROLL hierin die komplette Erfassung fossiler Wirbeltiere vor.

Eine Aufschlüsselung der Biodiversität in Abbildungen 39 und 40 ergibt das rezente Augenblicksbild der Erdgeschichte. Die Abbildungen 41 und 42 ergeben ein Zeitrafferbild der erdgeschichtlichen Biodiversität.

Taxa (allgemein)	Taxa	Lebensraum	rez. bekannte Arten	rez. bek. Arten %	foss. bekannte Gattungen	foss. bek. Gatt. %	foss. Arten (nach bek. Gatt. %)
Gesamtheit der Lebewesen		global	1.497.225		*		
Domäne	Akaryota (Bakterien und Blaualgen)	global	6.000		*		
Domäne	Eukaryota (Zellkernlebewesen)	global	1.491.225		*		
Reich	Plantae (Pflanzen i.w.S.)	global	322.430		*		
Unterreich	Thallophyta (Algen und Pilze)	<u>m. t. l.</u>	74.000		*		
Unterreich	Cormophyta (Pflanzen)	<u>t. l. m.</u>	248.430		*		
Stamm	Bryophyta (Moose)	t.	16.600		*		
Stamm	Pteridophyta (Farnartige)	<u>t. l.</u>	11.300		*		
Stamm	Spermatophyta (Samenpflanzen)	<u>t. l.</u>	220.530		*		
Unterstamm	Gymnosperma (Nacktsamer)	t.	530		*		
Unterstamm	Angiosperma (Bedecksamer)	<u>t. l.</u>	220.000		*		
Klasse	Monocotyla (Einkeimblättrige)	<u>t. l.</u>	50.000		*		
Klasse	Dicotyla (Zweikeimblättrige)	<u>t. l.</u>	170.000		*		
Reich	Animalia (Tiere i.w.S.)	global	1.168.795	100,00	32.000	100,00	250.000
Unterreich	Protozoa (Urtierchen)	m. l.	31.000	2,70	1.240	3,80	9.500
Unterreich	Parazoa (Schwämme) u. Archaeocyatha	<u>m. l.</u>	5.000	0,40	1.400	4,30	10.750
Unterreich	Eumetazoa (Gewebetiere)	<u>t. m. l.</u>	1.132.795	96,90	29.360	91,90	229.750
Abteilung	Radiata	<u>m. l.</u>	9.000	0,80	> 1.000	3,10	7.750
Stamm	Coelenterata (Hohltiere)	<u>m. l.</u>	9.000	0,80	> 1.000	3,10	7.750
Abteilung	Bilateria	<u>t. m. l.</u>	1.123.795	96,10	28.360	88,80	222.000
Gruppe	Protostomia (Urmünder)	<u>t. m. l.</u>	1.072.900	91,80	18.450	57,70	144.250
Stamm	Plathelminthes (Plattwürmer)	i.	12.200	1,00			
Stamm	Nemathelminthes (Rundwürmer) u.a.	<u>m. l.t.i.</u>	13.000	1,10	*		
Stamm	Molluska (Weichtiere)	<u>m. t. l.</u>	127.700	10,90	> 10.000	31,30	78.250
Klasse	Polyplacophora (Käferschnecken) u.a.	m.	1.000	0,10	50	0,20	500
Klasse	Gastropoda (Schnecken)	<u>m. t. l.</u>	105.000	9,00	6.000	18,80	47.000
Klasse	Lamellibranchiata (Muscheln)	<u>m. l.</u>	21.000	1,80	1.550	4,80	12.000
Klasse	Cephalopoda (Kopffüßer)	m.	700	0,06	2.400	7,50	18.750
Stamm	Annelidia (Ringelwürmer) u.a.	t.	8.700	0,70	150	0,50	1.250
Stamm	Arthropoda (Gliederfüßer)	<u>t. m.</u>	907.000	77,60	> 5.000	15,60	39.000
Unterstamm	Trilobitomorpha (Trilobiten)	m.			1.400	4,40	11.000
Unterstamm	Chelicerata	<u>t. m.</u>	67.000	5,70	400	1,30	3.000
Klasse	Merostomata	m.	wenige		100	0,30	750
Klasse	Arachnida (Spinnen)	t.	67.000	5,70	> 300	0,90	2.250
Unterstamm	Mandibulata	<u>t. m.</u>	840.000	71,90	3.200	10,00	25.000
Klasse	Crustacea (Krebse)	m.	40.000	3,40	> 1.000	3,10	7.750
Klasse	Tracheata (Insekten u.a.)	t.	800.000	68,50	> 2.200	6,90	17.250
Stamm	Tentaculata	m.	4.300	0,40	> 3.300	10,30	25.750
Klasse	Bryozoa (Moostierchen) u. Phoronoida	m.	4.000	0,30	1.300	4,10	10.250
Klasse	Brachiopoda (Armfüßer)	m.	300	< 0,05	2.000	6,20	15.500
Gruppe	Deuterostomia (Neumünder)	<u>m. t. l.</u>	50.895	4,30	9.910	31,10	77.750
Stamm	Stomochordata u. Graptolithina	m.	200	< 0,05	132	0,40	1.000
Stamm	Echinodermata (Stachelhäuter)	m.	6.000	0,50	1.200	3,80	9.500
Stamm	Chordata (Chordatiere)	<u>m. t. l.</u>	44.695	3,70	> 8.578	26,80	67.250
Unterstamm	Tunicata (Manteltiere)	m.	1.600	0,10	*		
Unterstamm	Acraniota (Schädellosen)	m.	30				
Unterstamm	Vertebrata (Wirbeltiere)	<u>m. t. l.</u>	43.065	3,60	> 8.578	26,80	67.250
Klasse	Agnatha (Kieferlose)	<u>m. l.</u>	60		187	0,60	1.500
Klasse	Placodermi (Panzerfische)	m.			206	0,60	1.500
Klasse	Chondrichthyes (Knorpelfische) u.a.	m.	830	0,07	438	1,4	3.550
Klasse	Osteichthyes (Knochenfische)	<u>m. l.</u>	18.000	1,50	2.044	6,40	16.050
Klasse	Amphibia (Lurche)	t. l.	4.200	0,35	377	1,20	3.050
Klasse	Reptilia (Kriechtiere)	<u>t. l. m.</u>	6.300	0,50	1.583	4,90	12.300
Klasse	Aves (Vögel)	t.	9.000	0,80	> 329	1,00	2.500
Klasse	Mammalia (Säugetiere)	<u>t. m.</u>	4.675	0,40	3.414	10,70	26.800

m: marin; t: terrestrisch; l: limnisch; i: intracorporal; _: Hauptlebensraum;
 *: fossil nachgewiesen; u.a.: einschl. kleinerer Stämme bzw. Klassen

Tab. 12: Zusammenstellung rezenter und fossiler Arten- und Gattungszahlen

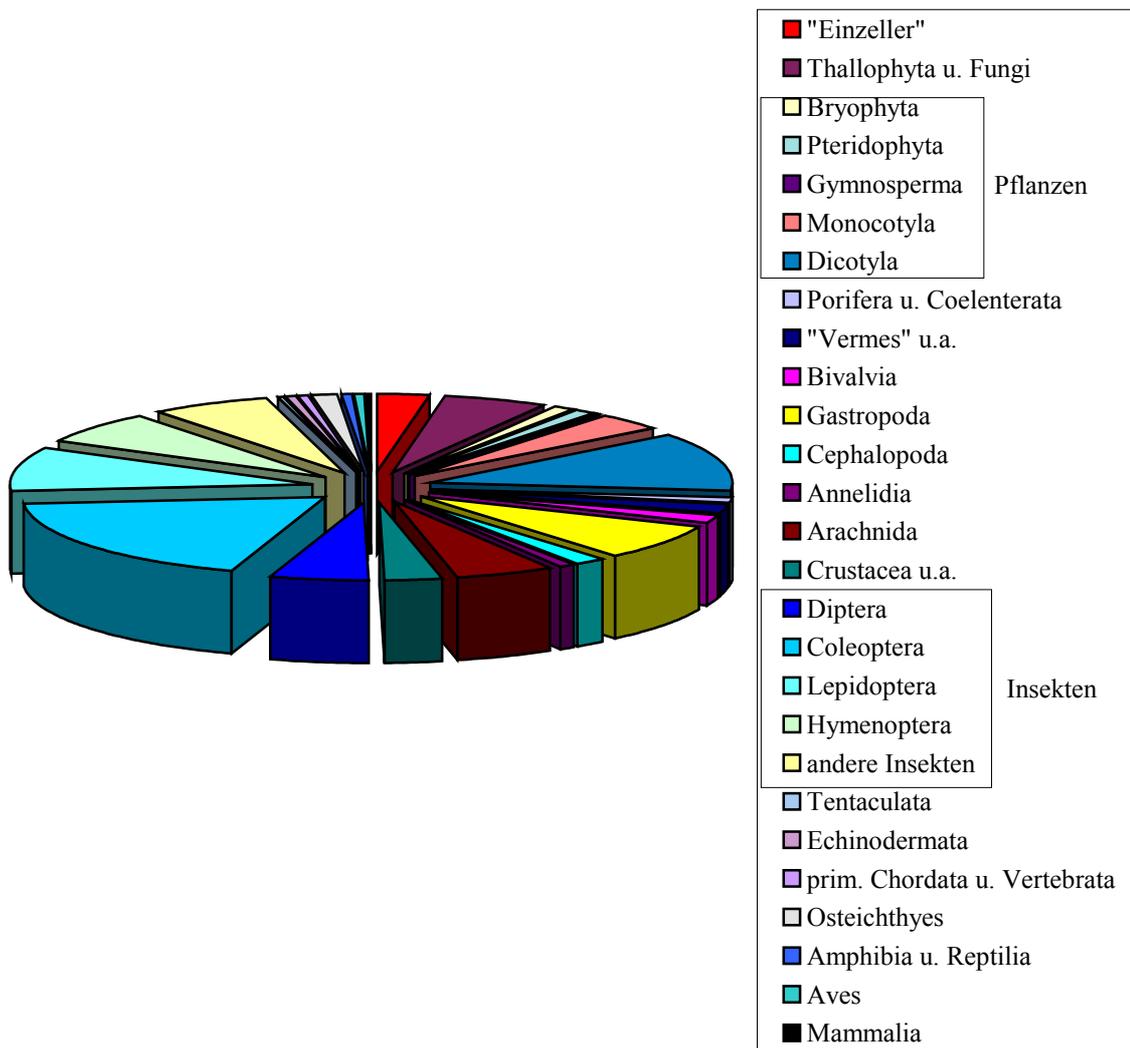


Abb. 39: Darstellung des bekannten rezenten Artenspektrums nach Zusammenstellung in Tabelle 12 (Erläuterung der einzelnen Gruppen siehe Tabelle 12)

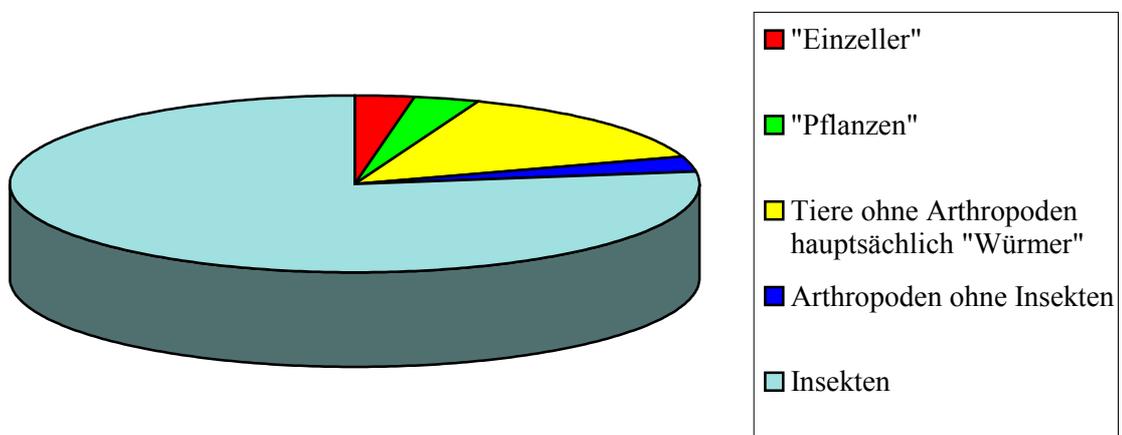


Abb. 40: Wahrscheinliches rezentes Artenspektrum

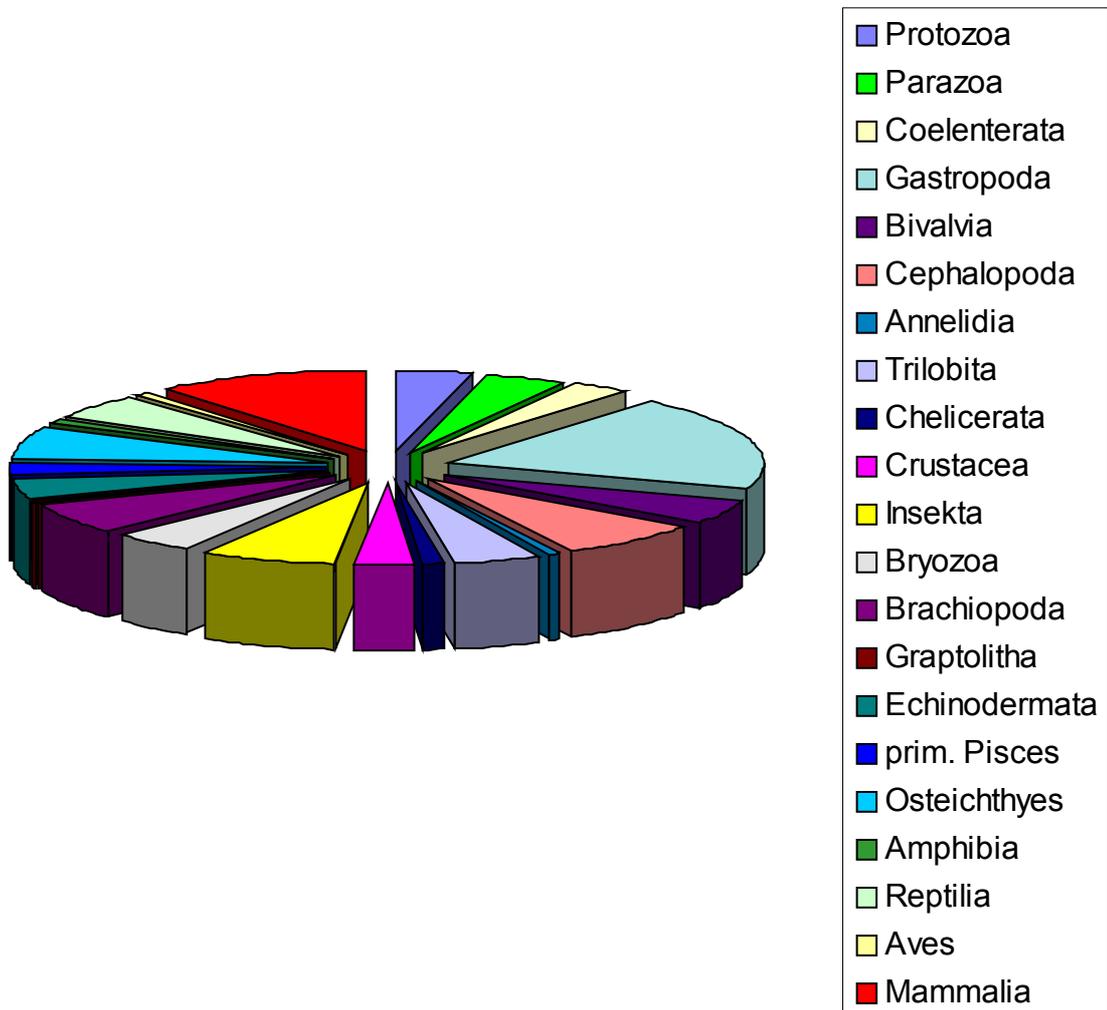


Abb. 41: Darstellung des bekannten fossilen Artenspektrums (nur Tiere) nach Zusammenstellung in Tabelle 12 (Erläuterung der einzelnen Gruppen siehe Tab. 12)

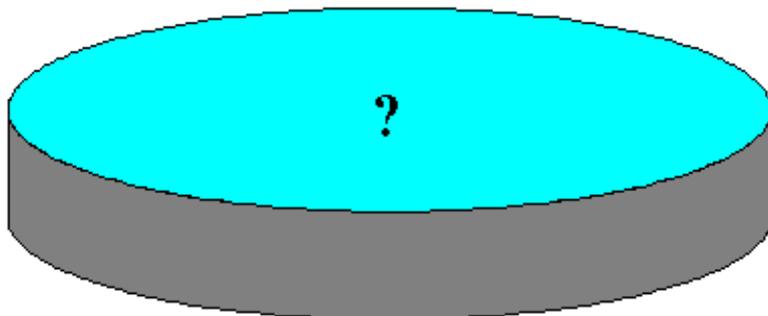


Abb. 42: Unbekanntes „wahrscheinliches“ fossiles Artenspektrum

An dieser Stelle sei ein wissenschaftshistorischer Rückblick gegeben. Nachdem Carl v. LINNÉ in der 10. Auflage seiner „Systema naturae“ (1758) lediglich 9000 Pflanzen- und Tierarten aufführte, erhöhte sich diese Zahl in der Folgezeit fast explosionsartig. Bald folgte auch die Erfassung fossiler Formen durch v. SCHLOTHEIM, v. BUCH, QUENSTEDT, BRONGNIART, LAMARCK, BLAINVILLE, D'ORBIGNY, SMITH, SOWERBY, BUCKLAND, MURCHISON, BARRANDE, FISCHER v. WALDHEIM, AGASSIZ und vor allem CUVIER, um nur einige der Pioniere der paläontologischen Forschung zu nennen. Bereits 1849 ermittelte BRONN unter Mitwirkung von GÖPPERT und v. MEYER Indizes zu den damals bekannten rezenten und fossilen Arten. BRONN bekundete, als Erstübersetzer von DARWINs Hauptwerk, seine große Aufgeschlossenheit gegenüber modernen Erkenntnissen seiner Zeit. 70000 lebende Pflanzen standen in seiner Erfassung 2050 fossilen gegenüber, desgleichen entsprachen 100000 rezenten Tieren 24000 fossile Arten. Die fossilen Arten umfaßten damals beachtliche 13% der Gesamtartenkenntnis. Ein Verhältnis welches sich trotz bedeutendem Kenntniszuwaches gegenwärtig zu Ungunsten der fossilen Artenkenntnis verschoben hat, und als ein Indiz für die zu unrecht mangelhafte Akzeptanz der Paläontologie in der Öffentlichkeit und damit in der Forschungslandschaft zu werten ist. Dagegen weisen zahlreiche Publikationen in verschiedenen Medien auf das sehr große öffentliche Interesse hin.

Interessanterweise postuliert BRONN eine im Laufe der Erdgeschichte - hier noch einzelne Schöpfungsperioden im Sinne Cuvierschen Katastrophismus - Vielfalt von 500000 Pflanzenarten und 1500000 Tierarten - eine Größenordnung, die zufälligerweise der gegenwärtig bekannten rezenten Biodiversität entspricht!

6.3.1.2.2 Überlieferung und Aussterben

Zur Beurteilung der erfaßten und überlieferten Taxa in ihren paritätischen Verhältnissen ist die grobe Angabe des Lebensraumes bedeutungsvoll. Hieraus werden Überlieferungs- u.a. Kenntnislücken, entsprechend der Sedimentations- und Lebensräume deutlich, auf die weiter unten eingegangen wird. Ein Vergleich der Prozentangaben rezenter Arten mit den fossilen Gattungen bzw. Arten macht die Diskrepanz augenfällig. **So umfassen z.B. Insekten mit 68,5% ca. Zweidrittel aller bekannten rezenten Tierarten und nur 6,9% der fossilen Tiergattungen.** Bei Mollusken ist das Verhältnis umgekehrt, gleichfalls bei den Wirbeltieren und den gesamten Deuterostomia. Die Ursachen sind vielfältig. Die Mehrzahl der Protostomia sind terrestrisch (Insekten, Spinnen) oder haben keine erhaltungsfähigen Hartteile (z.B. „Vermes“). Demgegenüber sind fossile Mollusken und Tentaculaten (erhaltungsfähige Hartteile und marine Sedimentation) sowie Wirbeltiere (teilweise erhaltungsfähiges Skelett und z.T. marin bzw. marin verfrachtet) überrepräsentiert. Bei weiterer Auswertung der fossilen Datenbasis zeigt sich, daß die Überlieferungsmenge mit dem Jünger-

werden der Erdgeschichte zunimmt. Dies ergibt sich zwangsläufig aus der größeren Verbreitung jüngerer Sedimente und den noch nicht soweit vorangeschrittenen chemisch-metadiagenetischen und metamorphen Prozessen in der Lithosphäre. Interessant ist hierzu der Vergleich bei RAUP (1976) bezüglich der Äquivalenz von Sedimentation- und Fossilüberlieferung. Im Kapitel 4.2.3 wurde dieses Phänomen näher dargelegt.

Des Weiteren hebt RAUP (1992) hervor, daß terrestrische Formen gegenüber marinen ein bedeutend niedrigeres **Fossilisationspotential** besitzen. Der Grad der fossilen Repräsentation im terrestrischen Bereich geht gegen Null.

Man muß sich die Frage stellen, was von den heutigen tropischen Regenwäldern, den Wäldern der gemäßigten und borealen Regionen, den Steppen und Savannen aber auch den Hochseeregionen fossil verbleibt. Nur einzelne „Fossilfallen“, wie Moore u.a. limnische Regionen, Deltas sowie marine Riffschuttbereiche und nerithische Ablagerungsräume, gestatten einen z.T. nur punktuellen Einblick in die entsprechende Lebewelt. Dabei kommt marinen Kalken die Rolle einer „erdgeschichtlichen Arche Noah“ für die Fossilüberlieferung zu.

Der Kompromiß zur Findung einer objektiven Erfassung der fossilen Diversität wird in der Dokumentation eines Taxons mittlerer Ebene gesehen - der Familie. Insbesondere RAUP und SEPKOSKI (1984 ff) haben auf Grundlage dieser Datenbasis die Häufigkeitsverteilung für das gesamte Phanerozoikum analysiert (vgl. BENTON, 1995). Diese Darstellungen offenbaren folgende fünf **Hauptaussterbeknicks** (RAUP u. JABLONSKI, 1986):

- Ende Ordovizium
- Oberes Devon
- Wende Perm/Trias
- Obere Trias
- Wende Kreide/Tertiär

neben einer Vielzahl kleiner Extinctionen. An Hauptaussterbephasen zählt ELDREDGE (1994) das höhere Kambrium dazu. Von diesen Hauptereignissen wird das „normale“ sogenannte Hintergrundausterben unterschieden. Eine übersichtliche Darstellung der großen erdgeschichtlichen Extinctionen gibt STANLEY (1989a). ELDREDGE (1994) bezeichnet das Massensterben metaphorisch als Déjà-vu der Erdgeschichte.

Im allgemeinen Konsens wird das oberpermische Massenaussterben als größtes derartiges Ereignis angesehen, das, wie im Kapitel 4.2.3 dargelegt wurde, auch eine gänzlich andere Erklärung finden kann. Allerdings könnte man auch aus der „kambrischen Explosion“ folgern, daß ihr ein nicht nachweisbares Großaussterbeer-

eignis vorauseilte. Auch unser gegenwärtiger Artenschwund, der seit Ende Pleistozän, zumindest für Großsäuger belegt ist, reiht sich in die Extinctionsfolgen ein. Mitunter wird der Einfluß des pleistozänen Temperaturrückgangs als unwesentlich für den stammesgeschichtlichen Großablauf gewertet (ZIEGLER, 1992).

Verwirrend ist diesbezüglich folgende Äußerung von WESSON (1991, S. 267): „Die großen Eiszeiten in der jüngeren Vergangenheit haben kein Aussterben von Tieren verursacht; Löwen, Pferde und Mammuts legten sich lediglich ein dickeres Fell zu.“ In Wirklichkeit kam es im Wechsel der Glaziale und Interglaziale zu zahlreichen divergierenden Zweigen und damit verbundenem, echtem Aussterben vieler Arten innerhalb der Säugetiere (s. Kap. 4.3.2.3). Die Konsequenzen, die sich aus der gegenwärtigen Aussterbephase für das heutige Leben, insbesondere für die Menschheit ergeben, werden von LEAKY u. LEWIN (1996) eindringlich vorgestellt.

Diskutiert wurde eine das normale Hintergrundausterben überlagernde Periodizität der Extinctionen von 26 bzw. 30 Millionen Jahren im Verlauf der letzten 250 Millionen Jahre (RAUP und SEPKOSKI, 1984), um schließlich in der Nemesis-Hypothese zu gipfeln (vgl. BENTON, 1990b). Generell bleiben hierbei Fragen zur Zyklizität oder Azyklizität offen, deren Antworten dabei in engem Zusammenhang mit kosmogonischen bzw. endogenen Ursachenerklärungen oder einer multiplen Interpretation singulärer Prozesse zu suchen sind (SEPKOSKI, 1986).

BÖGER (1998, mündl.) weist auf folgendes Richtmaß als Groborientierung für die zeitliche Dimension von Aussterbeumfängen von Arten hin:

- pro Jahrmillion sterben ca. 10% der Arten aus,
- alle 10 Jahrmillionen sterben ca. 50% der Arten aus,
- alle 100 Jahrmillionen sterben ca. 80% der Arten aus.

BÖGER sieht für die Auswertung von Aussterbemustern und deren Interpretation ein grundsätzliches Problem in dem zur Verfügung stehenden statistischen Material.

Diese Umfänge des fossilen Materials und die taxonomischen Abgrenzungen (Artdefinition) bestimmen einzig und allein das Ergebnis. Wenn dieses Material aber sehr lückenhaft ist - und das ist der Fall - dann unterliegt das Ergebnis einer stark eingeschränkten objektiven Abbildung der tatsächlichen Ereignisse. Diese Ereignisse können gänzlich anders entstanden bzw. verlaufen sein, als es die vielzitierten Extinktionskurven suggerieren. Es bleibt somit die Frage nach der Repräsentativität der Fossilumfänge offen. Hierin liegt die Problematik für die methodische Basis von statistischen Auswertungen.

Man gewinnt den Eindruck, daß die quantitativen Verteilungsschemata und -kurven fossiler Gattungen bzw. Familien in A. H. MÜLLER (1983) sowie SEPKOSKI (z.B.

1990a u. b), BENTON (1990a u. b) NIKLAS (1986) u.a. in erster Linie eigentlich nur eine zeitlich rückführende, abnehmende Überlieferungsdichte und nur angenähert eine Repräsentation der Vielfalt verdeutlichen! **Somit offenbaren derartige Darstellungen weniger die fossile Vielfalt, sondern mehr die Lückenhaftigkeit der überlieferten Paläoökosphären.**

Zu bedenken ist, daß die Daten zu den fossilen Taxa summarische phanerozoische Zeitabschnitte darstellen und somit einzelne Evolutionsniveaus zusammenfassen. Vergleiche rezenter mit fossilen Artenmengen ließen sich am besten am Beispiel des Tertiärs und Pleistozäns vornehmen, da hier ähnliche prozentuale Verhältnisse der Taxa zueinander zu erwarten sind. Eine gewisse ökosystemare Einschränkung ist auch hier durch die Unterschiede in der Florenverbreitung und biogeographischen Provinzialität gegeben (s. Kap. 3). Daraus könnten sich Schlußfolgerungen zu generellen Überlieferungslücken ergeben und vorgetäuschte Extinctionsknicke aufgezeigt werden. Es besteht schon ein erheblicher Unterschied, ob weit zurückliegende geologische Zeiträume (deep time) oder nur die letzten paar hunderttausend Jahre (shallow time) betrachtet werden (RAUP, 1992). Erst im Zeitrahmen der shallow time ist mit relativer Komplettheit zeitzonaler Überlieferung zu rechnen. Die deep time gleicht in der überlieferten Paläoökosphäre einem nur mit vereinzelt Punkten belegtem Raster, in dem die „weißen Flecken“ das Charakteristische darstellen.

Um zu globalökologischen Aussagen zu gelangen, sind eigentlich nur differentielle Zeitabschnitte miteinander vergleichbar. Die sich daraus ergebende weitere drastische Reduzierung der fossilen Zahlenbasis verdeutlicht das grundsätzliche Problem des lückenhaften Befundes. Die eingeschränkte Wahrscheinlichkeit der Überlieferung von phylogenetischen Zwischenformen bzw. Stammarten nimmt bei DARWIN (1859) eine zentrale argumentative Position ein. In aller Deutlichkeit stellt REMANE (1956) dieses Problem und seine Bedeutung in Bezug zur transspezifischen Auffassung von Evolutionsabläufen heraus, das in neuerer Zeit im Punktualismus eine Renaissance erlebt (s. Kap. 6.3.2.2).

Der anfangs genannten Schätzung von mehr als 10×10^6 rezenten Arten dürfte eine ungeheuerliche Zahl fossiler Gattungen bzw. Arten gegenüberstehen. ZIEGLER (1992, S. 51) rechnet damit, daß „weit unter 1% aller Organismen“ fossilisiert wurden, wobei es fast unerheblich ist, ob hier Individuen oder Arten betrachtet werden. Das Ausfallen ganzer Gruppen über große Zeiträume belegen so bekannte Beispie-

le, wie *Latimeria* und *Neopilina* und für das jüngere Känozoikum die Koniferengattung *Metasequoia*.

Die Entdeckungsgeschichte der rezenten zentralchinesischen Art *Metasequoia glyptostroboides* zwischen 1944 und 1948, nur ein paar Jahre nach der aus jungtertiären Ablagerungen Japans beschriebenen Gattung, die als ausgestorben galt, gehört zu den erstaunlichsten biologischen Sensationen des vorigen Jahrhunderts (DANERT u.a., 1976). Vergleichbar hiermit sind nur die Entdeckungen von Okapi, Komodowaran, Riesenmuntjak, *Latimeria* und *Neopilina* - typische Beispiele für den Lazarus-Effekt nach JABLONSKI (1986) - die auch als „Lebende Fossilien“ bekannt sind. Unterschiedliche taxonomisch-phylogentische Bewertungen können Formen als „Lebende Fossilien“ ausweisen oder auch nicht. Als Beispiel sei der rezente Nacktfarn *Psilotum* genannt, dessen teilweise angenommene Zugehörigkeit zu den devonischen Psilophyten ihn als „Lazarusform“ erscheinen lassen. Es besteht aber auch die Ansicht, daß hier eine Reduktionsform bestimmter Farne vorliegt (MARGULIS u. SCHWARTZ, 1989).

RAUP (1992, S. 73) stellt bezüglich der Lazarus-Taxa zwei Möglichkeiten vor: „Entweder war die Artenvielfalt so gering, daß die Organismen nicht als Fossilien erhalten blieben oder die sedimentären Bedingungen für eine Versteinierung waren nicht gegeben. Es ist schwierig, sich für eine dieser Erklärung zu entscheiden, da es bis jetzt noch für keine von beiden eindeutige Argumente gibt.“ **Gerade hierin liegt das Hauptproblem: Wenn wir bei den Lazarusformen zumindest derartige Fragen erörtern können, bleiben diese bei gänzlich Nichtüberlieferten sogar ungestellt. Aber, wenn wir das Unbekannte zumindest als bisher unbekannt definieren können, ist es nicht mehr gänzlich unbekannt!**

Im übertragenen Sinne kann man hier auch die Überlegungen von CUVIER Anfang des 19. Jahrhunderts, bezüglich der Neuerschließung von Lebensräumen durch Einwanderung von Formen, heranziehen.

6.3.2 Fossilisation und Überlieferung

6.3.2.1 Lückenhaftigkeit der Überlieferung

Von diesem lückenhaften Befund sind, wenn auch in erheblich größerem Umfang, nicht nur die fossilen Taxa, sondern ist auch die gegenwärtige Artenvielfalt betroffen, wie weiter oben dargelegt wurde. Welche Aussagen mit dieser lückenhaften Datenmenge überhaupt gewonnen werden können, und wie das Verhältnis rezenter und fossiler Biodiversität zu bewerten ist, soll in folgendem dargelegt werden. Für die Lü-

ckenhaftigkeit der Fossilüberlieferung soll hier in dieser Arbeit die Neubegriffsprägung **Lacunosität** Verwendung finden.

Im Gegensatz zur paläontologischen Erkenntnis der fossilen Lebensformen besitzt die Neontologie (Lehre von den rezenten Lebensformen / LEHMANN, 1986) eine wesentlich höhere Chance, die Vielfalt der Lebenswelt zu erfassen. Beide Wissenschaftsdisziplinen sind somit nur begrenzt miteinander methodisch zu vereinen.

Der Versuch, die geschätzte rezente Diversität mit der summarischen fossilen zu vergleichen, ist natürlich problematisch. Wenn davon ausgegangen wird, daß 99,9% aller Arten ausgestorben sind - stark prononciert bedeutet dies: in grober Annäherung gilt, daß alle Arten ausgestorben sind (LEWIN, 1996) - ergibt sich auf der Basis von 30×10^6 rezenten Arten eine Größenordnung von 30×10^9 in der Erdgeschichte entstandenen Arten - eine zu hoch erscheinende Zahl.

Ausgehend von ca. einer Million bekannter rezenter Arten kommt KÜHNE (1979) zu einer einfachen Erhebung der Gesamtheit der ehemals existierenden Arten. Dabei werden folgende Parameter herangezogen (S. 107):

- 200000 rezente Arten (ohne 800000 Insekten),
- 100000 fossile Arten (einschließlich ca. 2000 fossile Insekten),
- 600 Millionen Jahre Dauer des Phanerozoikums,
- durchschnittliche Existenzdauer einer Art: 1 Million Jahre,
- arithmetische Zunahme der Artenzahl von 1 zu Beginn des Phanerozoikums bis 200000 in der Jetztzeit.

„Wir erhalten rund 6 Millionen verschiedene Taxa gegenüber annähernd 200000 rezenter Taxa. Da von den fossilen Taxa bisher etwa 100000 bekannt geworden sind, sind dementsprechend 59/60 der fossilen Artentaxa noch nicht gefunden bzw. noch nicht beschrieben.“ Diese, auf damaliger Zahlengrundlage basierende Zahlenabschätzung ergibt nach eigener Einschätzung von KÜHNE (1979, S. 108): „Wenn wir davon ausgehen, daß bis heute 1/60 oder weniger als 2% der einst lebenden Artentaxa gefunden worden sind - wobei meine Schätzung optimistisch erscheint, verglichen etwa mit Schätzungen von KUHN-SCHNYDER oder SIMPSON - ... , so ergibt sich, daß Kleinpopulationen, ..., paläontologisch nicht erfaßbar sind.“ Diese noch sehr optimistische Schätzung resultierte aus der damals noch geringer angenommenen Menge an rezenten und fossilen Arten. Daß die Dimensionen noch erheblicher sind, sollen folgende Ausführungen belegen.

Nach einer Schätzung von SIMPSON (1952) entstanden im Laufe der Erdgeschichte sogar 50 bis 4000×10^6 Arten. Als wahrscheinlichste Zahl gibt er 500×10^6 an. In einer späteren Publikation (1968, S. 430) spricht SIMPSON sogar von: „Milliarden ... Organismenarten, die jemals gelebt haben, ...“. Obwohl die rezente Diversität Ergebnis einer exponentiellen evolutionären Vielfalt ist, die wahrscheinlich auf eine einzige Urart zurückzuführen ist, steckt in dem großen Zeitraum seit Leben existiert, eine gewaltige Artenfülle. Hätte man eine Vorstellung von dem Gradienten (linear oder exponentiell) der Diversitätszunahme - die durchschnittliche Arterhaltungsdauer ist

nur begrenzt als Ansatz brauchbar - könnte die Artenanzahl der jeweiligen Paläo-ökosphäre berechnet werden. Das hier die Gefahr einer Diallele vorliegt, ist offensichtlich.

KAPLAN (1985) legt eine mathematisch formulierte Schätzung der Biodiversität vor. Unter Zugrundelegung von 1,4 Millionen bekannter lebender Arten und der Annahme von nur 3 Millionen Gesamtarten mit einer Artenexistenzdauer von 10^5 bis 10^7 Jahren kommt er auf die Totalzahl von 3×10^9 , der jemals existierenden Arten. Diese Zahl wird nach verschiedenen Aspekten relativiert und als wirkliche Größenordnung wird der Bereich zwischen 10^9 und 10^{10} angesehen. In einer neueren Arbeit (RÖDDER u.a., 1993) wird auf ähnlicher Berechnungsbasis wie KÜHNE (1979) für das Phanerozoikum eine Gesamtartenanzahl von maximal $10,5 \times 10^9$, medial 180×10^6 und minimal $17,5 \times 10^6$ ausgewiesen. Die große Spannbreite ergibt sich hierbei aus dem unterschiedlichen Ansatz bezüglich der rezenten Artenmenge und der Lebensdauer der Arten. In dieser Arbeit wird auch das Problem der erdgeschichtlichen Diversitätszunahme bzw. -konstanz diskutiert, u.a. unter Bezug auf BAMBACH (1977).

Abbildung 43 soll einen Eindruck der wahrscheinlichen Biodiversitätszunahme im Verlauf der Erdgeschichte in abstrahierten Form vermitteln. Die heute wahrscheinliche Artenmenge von 30×10^6 ist hierbei gleich 100% gesetzt. Die fossile Artenanzahl ist entsprechend den zugeordneten Prozentangaben linear oder exponentiell, auf die jeweilige Zeitebene bezogen, ablesbar. Ein linearer Biodiversitätsanstieg ist unwahrscheinlich. Von den vielen möglichen, gekrümmten Verläufen soll die in der Abbildung enthaltene Kurve das prinzipielle Bild des erdgeschichtlichen Artenzuwachses wiedergeben. Möglich ist neben der unbegrenzten Diversitätszunahme auch ein Muster des begrenzten Wachstums mit exponentieller Anfangsphase mit folgender Diversitätskonstanz, wie sie SIMPSON (1984) vorstellt. Diese zuletzt aufgeführte Variante eines eventuell im Mesozoikum oder früher erreichten Diversitätsmaximums ist jedoch unwahrscheinlich, da mit dem Verlauf der paläobiotischen Wandlungen eine Erweiterung des Lebensraumes obligatorisch war und damit eine ständige Diversitätszunahme kausal im Zusammenhang stehen dürfte.

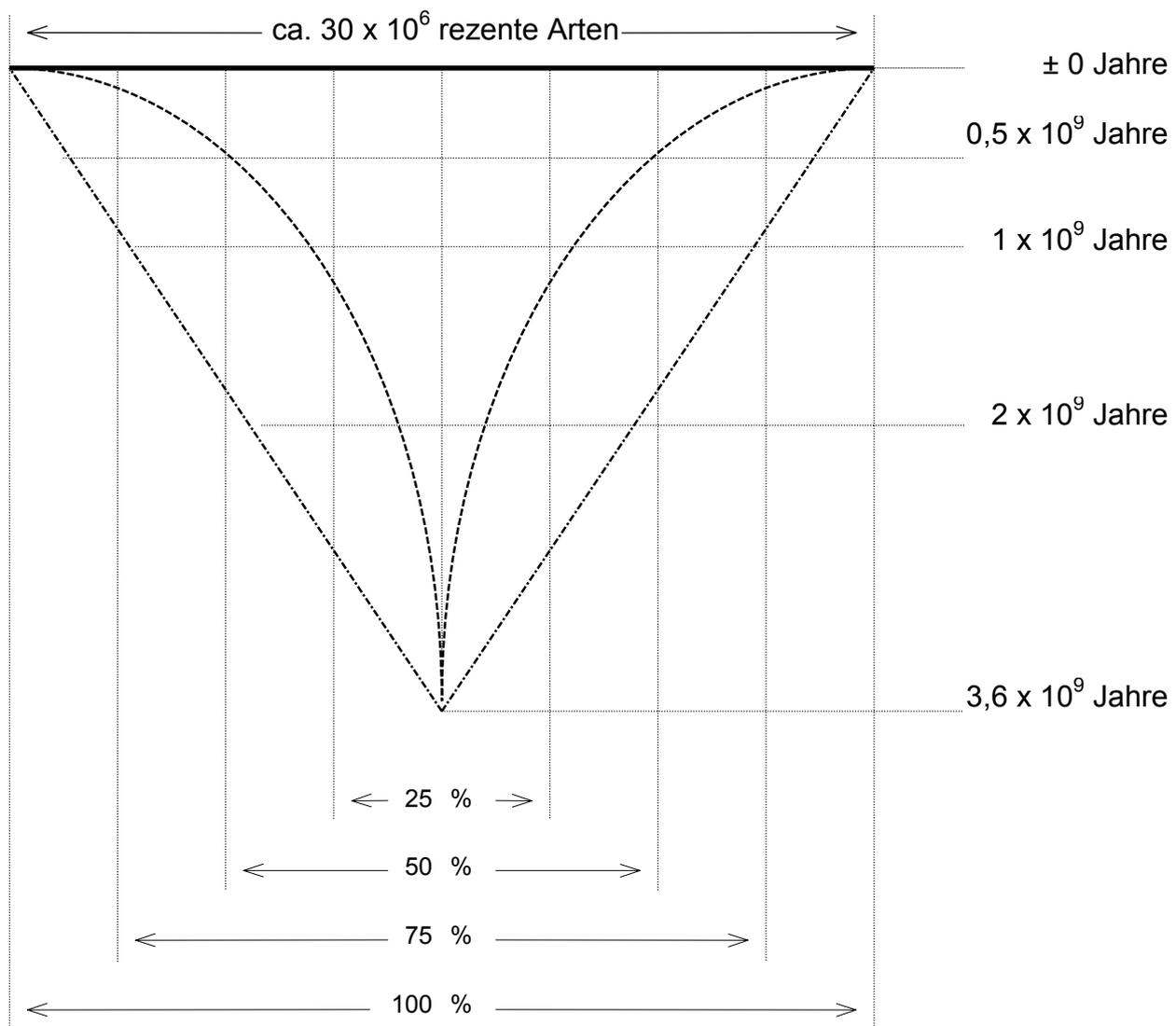


Abb. 43: Darstellung des Verhältnisses von rezenter Biodiversität zur erdgeschichtlichen Biodiversitätszunahme in 2 Varianten (linear und exponentiell); neben den 2 Kurvenverläufen sind als Varianten unendlich viele vorstellbar!

Es erhebt sich nun die Frage nach der wahrscheinlichsten Größenordnung aller jemals entstandenen Arten. Nimmt man die Zahl von WILSON mit $\text{ca. } 10 \times 10^6$ rezenten Arten zur Grundlage und setzt als Größenordnung für die Extinction 99% an, ergibt sich - rein rechnerisch - die geschätzte Zahl von

1×10^9 in der gesamten Erdgeschichte entstandenen Arten.

Dieser Wert erhebt keinerlei Anspruch auf Exaktheit, soll aber die Größenordnungen der erdgeschichtlich summarischen Diversität verdeutlichen. JABLONSKI, GOULD u. RAUP (1986, S. 19) halten ähnlich SIMPSON (1986) einige Milliarden entstandene Arten für möglich und setzen sie in Beziehung zur überlieferten Vielfalt: „Only a very small fraction of the original biomass or taxonomic diversity is preserved (perhaps

250000 preserved species vs. the several billion that surely lived in the past).“ Die Größenordnung von einigen Hundertmillionen oder eine Milliarde Arten der gesamten Erdgeschichte wird auch von WUKETITS (1997) genannt.

Setzt man die Zahl 1×10^9 ins Verhältnis zur weiter oben genannten Zahl **250000** der **fossil bekannten Arten** (RAUP u. JABLONSKI, 1986) ergibt sich - unter Vortäuschung mathematischer Exaktheit aber rein rechnerisch - daß nur

0,025% der in der gesamten Erdgeschichte entstandenen Arten bekannt sind!

Eine auf den ersten Blick für jede wissenschaftliche Analyse vernichtende Zahl! Auch wenn man bedenkt, daß nicht jeder physiologische Artwandel einen morphologischen Umbau des Exo- oder Endoskelettes nach sich zieht - z. B. lassen sich Löwe und Tiger oder auch Ur und Wisent kaum am postcranialen Skelett unterscheiden - und somit durchaus mehr Arten vorliegen können, bleibt der äußerst geringe Kenntnisstand offensichtlich. Das gleiche gilt auch für Invertebratengruppen (Wirbellose). Die von ZIEGLER (1992) angeführten 1% aller Organismen, die fossil erhalten blieben, sind zwar in der Dimension deutlich höher, aber keineswegs aussagekräftiger. Die in BECK, LIEM und SIMPSON (1991) geäußerte Vermutung, daß nur eine von 5000 bis 10000 Arten fossil überliefert wurden (vgl. Kap. 6.3.1.2.1), nähert sich mit 0,02 bis 0,01% den hier dargelegten 0,025%. Setzt man diese 0,01 bis 0,02% in Beziehung zu den bekannten fossilen 250000 Arten, erhält man sogar die maximale Zahl von $2,5 \times 10^9$ jemals existierenden Arten!

Bedeutet das, daß die Paläontologie keine Kompetenz hinsichtlich phylogenetischer Aussagen besitzt? - Ein von Kreationisten häufig gebrauchter Einwand (z.B. SCHEVEN, 1982 und WILDER SMITH, 1978). Die Kunst muß offensichtlich darin bestehen, die einzelnen Fossilbefunde in ein plausibles globales und gesamtchronologisches Gefüge einzusetzen. Nur so können Lücken in der Überlieferung der Biovielfalt aufgezeigt werden und Muster der eventuellen Phasenhaftigkeit der Phylogenie sichtbar gemacht werden.

Das Problem der Lückenhaftigkeit der Überlieferung entschärft sich, wenn höhere Taxa betrachtet werden. Entsprechend SIMPSON (1960) erhöht sich die Wahrscheinlichkeit der Überlieferung, je höher die taxonomische Einheit ist, das bedeutet, daß Gattungen, Familien, Ordnungen, Klassen, Stämme usw. durch wenige Arten repräsentiert werden können. Abbildung 44 soll diesen Umstand prinzipiell verdeutlichen.

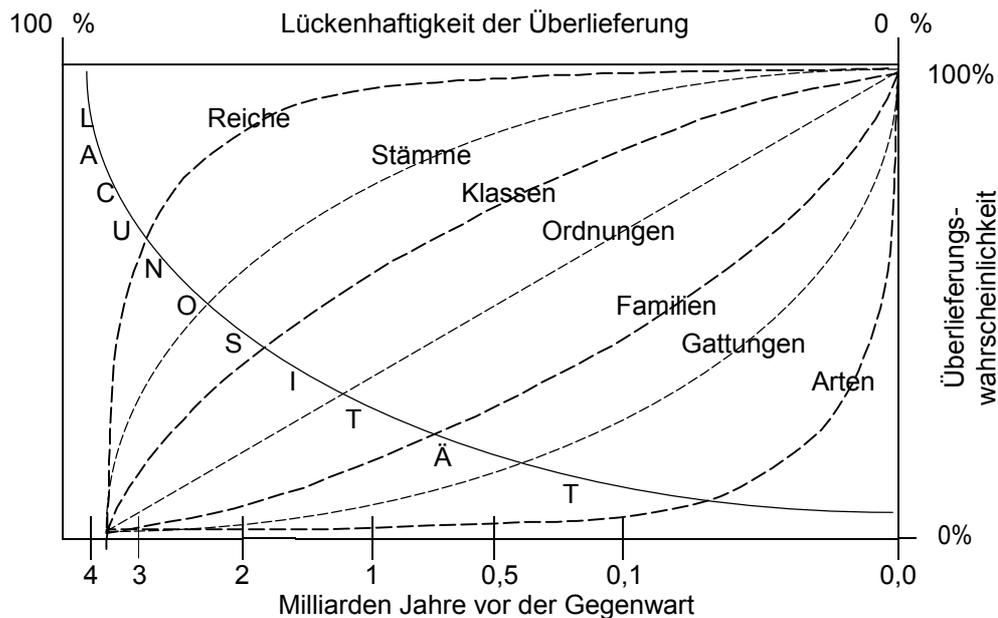


Abb. 44: Veranschaulichung der relativen Überlieferungswahrscheinlichkeiten von Taxa (Arten bis Reiche) und Lacunositätsverlauf (Lückenhaftigkeit der Überlieferung) bezogen auf den erdgeschichtlichen Zeitraum (logarithmischer Maßstab)

Im Extremfall kann der Nachweis nur einiger weniger Arten einen gesamten Stamm in seiner Existenz dokumentieren. Als Beispiel hierzu seien aus dem mittelkambri-schen Burgess Shale die Gattung *Aysheaia* und die spätkambri bis unterkambri-sche Gattung *Xenusion* als Vertreter der Onychophora genannt (ZIEGLER, 1992). Zur Relativierung der Überlieferungschancen sei folgendes Argument angeführt. Wenn die von GOULD (1994) ursprünglich angenommene Typenvielfalt der Stämme mit der kambri-schen Explosion, die im Burgess Shale überliefert sein soll, entstanden wäre, läge im Verlauf des Phanerozoikums ein früheres Disparitäts- bzw. Diversitätsspektrum fossilisiert vor. Nach neueren chinesischen Funden fügt sich die Burgess Shale-Fauna in das animalische System relativ zwanglos ein. Daraus ergibt sich, daß die Äquivalenz des rezenten Spektrums zum fossilen Spektrum der Vielfalt für eine relativ lückenlose Überlieferung der höheren taxonomischen Einheiten spricht.

Auf unterschiedlichen hierarchischen Stufen offenbaren sich folgende ausgestorbene Zweige: Archaeocyathen, Rugosen, Tabulaten, Trilobiten, Ammoniten, Belemniten, Aphetohyoiden, Stegocephalen, Therapsiden, Saurischier, Ornithischier, Pterosaurier, Ichthyosaurier, Sauropterygier und diverse Säugerordnungen. Die Überlieferungslücken zwischen größeren Zeiträumen werden offenbar durch verschiedene

Lazarus-Taxa, z.B.: Onychophora, *Neopilina* (Monoplacophora), *Latimeria*, *Okapia* u.a. (vgl. Kap. 6.3.1.2.2).

Je tiefer man in die systematische Hierarchie hinabsteigt, um so größer wird der Unschärfbereich der Fossilüberlieferung. Das heißt, es müssen Grenzwerte der Überlieferung existieren, bedingt durch die immer geringer werdende zeitliche Auflösung.

Aus der hier vorgenommenen Betrachtung ergibt sich auch die Frage nach den phylogenetischen Übergangsformen (missing links). Ihre Absenz in der fossilen Überlieferung ist symptomatisch und häufig als Gegenargument zur Phylogenetik im Sinne des Kreationismus gewertet (vgl. JUNKER u. SCHERER, 1998). Diese Autoren sehen die 250000 beschriebenen fossilen Arten als eine ausreichende Menge an, die Übergangsformen erwarten lassen dürften, wenn diese existieren würden - dem ist entschieden zu widersprechen. Eine kreationistische Grundeinstellung entspricht dagegen viel eher der Interpretation einer *Creatio continua* als Ursache der ablaufenden natürlichen Prozesse, wie sie z.B. Th. De CHARDIN vertrat.

Im Sinne der oben dargelegten Argumentation läßt die hohe erdgeschichtliche Lacunosität keine reinen Übergangsformen erwarten. Die zahlreichen „Mosaikformen“, wie *Archaeopteryx* u.a. mesozoische vogelähnliche Formen, Therapsiden, Ichthyostegalia sowie verschiedene Invertebraten und Psilophyten weisen auf die große phylogenetische Bandbreite bei der Herausbildung des Neuen hin. Ihre Existenz sind hinreichende Beweise für tatsächlich ablaufende phylogenetische Prozesse.

6.3.2.2 Konsequenzen aus den Überlieferungslücken

6.3.2.2.1 Relativität der Biomasse

Eine absolute Objektivierung der Biodiversität, sowohl bezogen auf die Gegenwart als auch auf die Geschichte der Biosphäre, ist durch die mangelhafte Datenbasis und begrenzte methodische Erschließung (Taxonomie) nicht erreichbar.

Obwohl eigentlich nur Individuen das singuläre biologische Primat zukommt, sind Arten und insbesondere höhere Taxa bereits begriffliche Abstraktionen - worauf schon ABEL (1929, S. 377) hinwies mit der Aussage: „... haben wir es einzig und allein in der Stammesgeschichte mit der Geschichte der Individuen, aber nicht mit der Geschichte von Arten, Gattungen, Familien usw. zu tun“. Die astronomische Größenordnung der Individuenmenge ist jedoch analytisch nicht handhabbar. Letztlich kann die maximale Kombinationsmöglichkeit der Nukleotidsequenzen in der Grö-

Benennung von 10^{17} als allgemeinsten Ausdruck der Biodiversität gesehen werden (WILSON, 1992). Als wesentliche Erweiterung zu ABEL sind allerdings die modernen Erkenntnisse der Community-Ökologie bzw. - Palökologie (ETTER, 1994) zu werten.

Den eigentlichen Kerngedanken der Evolutionstheorie, in der Relation von Individuen zur Lebensgemeinschaft, drückt MAYR (1982, S. 12) folgendermaßen aus: „Jedes Lebewesen ist einmalig. Populationen von Lebewesen bestehen aus nichtidentischen Individuen. Bei der Betrachtung von Populationen bleiben die Mittelwerte ihrer Eigenschaften abstrakt. Nur das einzelne Individuum ist real. Die Bedeutung von Populationen liegt darin, daß sie eine Summe von Varianten repräsentieren, in der Sprache der Genetiker einen Genpool. Erst das Denken in Populationen läßt den Prozeß einer schrittweisen Evolution plausibel erscheinen, der heute alle Gesichtspunkte der Evolutionstheorie beherrscht.“

Interessanterweise ist auch die Existenz der Individualität zu relativieren. Es ist bekannt, daß die organische Substanz im Individualleben mehrmals erneuert wird. So werden beim Menschen ca. alle 7 Jahre sämtliche Moleküle, sogar die der Knochen-Substanz, ausgetauscht (TANNER, 1997). Das Individuum existiert in seiner Erscheinung somit nur als „genetische Hülle“ - dem Genotyp, wo hingegen seine somatische Erscheinung als Phänotyp nur temporär ist und einem ständigen Wandel durch den Stoffwechsel unterliegt.

Pro Jahr entstehen 225 Milliarden Tonnen Organische Substanz (OS) als Nettoprimärproduktion (NPP) (EHRlich, 1992). 99% der OS wird durch die photosynthetisierende autotrophe Tätigkeit der Pflanzen erzeugt (WEGMANN u.a., 1990). LÖTHER in HÖRZ u.a. (1991) geben sogar 99,990 bis 99,999% Phytobiomasse an. Die gesamte Biomasse (Trockensubstanz) der Erde wird nach KLÖTZLI (1993) basierend auf WHITTACKER aus den 70er Jahren mit 1841×10^9 t angegeben (vgl. MÜLLER, 1980), wobei ca. 50% davon die tropischen Wälder umfassen. Die Ozeane beinhalten dagegen nur $3,9 \times 10^9$ t. Die übergroße Menge der Phytomasse verdeutlicht am eindrucksvollsten, daß die Flora den eigentlichen Charakter der Biosphäre bestimmt. Unter diesem Gesichtspunkt kommt der Fauna nur eine marginale Rolle zu.

Metaphorisch ausgedrückt, könnte man z.B. Vögel und Insekten in ihrer Farbenpracht als Ultrablüten der terrestrischen Pflanzenwelt bezeichnen, da vor allem letztere häufig in Fortpflanzungszyklen der Angiospermen eingebettet sind. Ein derart extremer Phytozentrismus, würde die Rolle der Tiere, im Allgemeinen als einfache Destruenten der lebenden - pflanzlichen - Biomasse begreifen.

Im geologischen Durchschnitt verbleiben weniger als 2% der Biomasse in den Sedimenten. Diese als Kohlen, Erdöl/Erdgas und sonstige als Kerogen oder Bitumen in Sedimenten eingeschlossenen Kohlenwasserstoffe sind als sogenannte fossile E-

nergieträger dem natürlichen Exogenen Kreislauf entzogen (PFLUG, 1984). Hauptphasen des Biomassenentzuges hatten sicherlich einen erheblichen Einfluß auf klimatologische und damit auch auf phylogenetische Prozesse. Da der zyklische Umsatz der Stoffe der Normalablauf ist, könnte man unter dem Gesichtspunkt der Gaja-Hypothese die Bildung von organogenen Lagerstätten als „pathologische Zustände“ im erdgeschichtlichen Kreislauf der Biomasse bezeichnen. Der Weltvorrat an Kohlen wird auf 688 Milliarden Tonnen geschätzt. Die Erdölvorräte betragen 87 Milliarden Tonnen und die Erdgasvorräte betragen $73 \times 10^{12} \text{ m}^3$ (WEGMANN u.a., 1990). Die im Verlauf der Erdölbildung ablaufenden Reduktionsprozesse kommen im Chemiesmus der Organismen mit 50% C, 8% H und 33% Sauerstoff gegenüber Erdöl mit 85% C, 12% H, und 1% O deutlich zum Ausdruck. Die Art des Kerogens und die in ihm enthaltenen besonderen Substanzen (z.B. Porphyrine) offenbaren als sogenannte „Chemofossilien“ die biologische Herkunft des Erdöls (SCHAEFER u. WELTE, 1995). Kohlenstoff und Sauerstoff als dominante organische Grundelemente liegen bei Tieren prozentual im Gewichtsverhältnis von ca. 1:3 und bei Pflanzen von ca. 2:1,5 vor (HEIDERSMANN, 1957 in FLINDT, 1986). Das bedeutet, daß nicht nur die Phytobiomasse dominiert, sondern dabei das Grundelement C generell überwiegt.

Neue Schätzungen der Biomasse unterirdischer Bakterien (bis 10 km Tiefe) ergeben nach GOLD (in GOULD, 1998) $2 \times 10^{14} \text{ t}$. Das entspricht einer 1,5 m dicken Schicht auf allen Landflächen der Erde und wäre somit größer als die Gesamtbiomasse der Flora (und Fauna). Dies steht in erheblicher Diskrepanz zur weiter oben angeführten Zahl! Sollte diese Schätzung in der letztgenannten Größenordnung auch künftig bestehenbleiben, könnte daraus abgeleitet werden, daß seit der Entstehung des Lebens kaum mit einer Zunahme der Biomasse im Verlauf der Phylogenese zu rechnen ist und Leben von der dispersen „Ursuppe“ zur erhöhten Agglutination (Individualisierung) voranschreitet. Dieser Vorstellung liegt die Annahme VERNADSKYs (1930) zugrunde, daß die Biomasse bereits seit dem Proterozoikum (seit Einsetzen der Photosynthese oder sogar seit der „Ursuppe“?) konstant blieb. Die aktuelle Bedeutung dieser Überlegungen VERNADSKYs hebt DABER (1989) deutlich hervor. Da auch mit einer konstanten Wassermenge seit frühester Zeit zu rechnen ist, weist die große stoffliche Ähnlichkeit zwischen Hydrosphäre und Biosphäre (s. Kap. 1.2.2.4) gleichfalls auf eine relativ früh erreichte maximale Biomasse hin.

Interessanterweise wird das biologische Volumen in der Hauptsache nicht aus organischer Substanz, sondern aus Wasser gebildet. Pflanzen können bis zu 98% (Algen) sowie Tiere zwischen 98% (Quallen) und 55% (Säugetiere) aus Wasser bestehen (FLINDT, 1986). Dies wiederum bedeutet, daß Wasser neben der aus frei zusammenhängenden Wassermolekülen gebildeten Hydrosphäre, durch Oberflächenkräfte gebunden in der Lithosphäre und in der Atmosphäre dispers verteilt vorliegt.

Die Besonderheit des Wassers besteht in der engen Verbindung zur organischen Substanz. So gesehen ist die Biosphäre eigentlich nur eine Sonderform der Hydrosphäre.

Als Aussage ergibt sich: **Leben hat den höchsten Individualitätsgrad der Natur, besteht im wesentlichen aus Wasser (Ø 70%) mit einem erhöhten Anteil (15%) an Kohlenstoff und anderen Elementen (15% - O, H, N, S, P, Ca, ...) und besitzt die Fähigkeit der Reduplikation mit mehrheitlicher Fähigkeit zur Photosynthese!** Diese Feststellung soll nicht den Versuch einer Definition des Lebens offerieren. MAYR (1998) gibt einen Überblick zur Abgrenzung des Lebens vom Anorganikum und führt Definitionsangebote verschiedener Autoren auf.

Eine Mengenzuordnung bezüglich des Verhältnisses der Biomasse zur anorganischen Masse der Lithosphäre bzw. des Planeten Erde (6×10^{21} t; BROECKER, 1994) würde die verschwindend geringe Masse der Organismen offenbaren. Schon ein Massenvergleich, fußend auf VERNADSKI (1930), von Biosphäre : Atmosphäre : Hydrosphäre im Verhältnis von 1 : 300 : 70000 zeigt die relative Bedeutungslosigkeit der Lebewelt (HOHL u.a., 1981). Für den Gesamtstoff- und Energiehaushalt der Erde ist sie ein unbedeutender Faktor. Nicht so im Oberflächenbereich der exogenen Kreislaufprozesse. Hier nimmt die Biosphäre eine Schlüsselposition ein (Gaja-Hypothese). Ohne diesen Umstand ausweiten zu wollen, ergibt sich folgende enkapistische Beziehungskette der organischen Agglomerate nach den Mengenverhältnissen: **Biomasse → Individualmenge → Diversität.**

Es zeigt sich, daß Biomassenverhältnisse aus den gegenwärtigen Befunden heraus, auf fossile Situationen übertragen, einen eventuell verlässlicheren oder zumindest unterstützenden Aspekt zur Erfassung der organischen Vielfalt darstellen können. Unter Berufung auf verschiedene Autoren sieht ETTER (1994) hier gleichfalls einen methodischen Weg zu Diversitätsmengenbewertungen in Taphonomien.

6.3.2.2.2. Aussagen zur Phylogenie

Bezüglich der Aussagefähigkeit von Fossilien für phylogenetische Prozesse sei abschließend nochmals das Problem der Lacunosität aufgegriffen. Das Grundproblem ist und bleibt die Erhaltungsfähigkeit der organischen Reste. Daraus resultiert die entscheidende Frage nach Repräsentanz und Aussagekraft fossiler Überlieferungen.

Für den marinen Raum ist die Fossilisation gegenüber den terrestrischen Lebensräumen ungleich größer, aber von einem verlässlichen Abbild des vergangenen Lebens kann nur begrenzt die Rede sein. Der gesamte Themenkomplex zu Problemen der Biomineralisation, Biostratinomie (= Biostratonomie) und Fossildiagenese, der dazu von großer Bedeutung ist, kann an dieser Stelle nicht vertieft werden. Detaillierte Angaben hierzu und auch zur Quantifizierung der **Überlieferungswahrscheinlichkeit** finden sich bei ETTER (1994) und A.H. MÜLLER (1983). Als Beispiel sei hier nur folgender Sachverhalt bei LAPORTE (1981, S. 103) vorgestellt: „ So wurde z.B. geschätzt, daß von den ca. 10000 Pflanzen- und Tierarten, die ein Flußufer bevölkern können, nur 10-15 als Fossilien in den Flußablagerungen erhalten bleiben können. Aus der Lebensgemeinschaft eines Korallenriffes, mit mehr als 3000 Arten, können meistens nur 50-75 Arten fossilisiert werden.“ RIDLEY (1992) gibt unter Bezugnahme auf SCHINDLER Vollständigkeitsindizes für sedimentäre Überlieferungen an, die sich zwischen 0,02 und 0,73 (max. 1) bewegen.

RIEPEL (1992) sieht unter Bezugnahme auf VALENTINE und ERWIN (1987) Überlieferungswahrscheinlichkeiten von evolutionären Übergängen als niedrig an. In diesem Zusammenhang verweist er auf das Problem des Strukturalismus unter Betonung ontogenetischer Wandlungsfähigkeit, und somit auf eine begrenzte Erkennbarkeit von Zwischenformen.

Der in seinen Größenordnungen sehr gering überlieferte Fossilumfang führt bezüglich des **Punktualismus** von Evolutionsabläufen (punctuated equilibrium model = „unterbrochenes Gleichgewicht“ / ELDREDGE u. GOULD, 1972) zu der Aussage, daß nach dem derzeitigen Kenntnisstand kaum eine Entscheidung möglich ist, ob graduelle oder punktualistische Evolutionsabläufe vorliegen. Dem stimmt z.B. CARROLL (1993) in vollem Umfang zu.

Im Gegensatz zum Gradualismus (gradliniger Evolutionsverlauf) stellt der Punktualismus eine auf paläontologischen Befunden basierende Theorie dar, bei der angenommen wird, daß nach langen evolutionären Gleichgewichtszuständen kurze und schnelle Abschnitte des artlichen Wandels folgen (SEDLAG u. WEINERT, 1987).

Entsprechende Spezialuntersuchungen vermitteln Argumente sowohl für, als auch gegen den Punktualismus (BENTON, 1990a). Im Vordergrund der Untersuchungen standen, als Testfall, u.a. die phylogenetischen Reihen der alttertiären Säugergattung *Hyopsodus* und ihrer Verwandten (GINGERICH, 1976). Der, insbesondere von GOULD vertretene Punktualismus, enthält im Kern nicht die neuartigen Konzeptionen, wie behauptet wird. Darauf weist ERBEN (1990) hin und vermerkt, daß ähnliche

Vorstellungen über phylogenetische Muster z.B. in der Typostrophentheorie SCHINDEWOLFS (1950) - Typogenese, Typostase, Typolyse - und in SIMPSONs (1951a, 1953) quantum evolution (Bradytelie, Tachytelie) enthalten sind. Bereits HAECKEL unterschied zwischen Epacme (phyl. Jugendphase), Acme (phyl. Blütephase) und Paracme (phyl. Degenerationsphase), die den späteren von SCHINDEWOLF entwickelten Begriffen ähnlich sind (vgl. ERBEN, 1990). SIMPSON wendet sich in seinem letzten Werk (1983) mit Entschiedenheit gegen den Punktualismus mit dem Hinweis, daß diese Erkenntnisse bereits in der Synthetischen Evolutionstheorie (Neodarwinismus) durch DOBZHANSKY, MAYR, SIMPSON in den USA und in Europa durch HUXLEY, RENSCH, HEBERER, ERBEN u.a. vertreten wurden. HEBERER (1959) stellte sein Konzept der „additiven Typogenese“ der Typostrophentheorie SCHINDEWOLFS gegenüber. Die Verfechter des Neodarwinismus lehnten eine sprunghafte Änderung des Genoms und jegliche Teleologie als inertes Prinzip grundsätzlich ab. Makroevolutionäre sprunghafte Muster (Saltationen - schon von TH. H. HUXLEY in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts vertreten) der Phylogenie werden danach mit Evolutionsbeschleunigung und Überlieferungsreduktion eines ansonsten graduellen Prozesses erklärbar (siehe auch MAYR, 1982). Allerdings bezieht MAYR (1998) eine positive Stellung zum Konzept des Punktualismus, ohne die neodarwinistische Position aufzugeben. Auf das Grundsätzliche verweisen auch z.B. DEVILLERS u. CHALINE (1993, S. 171) mit der Bemerkung: „At the genetic level there is thus no place for two different mechanisms“, und beziehen sich dabei ausdrücklich auf DOBZHANSKY u.a. (1977).

Ein überzeugender Beleg tachytelischer Evolutionsabläufe, ist die hohe Artbildungsgeschwindigkeit zahlreicher Barsch (Cichliden)-Spezies (ca. 750!) des ostafrikanischen Viktoriasees. Durch den Nachweis des Beginns tektonischer Bewegungen, die zur Herausbildung des Viktoriasees in den letzten 750000 Jahren führten, konnte der Beginn der Artaufspaltungen zeitlich erfaßt werden (FRYER u. ILES, 1972 in FUTUYMA, 1990). Gleichfalls Beispiel rascher und zahlreicher Artaufspaltungen sind die Microtinen, als typische Ergebnisse der pleistozän stimulierten Radiation der Nagetiere. Daß die Evolutionsabläufe großen Schwankungen in der Geschwindigkeit des Wandels unterliegen, ist seit längerem bekannt und war insbesondere seit SIMPSON (1944 u. 1953) immer wieder Gegenstand zahlreicher Untersuchungen. Evolutionsraten und Lebensdauer von Arten und Gattungen stehen in einem engen Verhältnis zueinander. Die Existenzdauer von Gattungen und Arten schwankt erheblich im Bereich zwischen wenigen Millionen Jahren und ihrem Zehnfachen (vgl. FUTUYMA, 1990). Beispielsweise wird die durchschnittliche Existenzdauer der Arten von Säugetieren nach STANLEY (1982) u.a. Quellen mit 2 bis 3 Millionen Jahren angegeben (CARROLL, 1993). Wie problematisch die Auswertung von phylogenetischen Befunden als Beleg für oder gegen den Punktualismus sein kann, ist aus der unterschiedlichen Interpretation des Fossilnachweises von Elefanten ersichtlich. Die

von MAGLIO (1973) ausgewiesene Phylogenie der Elefanten wertet STANLEY (1982) als Beweis für den Punktualismus. CARROLL (1993) sieht darin eine Fehlinterpretation und schließt auf eine Überlieferungslücke von mindestens 500000 Jahren zwischen der spätertären Gattung *Primelephas* und den Nachfolgetaxa *Loxodonta*, *Elephas* und *Mammuthus*.

Nach HALDANE (1949) wird die Evolutionsrate in der Einheit DARWIN angegeben (1 DARWIN = die Veränderung der Größe eines Merkmals um 1% in 10000 Jahren, SEDLAG u. WEINERT, 1987). Auf das unterschiedliche Evolutionstempo wird häufig unter Bezugnahme auf die bereits mehrmals aufgeführten „Lebenden Fossilien“ verwiesen. Mitunter wird auch eine Ab- oder Zunahme der Mutationsrate für die Veränderung der Evolutionsgeschwindigkeit verantwortlich gemacht.

Wie problematisch diese Ansicht ist, verdeutlichen STORCH und WELSCH (1989, S. 107): „Eine Abnahme der Mutationsrate ist unsicher; jedenfalls ist *Drosophila* mit ihrer hohen Mutationsrate, ihren 20 Generationen pro Jahr und ihrer hohen Nachkommenzahl seit dem frühen Tertiär stabiler als Elefanten mit ihrer langen Generationsdauer und geringen Nachkommenzahl. Hier bestehen noch viele offene Probleme.“ Scheinbar unterliegen diese Schwankungen keinerlei allgemein gültigen Regel.

Eines dieser offenen Probleme besteht darin, daß nur die identischen Formen wiedererkannt werden und die abgewandelten Formen durch nicht überlieferte Zwischenstufen unerkant bleiben.

Eine niedrige Evolutionsrate besagt nur, daß eine konservative Linie weiter existiert, aber es ergibt sich so keine Aussage über die divergierenden und schnell evolvierenden Linien. Ist eine Primitivform erloschen, zeigt dies für die Evolutionsderivate zwar eine besonders hohe Wandlungsrate, ergibt aber keine vergleichbare Aussage für die generelle Wandlungsfähigkeit dieser Linie. Das bedeutet, eine Gruppe mit einem als „Lebendes Fossil“ vertretenen rezenten Art wird mit einer niedrigen Evolutionsrate belegt, d.h. diese Linie ist ausgesprochen evolutionsträge, ohne daß die aus der Stammform hervorgegangenen Abkömmlinge berücksichtigt worden wären. Ist hingegen keine konservative Primitivform mehr vorhanden und werden nur die Derivate bewertet, so ist die Ausweisung einer hohen Evolutionsrate das Ergebnis. Nur ein, auf einem einheitlichen systematischen Niveau vorgenommener Vergleich kann zu einer höheren Objektivität der Aussagen führen.

Abschließend ergibt sich folgendes Bild:

Grundsätzlich kann ausgesagt werden, daß eine Diskontinuität der Überlieferung die Diskontinuität der Phylogenie vortäuscht! Diese Ansicht deckt sich z.B. mit ERBEN (1990). JAEGER (1986, S. 643) äußert sich folgendermaßen: „Durch grobe Zusammenfassungen oder falsche „Buchführung“ werden auch die angeblichen Katastrophen an der Perm/Trias- und Trias/Jura-Grenze vorgetäuscht. Die graphische Darstellung von Aussterberaten, besonders in Form von „Seismogrammen“, bewirkt allzu leicht einen erdgeschichtlichen Zeitraffereffekt, wobei die Aufmerksamkeit auf fragwürdige Kurvenspitzen und Grenzen gelenkt und der wahre stammesge-

schichtliche Ablauf bis zur Unkenntlichkeit verwischt wird.“ Auch wenn zwischenzeitlich die quantitativen Erfassungsmethoden sicherlich verbessert worden sind, lassen sich die Grundprobleme kaum beheben. Neben den subjektiven Faktoren ist die Lacunosität der fossilen Lebewelt, wie mehrmals dargelegt, die entscheidende Einschränkung für die Bewertung phylogenetischer Muster. Als Versuch einer Klassifizierung der rezenten und fossilen Kenntnis- bzw. Überlieferungslücken sei folgendes Schema vorgestellt:

Lückenhaftigkeit der Überlieferung = Lacunosität

1.Chronolacunosität (Zeitlücke)

- Funktion der Sedimentation
 - als primäre Sedimentabsens und sekundäre Sedimentdeletion (Erosion und Subduktion)

2.Traditiolacunosität (Überlieferungslücke)

- z.T. Funktion aus Chronolacunosität
 - zu unterscheiden in:
 - Diversolacuna (Überlieferungslücke der Artenvielfalt)
 - Typolacuna (Überlieferungslücke der Formenvielfalt)

3.Kognitolacunosität (Kenntnisstandslücke)

- objektive Diskrepanz der rezenten Diversität entsprechend aktuellem Artensterben und der fossilen Diversität aus nicht aufgeschlossenen Sedimenten;
- subjektive Diskrepanz (Forschungsdefizit) der rezenten Diversität entsprechend begrenztem Forschungsaufwand und der fossilen Diversität aus regionalen Forschungslücken und Bevorzugung bestimmter Fossilgruppen sowie genereller Ignorierung.

In ETTER (1994) finden sich detaillierte Angaben zum subjektiven Fossilbefund. Zu letzterem bemerkt DABER (1971, S. 437): „Die Lückenhaftigkeit einer lebensgeschichtlichen Untersuchung besteht vor allem in der geringen Anzahl von Forschern, die derartige Untersuchungen anstellen.“

Man kommt zu folgendem Schluß: So vielfältig die Prozesse der Sedimentation und die Fossilüberlieferung sind, so vielfältig sind auch die tatsächlichen und scheinbaren Aussterbeprozesse zu bewerten. Die Mehrzahl der Extinctionen unterliegen individuellen und singulären Ereignissen, die nur aus dem ökologischen Gesamtzusammenhang heraus erklärbar sind. Dies schließt einzelne globale und relativ plötzliche Extinctionereignisse nicht aus. Diese zu erkennen, bleibt jedoch nach wie vor außer-

ordentlich problematisch. Die Lacunosität täuscht in der Regel einen Hiatus im ansonsten harmonischen Wellenbild der Aussterbeabfolgen vor.

Es soll hier nicht der Eindruck entstehen, daß Aussterbeereignisse bzw. Evolutionstendenzen nicht dokumentiert werden können oder gar geleugnet werden, aber es ist offensichtlich, daß ihre quantitative Relativierung subjektiv und prinzipiell noch weit von der detaillierten Nachvollziehung der Phylogenese entfernt ist.

Wenn auch nicht prinzipiell aus dem Nichtvorhandensein von Fossilien auf ihre Nichtexistenz geschlossen wird, so bleibt aber die Gefahr der Überbetonung des Bekannten und somit die weitestgehende Ignorierung des Nichtbekannten in Form der Lücke bestehen. Das Fehlen von Belegen darf nicht als Beweis für Nichtvorhandensein gewertet werden.

Somit dient die dargelegte Skepsis gegenüber der rezenten und fossilen Quantifizierung der Diversität mit den daraus abgeleiteten Aussagen der Sensibilisierung und Standortbestimmung bei der Beurteilung der tatsächlichen Kenntnisse über den Verlauf der biologischen Evolution. Es soll somit vor zu tiefgreifenden Schlußfolgerungen bezüglich der Muster der Phylogenie und den daraus eventuell abzuleitenden gegenwärtigen Prozessinterpretationen (rezentes Artensterben - Rolle des Menschen) gewarnt werden. Etwas sarkastisch schreibt hierzu RIDLEY (1992, S. 181): „Die fossilen Überlieferungen sind also nachweisbar unvollständig. Aus diesem Grund glaube ich nicht, daß hundert Jahre paläontologischer Erforschung der Muster fossiler Überlieferungen als Test dafür benutzt werden kann, ob Evolution graduell ist oder nicht.“

Abschließend sei daran erinnert, daß CHARLES DARWIN für seine epochale Theorie (1859/1949) gerade die Lückenhaftigkeit der fossilen Urkunden als einen der wesentlichsten Beweise heranzog. Folgender Kernsatz unterstreicht seine indirekte Beweisführung (S. 326): „Wer die Voraussetzung einer Unvollständigkeit unserer geologischen Urkunden verwirft, verwirft damit meine ganze Theorie.“ Und weiter unten: „Es wird sich auf das scheinbare, oft völlig irrtümlich angenommene plötzliche Auftreten ganzer Artengruppen berufen, ...“ Hier zeigt sich auch heute noch die ganze Problematik der Mikro- und/oder Makroevolution bzw. die Diskussion um den Punktualismus.

In Analogie zum berühmten Ausspruch des englischen Philosophen WHITEHEAD, daß die gesamte abendländische Philosophiegeschichte eigentlich nur aus Fußnoten zu PLATON besteht, kann man im übertragenen Sinn sagen, daß die modernen Auffassungen von der biologischen Evolution nur Anmerkungen zu DARWIN darstellen.

6.4 Konvergenz und Typus

6.4.1 Historische Herleitung der Typusproblematik

Ein Begriff von zentraler Bedeutung in den Biowissenschaften, insbesondere in der Morphologie, Systematik und Phylogenie ist der **Typus**. **Grundsätzlich ist Typisierung eine Methodik der Ähnlichkeitsanalytik. Diese findet hauptsächlich ihren Niederschlag in der biologischen Systematik bzw. Taxonomie.** Beide Begriffe werden häufig synonym verwendet mit der Einschränkung, daß die Systematik mehr von allgemeinem Charakter ist und die Taxonomie sich mehr auf die Abgrenzung von Arten bezieht (SEDLAG u. WEINERT, 1987). Diese Begriffsdifferenzierung geht auf G. G. SIMPSON zurück, indem er vorschlug, die Taxonomie auf die traditionellen Seiten der Klassifikation zu beschränken und die Systematik als Wissenschaft von der Organismenvielfalt aufzufassen (MAYR, 1998). Die Klassifizierung folgt gemäß der traditionellen Definitionslehre nach der Regel „genus proximum differentia specifica“ (ULFIG, 1997). Der Ähnlichkeitsanalytik liegt die Gestalterkennung zugrunde. Die Beschreibung und Funktionsdeutung ist Gegenstand der **Morphologie** als biowissenschaftliche Basisdisziplin (STEINER, 1977). Erst auf dieser Grundlage kann eine Typisierung nach unterschiedlichen Gesichtspunkten vorgenommen werden.

Auf die offene Problemlage bezüglich der grundsätzlichen Gestaltwerdung (Morphogenese) und der Genkontrollmechanismen für die Zelldifferenzierung verweisen RENSING u. DEUTSCH (1993). Die aktuellen Erkenntnisse über die Zentralfunktion der HOX-Gene dürften für die Aufklärung morphogenetischer Prozesse von entscheidender Bedeutung sein. Die Experimente mit genmanipulierten *Drosophila* zur Wirkungsweise des spezifischen Augengens (KLEIN, 1998) erinnern stark an GOLDSCHMIDTs (1940) geforderten Bauplan- oder Systemmutationen, die zu sogenannten „hopeful monsters“ führen sollen.

REMANE (1956, S. 132) interpretiert den Typusbegriff folgendermaßen: „Der Typus ist seinem Wesen nach Ausdruck einer begrifflichen oder ideell geschauten Einheit, die eine Vielzahl in sich verschiedener Wesen umspannt. Als solche ist er niemals durch eine Einzelart oder ein Einzelwesen darstellbar.“ Eine der Wurzeln der Typusproblematik sieht REMANE bei GOETHE (1796): „Das Einzelne kann kein Muster vom Ganzen sein, und so dürfen wir das Muster für alle nicht im Einzelnen suchen“ (zitiert in REMANE, 1956, S. 132). Deutlicher erfaßt GOETHE diesen Wesensinhalt in der von ihm begründeten Morphologie, in Beziehung zu seiner ideell geschauten Urpflanze, mit dem vielzitierten Satz: „Alle Gestalten sind ähnlich, und keine gleicht der anderen, und so deutet das Chor auf ein geheimes Gesetz“ (hier aus v. BERTA-

LANFFY, 1951, S. 241). Entsprechend dieser Sichtweisen GOETHEs kommt RIEDL (1980) zu der Aussage, daß GOETHE als erster die Tiefe des Typus-Theorems gesehen hat. Diese später als Idealistische Morphologie bezeichnete Richtung der Typusauffassung, in Verbindung mit den Anfang des 19. Jahrhunderts gepflegten ganzheitlichen Betrachtungsweisen entsprach dem Wunsch, die hinter der Vielfalt stehende Einheit als Typus oder Bauplan zu erkennen. Auf das Mißverständnis, das in der Folgezeit auf GOETHEs, von ihm als esoterisches Prinzip bezeichnetes Ursachensystem von Typen zurückgeht, weist RIEDL (1984) hin. Er sieht, im Gegensatz zu den Interpreten GOETHEs, in dieser Esoterik ein systemimmanentes Prinzip, das gegenwärtig durch die Erkenntnis der Selbstorganisationsprozesse der Evolution seine Bestätigung findet. Für RIEDL verbirgt sich hinter GOETHEs Typusbegriff kein transzendentes, erfahrungsjenseitiges Prinzip, sondern ein exoterischer Anspruch hinsichtlich der Deutung von Ähnlichkeiten mit ihren abgestuften Wandlungen.

In die vordarwinistische Phase der naturphilosophischen Diskussion fällt auch die Formulierung der Wirbel-Theorie des Schädels durch OKEN und GOETHE, in der das Cranium von den Wirbeln direkt hergeleitet wurde. Heute wird nur die Hinterhauptregion (Occipitalbereich) als Derivat der Wirbel angesehen und daher als Neocranium bezeichnet und dem eigentlichen „Paläo“-cranium gegenübergestellt (KÄMPFE u.a., 1966). Die Gipfelung der ganzheitlichen Ansichten wird im berühmten Akademiestreit von 1830 zwischen CUVIER und GEOFFRY ST. HILAIRE offensichtlich. Grundsätzlich stand dabei die Typenkonstanz versus Variabilität zur Disputation. Während CUVIER an vier voneinander grundsätzlich getrennten animalischen Grundtypen festhielt, versuchte ST. HILAIRE einen aus dem anderen herzuleiten (ZIMMERMANN, 1967). Ein Versuch, der damals mißlang und den embryonal angelegten Entwicklungsgedanken zurückdrängte.

Die Auseinandersetzungen um den biologischen Typus ist verschiedentlich als Vorphase und Wegbereitung des Evolutionsgedankens gewertet worden, wobei CUVIER als Vertreter des „biologischen Fixismus“ und Katastrophismus zwar eine konservative Haltung einnahm, aber die notwendige Herausarbeitung der naturwissenschaftlichen Spezialisierung und Methodologisierung, z. B. mit seinem Korrelationsgesetz, wesentlich vorantrieb. Weder GOETHE, noch BELON, BUFFON, ST. HILAIRE, OKEN oder OWEN können als Evolutionisten bezeichnet werden (vgl. ROGER, 1965). Ihnen kam es darauf an, die aristotelische Ähnlichkeitsabstufung durch die Betrachtung von Homologien zu präzisieren, und in allgemeine Beziehungen zur Zweckmäßigkeit und zum Telos, in der sich Gott als prima causa offenbart, zu setzen.

Die Auffassung vom **Typus als** Erscheinung oder Idee, als etwas **Reales oder Abstraktes** zieht sich durch die gesamte wissenschaftshistorische Diskussion und dürfte seine Wurzeln in der Ideenlehre PLATONS und im scholastischen Universalienstreit des Mittelalters finden. Methodisches Auflösen von Phänomenen und Prozessen wurde in der Scholastik gemäß dem Kernstück der aristotelischen Logik - dem syllogistischen Schluß - vorgenommen (ULFIG, 1997). So ergibt sich z.B. die Aussage des dritten Satzes (conclusio) „der Mensch ist ein Säugetier“ aus dem ersten Satz (praemissa maior) „alle Tiere mit Haaren sind Säugetiere“ und dem zweiten Satz (praemissa minor) „der Mensch hat Haare“. Eine gegenteilige Falsifizierung wäre „viele Insekten können fliegen, aber haben keine Knochen“ - „viele Vögel können fliegen und haben ein Skelett“ - „Vögel sind trotz Flugfähigkeit keine Insekten“. Eine andere Conclusion des gleichen Sachverhaltes ergibt sich aus einer Verifikation: „alle Tiere mit Flügeln sind flugfähig“ - „viele Insekten und Vögel haben Flügel“ - „viele Insekten und Vögel sind flugfähig“. Während die Falsifizierung, die unterschiedliche Stellung in diesen Fällen unterstreicht (Homologiefindung), betont die Verifizierung die analoge morphologische Ähnlichkeit (Konvergenz), die sich aus der Eroberung des gleichen Lebensraumes ergibt. Für diese logischen Formulierungen sind Begriffsdefinitionen und ihre Verhältnismäßigkeit zueinander, sowie ihre Hierarchien von entscheidender Bedeutung. Das gerade ein bestehender Mangel an axiomatischen Definitionen typisch für philosophische Fragestellungen und Problemlösungen, im Gegensatz zu den Naturwissenschaften, ist und dadurch zu häufigen Mißverständnissen führt, legt MAYR (1998) offen.

Im 6. Jahrhundert formulierte der Neuplatoniker BOETHIUS die Frage nach der Wirklichkeit der Allgemeinbegriffe (Universalien). Während beim „Vater der Scholastik“ ANSELM v. CANTERBURY im 11. Jahrhundert noch der auf AUGUSTINUS fußende Gottesbeweis als ontologisches Argument im Vordergrund stand (GRABMANN, 1921) spaltete die Universalienfrage in der Folgezeit die Scholastik in zwei teilweise unversöhnliche Lager. Die Realisten, insbesondere in der Frühscholastik mit ihren bedeutendsten Vertretern ANSELM v. CANTERBURY und WILHELM v. CHAMPEAUX sprachen dem Allgemeinen eine höhere Wirklichkeit zu als dem Einzelnen (unitas ante rem). Dem gegenüber vertraten die Nominalisten (z.B. ROSCELIN v. COMPIÈGNE) die Ansicht, daß die Einzeldinge real existent sind und sich das Allgemeine lediglich abstrakt darstellt (unitas post rem). PETER ABAELARD nimmt eine vermittelnde Stellung in Form einer Synthese beider Standpunkte ein. Der Einfluß der Scholastik auf das naturwissenschaftliche Denken, wenn auch mit vielen spekulativen Elementen, kommt im Wirken von ALBERTUS MAGNUS im 13. Jahrhundert deutlich zum Ausdruck (THENIUS u. VÁVRA, 1996). Ähnlich wie ARISTOTELES deutete er Fossilien noch als durch eine virtus formativa gebildete Erscheinung (KUHN-SCHNYDER, 1967). Erst die Renaissance konnte mit LEONARDO DA VINCI an die antiken Erkenntnisse eines XENOPHANES, EMPEDOKLES und HE-

RODOT über die wahre Natur der Fossilien anknüpfen. Die auf ARISTOTELES fußende Naturerfahrung hat ALBERTUS MAGNUS an seinen bedeutendsten Schüler THOMAS v. AQUINO weitergegeben und wurde somit zu einer der Grundlagen für die neuzeitliche Naturerkenntnis. Parallel dazu blieb die mehr konservative Sicht der Dinge in der Mystik BERNHARD v. CLAIRVAUXs befangen. In einer tiefgreifenden Analyse sieht VOIGT (1973) unter Bezugnahme auf MAYR (1968) gleichfalls eine Beziehung zwischen der Typusproblematik und dem Universalienstreit.

In dem philosophischen Beziehungsfeld zwischen Allgemeinem und Besonderem befindet sich die biologische Typusproblematik und ist somit von erheblicher erkenntnistheoretischer Bedeutung. Tiefergehende Betrachtungen über das Verhältnis von Philosophie und naturwissenschaftlicher Erkenntnis, insbesondere zur biologischen Evolution sind ZIMMERMANN (1967), RIEDL (1980) und MAYR (1998) zu entnehmen. Bei der philosophischen Aufbereitung naturwissenschaftlicher Problematik sollte bedacht werden, daß diese quantitative (mathematische) Lösungswege analytisch zum Ziel hat und jene einer rein qualitativen (kategorialen) Herangehensweise verpflichtet ist.

Ohne diesen Exkurs auszuweiten, gewinnt man aber den Eindruck, daß der ideell gesehenen **Archetypus** bei OWEN und auch in GOETHEs „Urpflanze“ abstrakt oder real, d.h. nominalistisch oder realistisch zu sehen ist. Ist der Archetypus eine Extraktion der allgemein verbindenden Merkmale, z.B. aller Säugetiere, bleibt er abstrakt. Führt er hingegen zur Belegung der phylogenetischen Ahnen ist diese Form des Archetypus real. Diese letztere Auffassung wurde bei den vordarwinistischen Evolutionisten G. B. DE LAMARCK und ERASMUS DARWIN, fußend auf den Anschauungen BUFFONs und ST. HILAIREs, zur programmatischen, d.h. zu realisierenden Idee.

Die durch LAMARCK angewandte Hypothese der Vererbung erworbener Eigenschaften auf stammesgeschichtliche Abläufe wurde erst durch CHARLES DARWIN überwunden. Allerdings operierte auch DARWIN gelegentlich mit Vorstellungen der Vererbung erworbener Eigenschaften, worauf u.a. LANGE (1971) hinweist. Die Lamarcksche Position kann auch als eine Übertragung der in seiner Zeit noch nachwirkenden Präformationstheorie gewertet werden unter dem Aspekt, daß Stammformen mit einem orthogenetischen Potential hinsichtlich der evolutionären Endformen ausgestattet waren. Um sich des damals mit dem präformistischen Sujets behafteten Terminus Evolution zu enthalten, verwendete DARWIN dafür den Begriff **Deszendenz** (KÄMPFE u.a., 1985). Unter Paläontologen, insbesondere Wirbeltierpaläontologen, wirkte die Vorstellung von der Orthogenese bis in das 20. Jahrhundert hinein.

Ein Hauptvertreter dieser Richtung ist H. F. OSBORN, der die zielgerichtete Evolution mit seiner Aristogenese belegen wollte, die er aus Untersuchungen an fossilen Titanotherien und Rüsseltieren herleitete. Die progressive allometrische Ausbildung der Schädelprotuberanzen in der phylogenetischen Linie der Titanotherien von *Eotitanops* bis *Brontotherium* im Alttertiär Nordamerikas ist mit einer Größenzunahme gekoppelt (u.a. FUTUYMA, 1990). Auch die Auffassungen bezüglich der Überspezialisierung von Organen gehören in diesen Begriffskonsens. Erst durch SIMPSON wird der finalistische Begriff der Orthogenese durch den Vorgang der langzeitwirkenden Orthoselektion ersetzt. In der neueren Literatur werden derartige Tendenzen allgemein als phylogenetischer Trend bezeichnet (FUTUYMA, 1990) (s. Kap. 6.1.1).

Zu welchen Problemen und Vorurteilen eine auf einen evolutionären Endpunkt - die Betonung liegt auf einen - ausgerichtete Interpretation führt, legt GOULD (1998) am Beispiel der Pferde dar. Der heutige Einhufer stellt nach dieser Auffassung lediglich einen marginalen Ast des ehemaligen wesentlich vielfältigeren Zweiges der Equidae dar. Die subjektive Fixierung auf die rezente Gattung *Equus* und ihrer wenigen Verwandten (*Hemionis*, *Asinus* und *Hippotigris*) verwischt das tatsächliche Muster des phylogenetischen Ablaufes. Wenn der Einhufer dabei noch einen logischen evolutionären Endpunkt darstellt, so ist ergänzend zur Gouldschen Auffassung, am Beispiel der Phylogenie der Elefanten dieser Umstand noch extremer zu werten. Auch die Restarten *Loxodonta africana* und *Elephas indicus* sind nur kümmerliche Überbleibsel der jungtertiären und pleistozänen Vielfalt. Vollzieht man die Entwicklung von den ancestralen Frühformen (z.B. *Moeritherium*) bis zur logischen und auch tatsächlichen Endform nach, erscheint das Wollhaarmammut (*Mammuthus primigenius*), bezüglich der Schmelzlamellen in den Backenzähnen und extremer Stoßzahnausbildung an diesem Endpunkt. Jedoch ist diese Art noch vor dem etwas primitiveren *Elephas indicus* und der noch ursprünglicheren Art *Loxodonta africana* ausgestorben. Das würde, auf die Pferde übertragen bedeuten, daß der Einhufer Ende Pleistozän ausstarb (was in Nordamerika tatsächlich der Fall war) und dreizehige Hipparionen überlebt hätten. Von dieser letzten gedachten Möglichkeit trennen uns nur 1-2 Millionen Jahre Erdgeschichte. Daß dies aber nicht der Fall ist, ist eigentlich nur Zufall, aber nicht absolute Notwendigkeit, trotz des vielbeschworenen Selektionsvorteils des Einhufers.

6.4.2 Begrifflichkeit des Typus

Die moderne Typusauffassung, die seit REMANE (1956) in enger Verbindung zum Homologiebegriff steht, war wiederholt Gegenstand verschiedenster Betrachtungen (z.B. VOIGT, 1973). Neben dem **Nomenklatorischen Typus**, der als Muster (Belegstück) im Sinne eines Standards in verschiedenen Bedeutungsabstufungen (Holotypus, Lectotypus, Neotypus) für die Determination von Arten u.a. Taxa große praktische Bedeutung in der Systematik besitzt (SEDLAG u. WEINERT, 1987), sind es folgende, im wesentlichen morphologische Typusauffassungen, die hier genannt und als **Morphotypen** bezeichnet werden sollen. Entsprechend des oben angeführten Zitates von REMANE besteht das Wesen der Typisierung, in der Ordnung und Katalogisierung der Lebensvielfalt. Typisierung ist Diskretisierung des Merkmalkomplexes der Trinität Form-Funktion-Umwelt. Einerseits stellen Typen das verbindende Gemeinsame verwandter Taxa heraus, andererseits sind Typen Erscheinungsformen ähnlicher bis gleicher Lebensäußerung. Das bedeutet, daß einerseits der Typus phylogenetische Einheit offenbart und andererseits ökologisch ähnliche Formen, die auf Konvergenz beruhen, miteinander vereinigt. Im ersten Fall wird dieser Typus als **Bauplantypus** bezeichnet (vgl. VOIGT, 1973, SIEWING, 1980 und STORCH u. WELSCH, 1989), wobei REMANE (1956) noch zwischen diagrammatischen-, generalisierten- und Zentral-Typ unterscheidet. Streng genommen ist diese Typusfindung eine methodische Vorgehensweise der Systematik und erschließt über die Ähnlichkeiten durch Homologiefindung die phylogenetischen Beziehungen. REMANE (1956) verwendet außerdem den Begriff Systematischer Typus, der nicht mit dem Nomenklatorischen Typus zu verwechseln ist. VOIGT (1973) verwendete statt dessen die Bezeichnung Taxonomischer Typus. Der durch VOIGT kritisierte Standpunkt REMANES (1956), der in der Gleichsetzung von Bauplantypus und Systematischen (= Taxonomischen) Typus besteht, entspringt einer überspitzten Typusauffassung. Auf die Gefahren des ausschließlichen typologischen Denkens in der systematischen Klassifikation mittels diskreter Kategorisierung weist allerdings FUTUYMA (1990) unter Bezugnahme auf MAYR (1963) hin.

Ergänzend sei darauf verwiesen, daß in der Genetik die sehr praktikablen Begriffe Genotypus und Phänotypus Anwendung finden. Während der Genotypus die Gesamtheit der genetischen Informationen, die ein Genom enthält, charakterisiert, entspricht der Phänotypus, als Reaktionsnormierung auf die genetische Vorgabe ent-

sprechend den Umwelteinflüssen im weitesten Sinne dem Morphotypus. MAYR (1975, S. 173) macht folgende Aussage: „**Man kann sagen, daß das Gen die Einheit der Vererbung ist, das Individuum die Einheit der Selektion und die biologische Art die Einheit der Evolution ist.**“ Im Genotyp sieht er die Gebrauchsanweisung (blueprint) für den Aufbau des Phänotyps und schließlich (1998) in der Polarität von Genotyp und Phänotyp, den für das Leben typischen Dualismus.

Der Bauplantypus ergibt sich aus der Subtraktion der speziellen Merkmale verschiedener Formen und reduziert sie auf das größtmögliche Gemeinsame. Bleibt z.B. nach Abzug aller speziellen Merkmale der einzelnen Säugerarten der Merkmalskomplex Skelett, Vierfüßigkeit, Haare, Warmblütigkeit, Milchsekretion und entwickelter Neocortex übrig, ergibt sich somit der Typus der Mammalia. Bei der weiteren Merkmalsreduktion innerhalb der Tetrapoden führen die verbleibenden Merkmale Skelett und Vierfüßigkeit zum Typus der Landwirbeltiere. Eine derartige Typenauffassung der verschiedenen Bauplanfindungen, ist deckungsgleich mit der angestrebten phylogenetischen Systematik. Ein nicht sicheres Erkennen phylogenetischer Beziehungen und daraus hergeleiteter hypothetischer Typisierung führt zur künstlichen Systematisierung, die zwar eine immer größer werdende Annäherung an die tatsächlichen Verhältnisse aufweist, aber dennoch ein Torso bleiben muß. In der taxonomischen Praxis ist jede Systematik streng genommen eine künstliche, wobei die graduelle Annäherung an die phylogenetischen Verhältnisse zu einer erhöhten Objektivität führt. Mit dem Ziel der weitestgehenden Objektivität wurden verschiedene Wege beschritten bzw. Methoden vorgeschlagen. Auf die aktuelle Bedeutung der Hennigischen Kladistik (vgl. Kap. 6.1.1), mit der Aushaltung von Plesiomorphien und Apomorphien für eine konsequente phylogenetische Analyse in Form entsprechender Dendrogramme, sei hier nur kurz verwiesen, ohne damit eine Wertung vornehmen zu wollen. Die spezifische Terminologie hierzu ist beispielsweise SEDLAG u. WEINERT (1987) zu entnehmen. Auch die unterschiedlichsten Versuche numerischer Klassifikationen gehören hierzu, die aber alle gewissen Einschränkungen unterliegen. Welche großartigen Möglichkeiten die kladistische Analyse für die Aufdeckung von Lacunositäten bietet, ist am Beispiel der Pferdeerhaltung des Jungtertiärs aus einer Darstellung MACFADDENS (1986, in GOULD, 1998) zu entnehmen.

Gleichfalls bei REMANE wird der **Lebensformtypus** herausgestellt, der der zweiten weiter oben dargelegten Typusauffassung entspricht und hier Gegenstand weiterer Betrachtungen sein soll. Die Übereinstimmung in komplexen gleichartigen Strukturen

bei nicht verwandten Organismenarten, als Reflexion gleicher Lebensweise wird als **Strukturtyp** bezeichnet (SCHAEFER, 1992 u. LESER, u.a., 1993).

Weitestgehend sind Lebensform- und Strukturtyp identisch. RIEDL (1980) verwendet hierfür den Begriff Funktions-Analogien. Zu dieser Ausweisung eines spezifischen Strukturtyps gehören nach TISCHLER (1979) die Art des Substanzerwerbes (chemo-autotroph, photo-autotroph, heterotroph), der Bewegung, der Selbstbehauptung (Angriff, Abwehr, Toleranz) und der Arterhaltung (Sexualität, Fürsorge für Nachkommen, Soziabilität).

Bei Beschränkung der strukturtypischen Ähnlichkeit auf die äußere Erscheinungsform soll folgender hier geprägter Begriff zur besseren terminologischen Abgrenzung Verwendung finden. Abgeleitet von „habitus“ soll dieser mit dem Begriff **Habitotypus** belegt und dem als **Konstruktotypus** zu bezeichnenden Bauplantypus gegenübergestellt werden (Abb. 45). Der Begriff Konstruktotypus ist RIEPPEL (1992) entlehnt, der ihn als Konstruktionstyp bezeichnet. Die Differenzierung des Habitotypus aus dem Konsens des Strukturtypus heraus erscheint hinsichtlich der Analysen von Konstruktionsmorphologien fossiler Reste notwendig. In der Regel lassen sich nur begrenzt autökologische Beziehungen durch paläoökologische Analysen sicher ausweisen. Die Erschließung der äußeren Gestalt ist dabei eine der vorrangigen Ziele und häufig auch einzige Möglichkeit der Fossilanalyse.

Hingegen muß die Vielfalt der autökologischen und auch synökologischen Beziehungen der Betrachtung verschlossen bzw. nur hypothetisch erfaßbar bleiben (s. Kap. 6.3.1.1).

Somit begegnet uns im Habitotypus der fossilen Formen eine eingeschränkte strukturtypische Erscheinung, die bei den Lebendformen mehr als die äußere Gestalt und einige augenscheinliche morphologische Merkmale enthält.

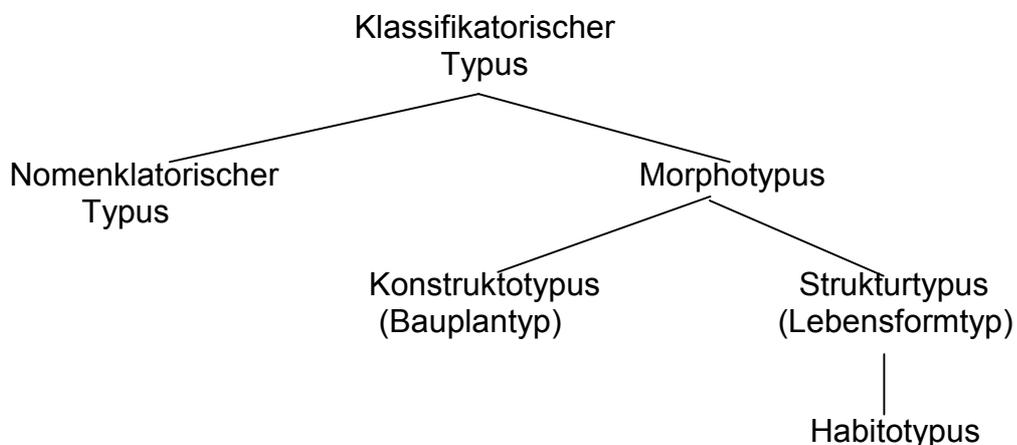


Abb. 45: Hierarchische Klassifikation der hier entwickelten Vorstellungen von den einzelnen biologischen Typen

Beide diametral zu sehenden Typusformen (Konstrukto- und Strukturtypus bzw. Habitus), die allerdings bei einer differenzierten Betrachtung auch durch Zwischenglieder verbunden sind, entsprechen der im Kapitel 6.3.1.1 herausgestellten Gouldschen disparity. GOULD (1994) versteht darunter aber nur die Verschiedenartigkeit der anatomischen Baupläne und erfaßt somit die Vielfalt der Typen i.e.S. (Bauplantypen = Konstruktotypen). Wenn entsprechend des taxonomischen Ranges, auf Stammes-, Klassen-, Ordnungs-, Familien- und Gattungsebenen Konstruktotypen abstrahiert werden, ist es folgerichtig, daß im Extremfall einzelne Arten durch einen Typus repräsentiert werden. Hier schließt sich der Kreis, indem eine durch einen singulären Bauplan typisierte Art mit einem Nomenklatorischen Typus belegt ist. Auf dieser Ebene wird die Artdiversität identisch mit der Disparität der verschiedenen Konstruktotypen auf Artebene.

6.4.3 Lebensform und Konvergenz

6.4.3.1 Morphologische Grundformen

Die Bedeutung der Erfassung von **Lebensformtypen** (Strukturtypen) wird aus der in LEHMANN (1986, S. 203) auf REMANE zurückgehenden Definition offensichtlich: „**Lebensformtyp, eine Gruppe von Arten oder Gattungen, die im Zusammenhang mit einer gleichartigen Lebensweise (z.B. Substratfresser oder Xerophyten) gemeinsame strukturelle Charaktere besitzen, deren Analyse Schlüsse auf Lebensweise und Lebensraum erlaubt.**“ Es ergibt sich somit die Beziehungstrinität **Lebensraum - Lebensweise - Lebensform**. Noch allgemeiner drückt ERBEN (1975) diese Beziehung mit der Begriffsverbindung Umwelt - Funktion - Form aus. Nach TISCHLER (1979, S. 19) wird das Diametrale von Bauplan und Lebensform offensichtlich: „Die Einteilung der Organismen geschieht aufgrund analoger funktionaler Ähnlichkeiten“ (→ Strukturtypus) „während das natürliche phylogenetische System auf homologen, verwandtschaftlichen Übereinstimmungen beruht“ (→ Konstruktotypus). Ursprünglich wurden die Begriffe analog und homolog synonym verwendet. Erst OWEN nahm hier Anfang des 19. Jahrhunderts eine klare begriffliche Trennung vor.

Die limitierenden Umweltfaktoren bedingen die Begrenzung an adaptiven Realisierungen. Die **ökologische Lizenz** führt zur Besetzung der **ökologischen Nische**, der

faktisch die Rolle als „Planstelle der Natur“ zufällt. Wie eng die Beziehung zwischen Organismus und Umwelt wirklich ist, und wie unmittelbar das darwinistische Prinzip der Selektion formbildend wirkt, ist weiterhin Gegenstand unterschiedlicher Anschauungen. Entspricht der „Guß“ absolut der „Gußform“ oder sind für den „Guß“ (die angepaßte Lebensform) Freiheitsgrade gegenüber der „Gußform“ (ökologische Nische) vorhanden? Die letztere Auffassung entspricht z.B. der Ansicht von GOULD (1994), der dem Zufall neben der Selektion in der Phylogenese eine große Rolle zubilligt. Auffallend ist auch die Tatsache, daß bei relativ konstanter Morphologie vieler Lebensformen eine große Plastizität der Lebensweise gegenüber sich ändernden Lebensräumen besteht - z.B. afrikanische Cichliden (WESSON, 1991, CARROLL, 1997). Allerdings dürfte dieser Zustand typisch für eine beginnende Divergenz hinsichtlich ihrer zu erwartenden Endstadien sein. Hier ist das zu betrachtende evolutionäre Niveau und die verflossene Artbildungszeit entscheidend für die Beurteilung.

Ob Strukturen und Funktionen ohne adaptiven Wert existieren, wie WESSON (1991) darlegt, scheint fragwürdig. Zumindest ist das bei ihm angeführte Beispiel von *Tyrannosaurus rex* mit angeblich adaptiv unzureichenden Vorderbeinen und hinderlich langem, dicken Schwanz für eine carnivore Lebensweise nicht einleuchtend. Wäre diese Form nicht so gut als wahrscheinlicher Aasfresser angepaßt, hätte sie nicht Millionen von Jahre überlebt. Andererseits können marginale Merkmale im „Schutz“ dominanter, die Lebensäußerungen beherrschenden, Merkmale existieren ohne denkbaren oder - was wahrscheinlicher ist - nicht nachgewiesenen Selektionsvorteil. Hierzu sei auf die schon behandelten Rudimente verwiesen (Kap. 6.1.1). Eine derartige hierarchische Merkmalskoppelung ist sicherlich durchaus häufig. Die Abwägung der verschiedenen Standpunkte ist wichtig für die Frage nach der Zuverlässigkeit und aktualistisch zu interpretierenden Aussagefähigkeit der fossilen Reste für die Rekonstruktion der Paläo-Umwelt.

Eine ähnlich gestaltete Gruppe von Arten oder Gattungen braucht nicht untereinander phylogenetisch verwandt sein und ist es häufig auch nicht. Der grundsätzliche und augenscheinliche strukturelle Charakter liegt in der morphologischen Gestaltähnlichkeit. Diese analogen Ähnlichkeiten führten im Verlauf der Phylogenese zu einer Vielfalt konvergenter evolutionärer Endzustände. Eines der bekanntesten Beispiele ist die erreichte Torpedoform bei Fischen i.w.S., Ichthyosauriern und Walen (vgl. Kap. 6.4.3.2). Die enge Verknüpfung der Begriffe Lebensformtyp, Analogie und Konvergenz sind u.a. SCHAEFER (1992) zu entnehmen. Es ist aber nicht so, daß gleiche ökologische Nischen nur einem Habotypus entsprechen. Zur Realisierung der optimalen Adaption an einen Lebensraum werden häufig verschiedene Gestaltungsstrategien entwickelt, z.B. Kakteen und *Welwitschia* (WESSON, 1991). **Wenn auch ein Lebensraum verschiedene Lebensformen hervorbringt, so entspricht**

aber ein Habitotypus nur einem spezifischen Habitat. Die Lebensformvielfalt ist eine Funktion der Lebensraumvielfalt.

Grundsätzlich ergibt sich, daß Homologien der Typusfindung von phylogenetisch miteinander verbundenen Gliedern eines Bauplans dienen und Analogien der Typusfindung von phylogenetisch verschiedenen Formen dienen, die einen ähnlichen bis identischen Lebensraum bewohnen und sich in einer einheitlichen Lebensform darstellen. Das heißt, identifizieren wir den zuletzt genannten Typus, den Habitotypus, offenbart sich uns der Lebensraum mit dem ökologischen Geflecht.

MÜLLER (1980, S. 123) charakterisiert dieses Verhältnis wie folgt: „Lebensformen sind die ökologische Antwort eines lebendigen Systems auf die Herausforderung seiner Umwelt.“ Allerdings wird hier mehr der individualisierte Umwelthanpassungskomplex bzgl. pflanzlicher Lebensformtypen verstanden.

Eine Systematisierung pflanzlicher Lebensformen ist bereits zu Beginn des 20. Jahrhunderts durch RAUNKIAER und später durch SCHMITHÜSEN (1968) vorgenommen worden (vgl. MÜLLER, 1980). Die Differenzierung in 5 Großgruppen zu 30 verschiedenen Lebensformen bzw. 30 Wuchsformenklassen basiert auf der Art der Knospenposition, dem Gesamthabitus und der Stellung im Ökosystem. Die Beschreibung nach dem Gesamthabitus, z.B. Sukkulente, entspricht dem hier definierten Habitotypus. Die durch Umweltfaktoren bestimmten Pflanzengestalten werden nach ihrer Wirkung in Hygro-, Xero-, Photo- und Thermomorphose unterteilt (vgl. SEDLAG u. WEINERT, 1987).

Eine vergleichbare Klassifizierung der tierischen Lebensformen liegt nur in Ansätzen exemplarisch vor! Zu nennen sind der schon erwähnte Torpedotyp wasserlebender Wirbeltiere und der Busch- bzw. Baumtyp vorrangig mariner Invertebraten (Hydrozoen-Polypen, Bryozoen, Seeanemonen, viele Ringelwürmer, Crinoiden u.a.) (ERBEN, 1975).

RIEDL (1980) bezeichnet die konvergenten Ähnlichkeiten, wie bereits genannt, als Funktions-Analogien und sieht im speziellen Fall der Wirbeltiere ihre disperse Verteilung im harmonischen Feld der allgemeinen Ähnlichkeiten. Die **Konvergenz** drückt sich in folgendem Befund aus (S. 137): „... je weiter ihre Repräsentanten im gemeinsamen Ähnlichkeitsfeld auseinander liegen, um so ähnlicher werden sie sich hinsichtlich des speziell betrachteten Merkmals. So sind die hochentwickelten Haie, Schwimmsaurier und Delphine einander in der Stromlinienform ungleich ähnlicher als ihre jeweiligen Ahnen, die urtümlichen Fische, Reptilien und Säuger.“

Eine direkte phylogenetische Herleitung der Walartigen, über Ichthyosaurier von Fischen und Fischartigen (Haien), wie sie STEINMANN Anfang des 20. Jahrhunderts postulierte und von ABEL (1929) scharf kritisiert wurde, ist natürlich abzulehnen. Auch Vorstellungen nach dem Muster der „Morphogenetischen Felder“ SHELDRA-

KEs ergeben kaum eine plausible Erklärung der Begrenzung analoger Formenvielfalt. Es bleibt hierfür nach wie vor nur das Wirken der Selektion als Erklärungsplattform bestehen.

Abstrahiert man die verschiedenen pflanzlichen und tierischen Lebensformen, ergeben sich folgende geometrische Grundmuster. Grundprinzip ist die allgegenwärtige **Symmetrie**, die ihre Hauptursache in den statischen Erfordernissen und energetischen Abläufen geophysikalischer Basisphänomene findet. Allerdings tritt beispielsweise in Form der Amöben eine spezifische **Asymmetrie** auf, die aber die Ausnahme bleibt (HANSON, 1965) und sich bei der Ausbildung von Gehäusen in symmetrische Strukturen formt - z.B. *Arcella* (MARGULIS u. SCHWARTZ, 1989). Bei einer weiteren Reduktion der symmetrischen Formenvielfalt, d.h. einer Extraktion des „Allgemeinen“ aus dem „Besonderen“, ergeben sich geometrische Grundgebilde. Diese symmetrischen Grundformen lassen sich in Beziehung zu geometrischen Paradigmen folgendermaßen einteilen:

- Kugelsymmetrie (sphärische Symmetrie) → Kugel;
- Radialsymmetrie (wirtelige Symmetrie) → Kegel (vertikal) und Zylinder (vertikal);
- Bilateralsymmetrie → Zylinder (horizontal mit Seitenfixierung).

Diese paradigmatische Reduktion kann aber nur eine grobe verallgemeinernde Veranschaulichung sein, die die Gefahr in sich birgt, die vielfältigen Anpassungsstrategien in ihrer morphologischen Ausbildung zu verwischen.

Im Zusammenhang mit gefügekundlichen Betrachtungen geologischer Körper hat SANDER (1948) grundsätzliche Verallgemeinerungen symmetrischer Erscheinungen vorgenommen. Dabei hat er auf die Beziehungen zwischen anorganischen Körpern und Organismen in ihrem Verhältnis von Symmetrie zu Morphologie hingewiesen.

Die gravimetrischen und sonstigen physikalischen Parameter gestatten nur eine begrenzte Auswahl der Grundformen. Das bedeutet, daß der Zufall zur Formenbildung und allgemein in der Natur an vorgegebene Strukturen gebunden ist (vgl. SIMPSON, 1968).

Sehr treffend ist diesbezüglich ein Vergleich, den der Chemiker CALVIN Anfang der 60er Jahre vorgenommen hat (in JENSSEN, 1985, S. 103): „Läßt man einen Stoß Spielkarten zu Boden flattern, so werden sie dort zwar in Unordnung ankommen, aber alle auf der flachen Seite liegen bleiben. Die räumliche Struktur der Spielkarten und des ebenen Bodens schränkt also die realen Möglichkeiten einer zufälligen Unordnung zahlenmäßig bereits erheblich ein.“

Kugelsymmetrisch sind viele Einzeller, z.B. Coccolithophoriden und Volvox. Dagegen ist die **Radialsymmetrie** die Grundform, man könnte auch vom Generaltypus sprechen, der terrestrischen Pflanzen, aber auch vieler Invertebraten (Porifera, die

meisten Coelenterata, einige Echinodermaten u.a.). Dieser Typ repräsentiert im Gegensatz zur Vagilität der kugelsymmetrischen Formen die Sessilität, wobei Pflanzen mehr einer Kegelform zuneigen (hauptsächlich die primitiveren Koniferen) und die radialsymmetrischen Tiere dem Zylinder entsprechen. Wenn der sessile Zylindertyp in eine Vagilität überführt wird, ergibt sich die **Bilateralsymmetrie** der überwiegenden Mehrzahl tierischer Formen.

Beim Versuch, diese „Generaltypen“ den Großlebensräumen zuzuordnen, zeigt sich, daß die Asymmetrie und die Kugelsymmetrie rein aquatisch verbreitet ist, zumindest auf Individualebene aber nicht auf Organebene. Die kegelförmige Radialsymmetrie ist typisch für terrestrische Lebensräume. Hingegen ist die Zylinderform der sessilen Tiere ausschließlich aquatisch.

Daß es keine terrestrischen sessilen Tiere gibt, die dann auch eine zylindrische Radialsymmetrie besäßen, ist natürlich in der Untersättigung der Atmosphäre an organischen Stoffen gegenüber der Hydrosphäre zu sehen. In einem sehr weit gefaßten Sinn können die Pilze als Realisierung des Typus der sessilen heterotrophen terrestrischen Organismen gesehen werden. Nach MAYR (1998) stehen sie als eigenständiges Organismenreich den Tieren näher als den Pflanzen, nur das sie ähnlich den Pflanzen ihre Nährstoffe ausschließlich aus dem Boden beziehen. Dieses letzte Merkmal ist jedoch gleichfalls vielen tierischen Bodenbewohnern eigen. Andererseits brächte eine Vagilität der Landpflanzen offensichtlich keinen Selektionsvorteil, wobei die erhöhten Energieaufwendungen dieses auch nicht zulassen. Die Fähigkeit einiger Bäume, z.B. Birken, die nach einem Umstürzen die Krone in einen Wurzelstock umwandeln können und umgekehrt, kann nur im übertragenen Sinn als Standortverlagerung unter Streß gewertet werden. Hierzu gehört auch das sogenannte Wurzelziehen verschiedener Arten. Ergänzend sei nur bemerkt, daß Sessilität nicht mit Unbeweglichkeit gleichgesetzt werden darf. Turgorbewegungen und das generelle Wachstum sind auch Bewegungsarten, aber nicht individueller Standortwechsel (SIMONS, 1994). Überspitzt gesehen verfügen terrestrische Pflanzen in der passiven Pollen- und Samenverdriftung, die im letzteren Fall auch aktive Schleuderbewegungen sein können, auch über die Fähigkeit des Standortwechsels (vgl. STRAKA u. FRIEDRICH, 1995). Die Begriffe sessil und vagil, sind somit relativ zu sehen.

Die Bilateralsymmetrie der tierischen Lebewelt ist aquatisch und terrestrisch vertreten. Charakteristisch ist generell die Fähigkeit zur Fortbewegung. Sekundär sind einige Formen sessil geworden, aber bilateral geblieben, z.B. die Brachiopoden. Mitunter führte diese sekundäre Sessilität auch zu einer Radiärsymmetrie, z.B. die fossile Muschel *Hippurites* und die fossile Brachiopode *Coscinarina* (ZIEGLER, 1992). Eine Sonderform der Bilateralsymmetrie ist die Spiralform, die bei Mollusken (Gastropoden, z.T. Cephalopoden), aber auch Einzellern, z.B. Foraminiferen häufig auftritt.

Bezüglich der Variabilität von spiraligen Gehäuseformen bei Mollusken nahm RAUP (1966) folgende interessante Computersimulation vor. Unter Auswahl bestimmter

Parameter konnten mit allen Übergängen von trochospiral bis aspiral (napfförmig) verschiedenste Formen ausgewiesen werden. Alle diese theoretisch möglichen geometrischen Gebilde sind auf die Grundformen eines spiralgig eingerollten, sich mehr oder weniger erweiternden Rohres zurückzuführen (vgl. ERBEN, 1975 u. ETTER, 1994). So werden in der Natur die Trocho- und Planspiralität von den Gastropoden realisiert. Die Cephalopoden sind die typischen planspiralen Vertreter. Die Napf-Schüsselförmigkeit der Schale wird in der Natur von den Muscheln aber auch von den Brachiopoden repräsentiert. Interessant ist, daß in der Blockdiagrammdarstellung durch RAUP (1966) nur einige Sektoren der theoretisch möglichen Gehäuseformen im Verlauf der Erdgeschichte und durch die rezente Formenvielfalt realisiert wurden. Die nicht realisierten Morphotypen werden als nichtadaptionsfähig interpretiert (RAUP u. STANLEY, 1978). Allerdings zeigt es sich, daß bei einer differentiellen Betrachtung der Gesamtheit von Molluskenschalen durchaus einige den hier freien Räumen entsprechen.

Die Bilateralität ist nach menschlichem, empfindungsgemäßigem Bewußtsein die typische Grundform der Tiere, die im taxonomischen System als Bilateria den Radiata (Coelenterata) gegenübergestellt wird. Beide Gruppen bilden vereint die Histozoa gegenüber den Parazoa (Porifera), die wiederum zusammen das Reich der Gastrobionta bilden (Tab. 12). In diesem Fall verbindet sich der „General“-Habitotypus in seiner Eigenschaft als klassifikatorisches Kriterium im Natürlichen System mit dem Grundbauplan eines übergeordneten Konstruktotypus. Die Radialsymmetrie der Schwämme (Parazoa) und der primitivsten Histozoa in Form der Hohltiere (Coelenterata) dürfte, zumindest nach der Haeckelschen Gastraeatheorie, die nicht allein steht, sowohl Merkmal gleicher Abstammung (gleicher Konstruktotypus) als auch ähnlicher Lebensweise (gleicher Habitotypus) sein. Zur Problematik der phylogenetischen und taxonomischen Verhältnisse der Schwämme zu den Hohltieren sei beispielsweise auf KÄMPFE u.a. (1985) und REMANE, STORCH u. WELSCH (1986) verwiesen. Hingegen ist die Radiärsymmetrie der Bryozoen, einiger Annelidea und einiger Stachelhäuter (Crinoidea sowie ausgestorbene Cystoidea und Blastoidea) als Derivate der Bilateria als reiner Habitotypus zu werten. Der bilaterale Typus wiederum vereinigt in sich einen einheitlichen Konstruktotypus mit einem entsprechenden Habitotypus, d.h. die beiden Hauptgruppen der Bilateria - Protostomia und Deuterostomia - sind nach dieser Auffassung monophyletischer Abstammung. Diese Annahme ist keineswegs alleinstehend (vgl. ZIEGLER, 1992). Fehlende fossile Bindeglieder lassen die Frage der Herkunft der Ur- und Neumünder offen. Grundsätzlich gilt, wenn Formen gleichen Habitotyps in verschiedenen Konstruktotypen auftreten, liegt Konvergenz und damit Polyphyly vor.

6.4.3.2 Anpassungsformen der Landwirbeltiere

Die Vielfalt der Landwirbeltiere (Tetrapoda) drückt sich in ihren verschiedenen Entwicklungslinien aus. So gliedert sich der Unterstamm der Vertebrata neben den Klassen der Fische und Fischartigen in die vier Tetrapodenklassen Amphibia, Reptilia, Aves und Mammalia. Diese vier Klassen - nach anderen Auffassungen zur Systematik ergeben sich Abweichungen - weisen die grundsätzliche Disparität der Vierfüßer aus. Steigt man im systematischen Niveau herab, erhöht sich der Grad der Disparität allerdings unter Abnahme der Unterschiedlichkeit. Ebenso wie die Disparität in den verschiedenen Linien rezent und durch die Zeit sehr verschieden ist, ist auch der Grad der Diversität sehr unterschiedlich. Zum Verhältnis Diversität zu Disparität vergleiche Kapitel 6.3.1.1.

Überblickt man die **Phylogenie der Tetrapoden** in ihrer Gesamtheit ergibt sich eine deutliche **Sequenzierung**. Ähnlich wie SEPKOSKI (z.B. 1984) die Evolution der phanerozoischen marinen Invertebraten (vgl. Kap. 6.2.2) in drei Faunenkomplexe einteilte, hat BENTON (1985 u. 1990a) die historische Abfolge der terrestrischen Tetrapoden in drei Sequenzen gegliedert. Hierbei wurden die marinen Abkömmlinge der Vierfüßer - Ichthyosaurier, Plesiosaurier, Mosasaurier, Wale u.a. - nicht berücksichtigt. Er unterscheidet folgende Phasen:

- I. Höheres Perm bis Ende Trias - bestehend aus Labyrinthodonten (Amphibien i.w.S.) und synapsiden Reptilien (Therapsiden/Säugetiersaurier u.a.) sowie primitiven anapsiden Reptilien;
- II. Ende Trias bis Ende Kreide - bestehend aus primitiven diapsiden Reptilien, Dinosauriern und Flugsauriern;
- III. Seit Wende Kreide/Tertiär - bestehend aus Lissamphibia (Schwanz- und Froschlurche), Schildkröten, Krokodile, Schuppenechsen, Vögel und Säugetiere.

Analog der Sepkoskischen Gliederung sind die, die einzelnen Phasen dominierenden Gruppen zum Teil auch in den darauffolgenden bzw. vorausgehenden Abschnitten vertreten. So sind z.B. die letzten Labyrinthodonten noch aus der Unterkreide bekannt (siehe Kap. 4.2.2.1). Echte Säugetiere existieren seit der höheren Trias, wogegen Dinosaurier und Pterosaurier offensichtlich an der Kreide/Tertiär-Wende ausstarben. Diese Einteilung durch BENTON erfolgte auf der Analyse von insgesamt ca. 500 Familien, wobei auf den Zeitraum Perm bis Oberkreide pro Phase lediglich 20 bis 30 Familien entfallen.

Das Interessante an dieser Einteilung liegt darin, daß in jeder Phase adäquate Vertreter der jeweils anderen Phasen zu finden sind. So finden die rezenten Nashörner

und ihre tertiären Vorläufer ihre Entsprechung in den kreidezeitlichen Horndinosauriern und in der Perm-Trias-Phase in den Dicyodontiern und Dinocephalen (Therapsiden) bzw. den anapsiden Pareiasauriern. Diese Formen **repräsentieren einen einheitlichen Habittypus**. Anschauliche Lebensbilder (HAUBOLD u. KUHN, 1977) verdeutlichen diese Anpassungsähnlichkeit, die in eine eindrucksvolle **Konvergenz** münden kann. Weiter unten werden die terrestrischen Tetrapoden näher betrachtet. Der höchste Grad konvergenter Ähnlichkeiten wird jedoch bei marinen Wirbeltieren erzielt. Bekanntestes Beispiel ist die Formähnlichkeit von Haien, zahlreichen Knochenfischen (z.B. Thunfisch), Ichthyosauriern und Walen. Betrachtet man das zeitlich versetzte Auftreten dieser Konvergenzen, ist dieses als iterative Evolution i.w.S. aufzufassen. Der Begriff der Iteration wird gewöhnlich für engere taxonomische Einheiten verwendet, z.B. Neuentfaltung von Foraminiferen nach der Kreide-Tertiär-Wende (vgl. FUTUYMA, 1990).

Allgemein wird die als „**Torpedotyp**“ bezeichnete Hauptanpassungsform aquatischer Wirbeltiere dem „Aaltyp“ gegenübergestellt. Vom Torpedotyp läßt sich der „Schlauchboottyp“ ableiten, bei dem im Gegensatz zum Torpedotyp die Seitenflossen die Hauptantriebsorgane sind (vgl. STEINER, 1977 und ZIEGLER, 1992). Bereits ABEL (1924) hat diese Typendifferenzierung vorgenommen. Dem Torpedotyp entsprechen die o.g. Beispiele. Zum Schlauchboottyp gehören die meisten Robben, Seeschildkröten und Plesiosaurier. Der Aaltyp wird bei marinen Tetrapoden durch Seeschlangen, kreidezeitliche Mosasaurier und schlangenförmige Urwale (*Basilosaurus*) repräsentiert.

Interessanterweise liegt beim idealen stromlinienförmigen Rumpf, der am besten im Torpedotyp vorliegt, das Verhältnis von Durchmesser zu Länge im engen Streubereich von 0,21 (Blauwal) über 0,25 (Delphin) und 0,26 (Grönlandhai) bis 0,28 (Thunfisch) (McMAHON u. BONNER, 1985). Legt man als Mittel 0,25 zugrunde, ist hier eine Möglichkeit gegeben, Körperdurchmesser, -umfänge und -volumen z.B. von Ichthyosauriern zu ermitteln, die in der Regel in flacher lateraler Lage fossilisiert wurden. So dürften kleine Formen (*Stenopterygius*) nach der Beziehung $0,25 = d/2,5m$ einen größten Durchmesser von 0,625m besessen haben. Großformen, z.B. *Leptopterygius* hatten demnach bei ca. 10m Körperlänge einen Körperdurchmesser von 2,5m. Der Torpedotyp repräsentiert gegenüber Landwirbeltieren einen besonders hohen Grad der Isometrie, da im Medium Wasser, durch den verringerten Einfluß der Schwerkraft diese Idealform immer wieder evolutionär realisiert wird.

Konvergenzen liegen auch bei fliegenden Formen in unterschiedlichem Grad vor. Im Verhältnis der Ausbildung von analogen zu homologen Organen kann folgende Beziehung auf verschiedenem, hierarchischem Niveau herausgestellt werden:

1. Niveau: Vögel
Singvögel - Entenvögel - Habichtvögel → keine Konvergenz
Flugorgane homolog; gemeinsame Stammform flugfähig,
2. Niveau: Tetrapoden
Flugsaurier - Vögel - Fledermäuse → Konvergenz
Flugorgane homolog; gemeinsame Stammform flugunfähig,
3. Niveau: Tiere
flugfähiges Insekt - Flugtetrapode (Vogel) → reine Konvergenz
Flugorgane nicht homolog; keine nähere gemeinsame Stammform.

Betrachtet man die Niveaus 1 bis 3, liegt der Grad der Konvergenz, bezogen auf die Analogie der Flugorgane, von 0% bis 100%. In der Realität liegt aber nie eine absolute Konvergenz vor. Da immer eine minimale Restverwandtschaft verbleibt, werden die 100% nur asymptotisch erreicht. Aktuelle Versuche mit Augengenen von Mäusen, die in Fruchtfliegenlarven implantiert wurden und zur Übersäuerung des Fliegenkörpers mit Insektenaugen führten, belegen, daß die sogenannten HOX-Gene das Merkmal „Auge“ prinzipiell steuern (vgl. KLEIN, 1998). Übertragen auf das Merkmal „Flugfähigkeit“ bedeutet dies, daß zwischen den verschiedenen Evolutionsniveaus der oben aufgeführten Flugformen auch bei großer Unterschiedlichkeit kein prinzipieller Unterschied besteht und so der Gegensatz von Homologie und Analogie nur gradueller Natur ist.

Zu den Konvergenzen i.w.S. gehört auch die Erscheinung der Homoiologie, die sich auf analoge Ähnlichkeiten homologer Organe bezieht, aber phylogenetisch unabhängig erworben wurden (SEDLAG u. WEINERT, 1987). Hier schließt sich auch der Begriff der Parallellentwicklung an. Typische Beispiele für Homoiologie sind Stacheln bei Insektenfressern (Igel), Nagetieren (Stachelschweine) und Kloakentieren (Ameisenigel), die hier in den Haaren die homologe Ausgangsbasis finden (CZIHAK u.a., 1992). Gleichfalls gehört hierzu das oben aufgeführte Beispiel der Flugsaurier, Vögel und Fledermäuse.

Diese Betrachtungen zur Ausbildung analoger Organe, die in eine konvergente Formähnlichkeit eines gemeinsamen **Habitotypus** münden kann, belegen, daß eine ähnliche Morphologie (Form) eine ähnliche Adaption (Funktion) bedingt und Rückschlüsse auf einen ähnlichen Lebensraum (Umwelt) gestatten. Entsprechend der Trinität Form-Funktion-Umwelt bleiben charakteristische Habitotypen in den entsprechenden ökologischen Nischen durch die Zeit erhalten und werden nur durch verschiedene Formen unterschiedlichen phylogenetischen Niveaus ausgetauscht bzw. ergänzt - siehe Beispiel des Torpedotyps.

In einzelnen fossilen Gruppen können aus dieser Vorstellung heraus **Überlieferungslückenpotentiale** ausgewiesen werden. Als Beispiel soll eine Betrachtung der **Flugsaurier** dienen. Aus dem Zeitraum Obere Trias, Jura und Kreide sind ca. 100

Arten beschrieben, die sich auf etwa 50 Gattungen aufteilen (WELLNHOFER, 1993). Neben den enormen Größenunterschieden und der Unterscheidung in langschwänzigen und kurzschwänzigen Pterosauriern ist die große Variabilität der Schnäbel charakteristisch, die an die Vielgestaltigkeit der rezenten Vogelschnäbel erinnert. Man könnte geneigt sein, einheitliche Habiotypen zwischen Flugsauriern und Vögeln zu erfassen und Überlieferungslücken bei den Flugsauriern auszuweisen, wenn keine adäquate Form als Fossil vorliegt. Daß die Kenntnis über die Vielfalt der Pterosaurier sehr gering ist, belegt folgendes Zitat aus WELLNHOFER (1993, S. 146): „ Wir dürfen annehmen, daß die Flugsaurier eine ebenso große Formenvielfalt in den verschiedenen Lebensräumen erreicht hatten wie die Vögel. Dies bedeutet aber zugleich, daß sich unsere Kenntnis der Flugsaurier nur auf einen Bruchteil ihrer tatsächlichen Formenfülle beschränkt... . Wir sehen uns also einer Situation gegenüber, als ob wir von den heute lebenden 9000 Vogelarten nur die Küstenvögel kennen würden.“ Dem ist nur anzumerken, daß über den Gesamtzeitraum der Existenz der Flugsaurier mit mehr als 9000 Arten zu rechnen ist.

Für die Basisordnung der Säugetiere, den **Therapsiden**, rechnet KUHN (1970) bei 350 bekannten Gattungen - CARROLL (1993) gibt nur noch 240 Gattungen an - und über 1000 beschriebenen Arten mit einem tatsächlichen Gattungsumfang von 2000, die sogar 25000 Arten umfassen dürften!

Betrachtet man nun die terrestrischen Tetrapoden gibt es eindrucksvolle Beispiele für rezente Konvergenz. Am bekanntesten ist die Konvergenz innerhalb der **Säugetiere**. So haben sich zahlreiche australische Beuteltiere als Pendants zu einigen höheren Säugern der anderen Kontinente entwickelt (vgl. STANLEY, 1994). So entspricht im Habiotypus des Gleitfliegers dem plazentalen Flughörnchen das australische Beutelflughörnchen. Im Habiotypus schnell laufender Raubtiere entspricht dem Wolf der ausgerottete Beutelwolf Tasmaniens. Ähnlich gelagerte Beispiele sind, bedingt durch die tertiäre geographische Isolation Südamerikas, in der Entfaltung zahlreicher endemischer Säugerlinien zu finden (THENIUS, 1980).

Von allen Wirbeltiergruppen ist die Kenntnis der rezenten und fossilen Formen bei den Säugetieren am größten. Nur die Vögel dürften rezent prozentual noch besser bekannt sein, aber fossil sind hier besonders große Lücken vorhanden.

Überraschungen boten die Entdeckungen großer Säuger im 20. Jahrhundert - Okapi, Berggorilla, Riesenmuntjak, Vu-Quang-Rind u.a. Eine der interessantesten Neuentdeckung der letzten Jahre dürfte der mit einem markanten Kopfhöcker ausgestattete Bardia- oder Himalayaelefant sein (FRENZ, 1997). Die Vermutung, daß hier eventuell eine nähere Verwandtschaft zur Mammutlinie besteht, muß anatomischen und

genetischen Untersuchungen vorbehalten bleiben. Ob sich zukünftig auch einige kryptozoologische Gerüchte bestätigen lassen, bleibt abzuwarten. Die in der Fachwissenschaft als wenig seriös angesehene Forschungsrichtung der Kryptozoologie könnte noch ähnliche Erfolge, wie beispielsweise die Entdeckung des Quastenflossers, der Nachweis sehr großer Riesenkalmare oder eines 7m langen Riemenfisches als Beleg für die Existenz der „Seeschlange“ zukünftig erwarten lassen. Für die Suche nach mysteriösen Lebewesen wurde der Begriff Kryptozoologie von B. HEUVELMANN in den 50er Jahren geprägt.

Überträgt man diese Überlegungen auf die bekannte Vielfalt fossiler Säugetiere, dürfte eine erheblich größere Kenntnislücke vorliegen, als bisher anzunehmen ist. Wie groß die Dimension der Lacunosität fossiler Säuger tatsächlich ist, läßt sich durch zwei Betrachtungen abschätzen. Ausgehend von Gensequenzuntersuchungen und der Ableitung der Mutationsrate in 16 Säugerordnungen konnten HEDGES und Mitarbeiter kürzlich den Zeitpunkt der Mammaliaradiation mit 100 Millionen Jahren oder noch früher wahrscheinlich machen (LEWIN, 1998). Nach dem Fossilbefund wurde bisher für die Radiation der Hauptzeitraum zwischen 65 bis 50 Millionen Jahren nach der Kreide/Tertiär-Wende ausgewiesen. Welche große Überlieferungslücke somit an mesozoischen frühen Insektenfressern, Nagetieren, Paarhufern, Raubtieren u.a. Ordnungen eventuell vorliegt, ist offensichtlich. Der moderne Zweig der Molekularphylogenie konnte darüber hinaus die verwandtschaftlichen Beziehungen der Säugerordnungen untereinander klären. Weitere Sequenzvergleiche der sogenannten ribosomalen RNA haben zur Präzisierung verschiedenster phylogenetischer Vorstellungen innerhalb der gesamten Lebewelt geführt. Läßt sich wie am Beispiel der Radiation der Säuger der Zeitpunkt einer Divergenz ermitteln, wird vom Prinzip der „**molekularen Uhr**“ gesprochen.

Die Zuverlässigkeit vergleichender phylogenetischer Untersuchungen kann durch molekularphylogenetische Analysen bestätigt werden. Ein Beispiel dafür ist die Erstellung von Kladogrammen der Plethodontidae (lungenlose Salamander) seit ihrer frühtertiären Entfaltung. Beide Herangehensweisen unterscheiden sich nur in der Positionierung einer einzigen Art (FUTUYMA, 1990). In anderen Fällen ergeben sich gravierende Unterschiede. Welche Bedeutung in diesen modernen Methoden und Erkenntnissen liegt, belegen die sehr optimistischen Äußerungen von GOULD (in LEWIN, 1998, S. 20): „Wir sollten den Erfolg der Molekularphylogenetik bejubeln; ... Das Problem der Phylogenese ist gelöst.“

Die zweite interessante Untersuchung hinsichtlich der Säugermannigfaltigkeit liegt in der Betrachtung des Verhältnisses von Arten- und Individuenanzahl zur territorialen Größe. So traf DARLINGTON (1957, in MAY, 1982, S. 153) folgende Feststellung: „Zu allen Zeiten während der Geschichte der Wirbeltiere zeigt sich dann, wenn Qualität und Quantität fossiler Funde überhaupt eine Aussage zulassen, daß für die Welt

als Ganzes oder für jedes größere zusammenhängende Gebiet gesagt werden kann, es habe zu allen Zeiten eine relativ gleich große und gleichadaptionsfähige Wirbeltierfauna besessen ... Jeder Kontinent besitzt eine Fauna, deren Artenzahl und Individuenzahl in einem bestimmten Verhältnis zu seiner Größe und zu seinem Klima steht. Jede große Fauna umfaßt Pflanzenfresser und Fleischfresser, große und kleine Tiere in ausgewogenem Verhältnis zueinander. Das kann kein Zufall sein.“ Dieses offensichtlich konstante Verhältnis ergibt sich aus der Korrelation von Produzenten (Pflanzen) zu Primär-, Sekundär- und Tertiärkonsumenten, die sich in Nahrungs- und Energieflüssen sowie Biomassenverhältnissen ausdrückt.

GLAUBRECHT (1995) kommentiert in diesem Zusammenhang eine neuere Untersuchung ALROYs über die Entfaltung und Diversität känozoischer Säugetiere in Nordamerika. ALROY kommt zu dem Ergebnis, daß seit der Kreide/Tertiär-Wende durchschnittlich immer etwa 90 Mammaliagattungen diese Region besiedelten. Die bisherige Darstellung der zunehmenden Diversität ist offensichtlich falsch. So ist im Verlauf des Überganges von der Kreidezeit zum Tertiär über einen längeren Zeitraum mit einem allmählichen Wechsel und einem sukzessiven Wandel der Tetrapodenassoziation zu rechnen, wie durch SLOAN u.a.(1986) für Nordamerika auch belegt wurde. Sicherlich dürfte eine Art Vakuum an Großlebensformen auch an der Kreide/Tertiär-Grenze nie vorgelegen haben. Außer, der Meteoriteneinschlag hätte wirklich die Folgen gehabt, die ihm mitunter zugesprochen wird. Zahlreiche Indizien weisen jedoch auf das Gegenteil (vgl. Kap. 3.3.1). Offensichtlich liegt nur ein artlicher Wandel von einer reinen Dinosaurierfauna über eine Dinosaurier-Säugetier-Mischfauna zu einer reinen Säugetierfauna mit ihren jeweiligen konstanten Anpassungsformen (Habitotypen) vor. **Es ist zu vermuten, daß die Dinosaurier die mehr offenen Landschaften besiedelten, und die kleineren Ursäuger, die die dichteren Waldregionen bevorzugten von einer Fossilisation größtenteils ausgeschlossen blieben.**

Während im frühen Tertiär urtümliche Formen, wie Condylarthren (Stammhuftiere), Amblypoden (Urhuftiere), primitive Perissodaktylen (Unpaarhufer), Creodontia (Urraubtiere) u.a. die ökologischen Planstellen besetzten, wurden diese im Jungtertiär durch moderne Vertreter ersetzt (vgl. Kap. 3.3.2.2). In diesem über mindestens 50 Millionen Jahren herrschenden Gleichgewicht an größeren Tetrapoden ist es möglich, einzelne adäquate Formen eines Habitotypes in den jeweiligen Zeitabschnitten einander gegenüber zu stellen.

Es empfiehlt sich an dieser Stelle, für alle größeren Tetrapoden - etwa ab Hasengröße - die Bezeichnung **Giganthera** vorzuschlagen. Unter den großen Säugern des Neogens und Quartärs entsprechen den Proboscidea (Elefanten, Mastodonten und Dinotherien) und Nashörnern im Paläogen die Dinocerata (*Uintatherium*), Titanotherien (*Brontotherium*) und Urnashörner (*Indricotherium*). So wie sich zeitlich abwechselnde Gattungen/Arten verschiedener größerer systematischer Einheiten (z.B. Ordnungen) einem Habitotypus zuordnen lassen, können in einem Typus räumlich adäquate Formen bis zur Konvergenz auftreten. Bestes Beispiel sind die schon genannten australischen Marsupialia.

Im Jungtertiär entstanden in Südamerika, in den sich großflächig ausweitenden Steppenregionen, Formenäquivalente zu den altweltlichen und nordamerikanischen drei- bis einzehigen Pferden innerhalb des **Habitotypus des „grazilen Steppenläufers“**. So glichen die Gattungen *Diadiaphorus* und *Thoatherium* innerhalb der ausschließlich südamerikanischen Ordnung der Litopterna in ihrer Drei- bzw. Einhufigkeit so sehr den nordamerikanischen drei- und einhufigen Pferden *Hipparion* und *Pliohippus*, so daß man von den südamerikanischen „Scheinpferden“ sprechen könnte. Mit der Herausbildung des Isthmus von Panama wanderten echte einhufige Pferde der Gattung *Hippidion* nach Südamerika ein, die als Konkurrenten der Litopterna auftraten und diese verdrängten. Bemerkenswert ist, daß der Einhufer *Thoatherium* früher auftrat als *Pliohippus* aus der Pferdereihe (THENIUS, 1980). So wurde die erste Form im Habitotypus des Einhufers erdgeschichtlich primär nicht durch die Pferde vertreten, sondern durch endemische südamerikanische Huftiere.

Die Vielfalt der Säuger ließe sich in weitere Habitotypen aufgliedern und in ihre zeitlichen und räumlichen Beziehungen zueinander setzen. Darüber hinaus ist eine derartige Habitotypenklassifikation auch anwendbar auf die Gesamtheit der Tetrapoden in der geohistorischen Abfolge. Anknüpfend an die weiter oben aufgeführte zeitliche Sequenzierung terrestrischer Tetrapoden nach BETON (1985) sollen einige weitere Habitotypen in ihren erdgeschichtlich adäquaten Wandlungen aufgezeigt werden. So zeigt sich, daß sich in den Phasen I, II und III die jeweiligen Tetrapodenassoziationen adäquat vertreten. Das heißt, die einzelnen Formen dürften ein mehr oder weniger deutlich ausgeprägtes Pendant in der vorausgehenden oder nachfolgenden Phase besitzen. Einige Vertreter des großen schwerfüßigen und z.T. mit Schädelprotuberanzen versehenen „Nashorntypes“ wurden für die Phase I (Perm bis Trias) über Phase II (Jura bis Kreide) zu Phase III (Känozoikum) bereits genannt. Setzt

man diese Betrachtung beispielsweise für den **laufaktiven „Wolfstypus“** fort, ergeben sich für die einzelnen Sequenzen folgende Formen in Tabelle 13:

Zeit-/Tetrapodenfaunen-sequenzen n. BENTON	Afrika, Eurasien und Nordamerika	Südamerika	Australien
III Tertiär - rezent	Caniden, Geparden	Raubbeutler bzw. Caniden	Beutelwolf bzw. Dingo
II Ende Kreide - Ende Trias	agile Theropoden (Maniraptora/ Dinosaurier): <i>Deinonychus</i> , <i>Velociraptor</i> , <i>Troodon</i> , <i>Dromaeosaurus</i> u.a.		
I Ende Trias - Oberes Perm	Theriodontier (Therapsiden): Gorgonopsida, Therocephalia und Cynodontia		

Tab. 13: Äquivalente Vertreter des „Wolfstypes“ innerhalb der Giganthaera (vierfüßige Großtiere) als Beispiel eines Habitotypes

Im äußerlichen Erscheinungsbild ergibt sich nicht für alle Formen in Tabelle 13 eine deutliche Konvergenz. So sind die mesozoischen kleineren Raubdinosaurier ausschließlich biped. Allen diesen Vertretern aus den Phasen I, II und III dürfte aber ihre gleichrangige adäquate Position im ökologischen System für den Wolfstypus verbindend sein. Die großen mesozoischen Carnosaurier (Megalosauriden und Tyrannosauriden) hatten in den Phasen I und III keine Äquivalente und stehen als eigener Habitotypus weitgehend zeitlich isoliert. Lediglich tertiäre große flugunfähige Vögel (z.B. *Phorusrhacos*) können als Fortsetzung dieses Typs gelten. Hingegen mündet die Wolfsähnlichkeit einiger Theriodontier (z.B. *Lycaenops* und *Thrinaxodon*) in eine ausgeprägte frühe Konvergenz zu den rezenten Hundeartigen (Canidae). Das neben der ökologischen Position und der äußerlichen Erscheinung auch eine physiologische Ähnlichkeit der einzelnen Habitotypäquivalente wahrscheinlich ist, ergibt sich für die Theriodontier hinsichtlich des Überganges zur Warmblütigkeit der frühen Säuger aus ihrer phylogenetischen Zwischenstellung.

Die Homiothermie (Endothermie) der Dinosaurier ist ein seit BAKKER (1972) stark diskutiertes Thema. Gerade die grazilen Theropoden (Coelurosaurier und Maniraptora) dürften ein den Vögeln vergleichbares effizientes Blutkreislaufsystem besessen haben. Für die großen Sauropoden, Carnosaurier und Ornithischia ist dagegen aufgrund des Oberflächen-Volumen-Verhältnisses mit einer „Pseudohomiothermie“ zu rechnen.

Eine Typisierung der Gesamtheit der rezenten und fossilen terrestrischen Tetrapoden würde eine begrenzte Vielfalt von Habitotypen mit ihren zeitlichen und räumlichen Äquivalenten ergeben. Es sei nur auf die Möglichkeit der Auswei-

sung von Schildkrötentypus (Testudinata, Placodontia, *Peltobatrachus*, Ankylosaurier, Gürteltiere und Schuppentiere), Ratitentypus (Straußenvögel, Ornithomimidae), Schlangentypus (Gymnophionen, Aistopoden, Anguiniden, Serpentes), Nagertypus, Igeltypus u.a. verwiesen. Bei allen Versuchen einer Habitotypenklassifikation bleibt offensichtlich, daß eine hierarchische Einheitlichkeit schwer zu erreichen ist und die Gefahr eines Zwangsschematismus durchaus besteht. **Trotzdem scheint sich hier eine Methode zu ergeben, die Überlieferungslücken konkret aufzuzeigen.**

Hinsichtlich der Gattungsumfänge fossiler Säuger sei folgende Betrachtung vorgenommen. Fußend auf Erhebungen von GINGERICH aus den 70er Jahren kommt HAUBOLD (in KRUMBIEGEL u.a., 1983) zu dem Ergebnis, daß beispielsweise an der Wende Mittel-/Obereozän weltweit mit ca. 600 Säugergattungen zu rechnen ist. Im Jungtertiär umfaßt die Anzahl der anzunehmenden Gattungen (nach GINGERICH, 1977) mehr als das Doppelte. Gegenüber der Ansicht von ALROY liegt hier die Annahme einer gewissen Diversitätszunahme zugrunde. Nimmt man für das Känozoikum im Durchschnitt 900 Säugergattungen weltweit an, ergibt sich für diesen Zeitraum bei einer durchschnittlichen Lebensdauer der Gattungen von 8 Millionen Jahren (CARROLL, 1993) eine Summe von 7200. Ein Vergleich dieser Abschätzung mit der tatsächlichen Kenntnis von ca. 3260 Gattungen weist eine Kenntnislücke der känozoischen Säugetiere von über 50% aus. Diese dürfte im wesentlichen Kleinsäuger betreffen und im Paläogen gegenüber dem Neogen höher sein. Fossile Großsäuger (Giganthera i.e.S.) dürften zu 70 bis 90% gattungsmäßig bekannt sein. Rezent existieren 120 bis 150 Großsäugergattungen. Für diese großwüchsigen Mammalia ist über den Zeitraum von 65 Millionen Jahren mit ca. 1500 Gattungen zu rechnen.

Überträgt man diese Vorstellung auf die Dinosaurier für ihren Gesamtzeitraum von ca. 160 Millionen Jahren und bei einer durchschnittlichen Existenzdauer der Gattungen von 10 Millionen Jahren, gelangt man zur summarischen Größenordnung von ca. 2000 Gattungen. Das bedeutet, daß mit den 300 bekannten Gattungen lediglich 15% der ehemaligen Vielfalt erfaßt wurden!

Eine **Habitotypenklassifikation** der Giganthera könnte konkrete, bisher nicht bekannte Äquivalente der Dinosaurier zu den Säugern aufzeigen. Allerdings ist dabei zu bedenken, daß sich mit der Entstehung der jungtertiären Steppenregionen des Anabiotikums (vgl. Kap. 6.2.2) Anpassungsformen herausbildeten, die so im Mesozoikum noch nicht möglich waren.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die bisher nur terrestrisch bekannten Saurischia und Ornithischia auch marine Vertreter ausgebildet haben. Eine als „*Marinosaurus*“ zu bezeichnende Form wäre für die Unterkreide denkbar, wo offensichtlich ein Defizit an marinen größeren Tetrapoden vorhanden war. Ichthyosaurier hatten Ende Jura ihr Optimum überschritten, Mosasaurier (Meereswarane) treten erst in der höheren Kreide auf und nur die Plesiosaurier sind als marine Räuber dominant. Die englische unterkreidezeitliche Carnosauriergattung *Baryonyx* weist mit ihrer krokodilartigen Schnauze und überlieferten Fischnahrungsresten auf aquatiles Milieu hin (HAUBOLD, 1989). Hier könnte kurzzeitig die Evolution mariner Saurischier (Echsenbeckendinosaurier) angesetzt haben, die lediglich durch Überlieferungslücken nicht bekannt sind. Es scheint auch nicht absurd, den Trend zahlreicher Niederer Tetrapoden zu schlangenförmigen mehr oder weniger beinlosen Formen auch bei den Theropoden zu mutmaßen. Insbesondere die grazilen Coelurosaurier könnten hier als „*Dinoserpentes*“ (Schreckensschlange) ökologische Nischen besetzt haben. In den marinen Räumen des Mesozoikums sind bisher keine planktonfressenden Riesenformen, adäquat den seit dem Jungtertiär existierenden Bartenwalen, bekannt. Innerhalb der Gruppen großer Meeresräuber ist es denkbar, daß riesige Ichthyosaurier oder Kurzhalsplesiosaurier (Pliosaurier) zur Entwicklung von „Mystacosauriern“ (Bartensaurier) geführt haben und ebenfalls bisher nicht entdeckt wurden. Hierbei ist jedoch zu bedenken, daß die marine Überlieferungswahrscheinlichkeit relativ groß ist, um solche Formen unentdeckt zu lassen und eine dem rezenten Krill vergleichbare Nahrungsquelle für das Mesozoikum nicht bekannt ist.

Allerdings liegt durch den Pliosaurier *Rhomaleosaurus* eine in diese Richtung weisende Form im weitesten Sinn vor. Dieser Beutejäger ließ offensichtlich Wasser durch den Nasenrachenraum zirkulieren, um es über die Nasenlöcher wieder auszustoßen (NORMAN, 1994). Hier könnten evolutionär Planktonfresser ihren Ursprung gefunden haben.

Bei den terrestrischen Ornithischia lassen sich noch zahlreiche Habiotypen hypothetisch denken. Die bekannte Vielgestaltigkeit der Ornithopoden und Ceratopsida weist auf einen großen Formenspielraum hin.

Die Darlegung der möglichen Ausweisung von **Phantomlebensformen** - DIXON (1982) hat dieses fiktiv futuristisch vorgenommen - innerhalb großer mesozoischer Tetrapoden trägt in sich natürlich ein großes Maß an Spekulativität. Durch derartige Betrachtungen läßt sich aber die Dimension der Kenntnislücken verdeutlichen, die durchaus teilweise durch Neufunde geschlossen werden könnten. So weisen die zahlreichen Neufunde früher Vögel und Vogelartige (vgl. Kap. 4.2.2.3) auf solch überraschendes breites Spektrum der Vielgestaltigkeit hin.

6.5 Konsequenzen

Die Betrachtung der Mannigfaltigkeit der Lebewelt mündete über eine Darlegung des lückenhaften Kenntnisstandes, bedingt durch die Lückenhaftigkeit der Überlieferung (**Lacunosität**) und subjektiver Faktoren, in eine Betrachtung der unterschiedlichen Typenausbildung. Insbesondere die als **Habitotypen** bezeichneten Erscheinungsbilder in der Lebewelt ergeben sich aus einer Konstanz der Anpassungsformen als Reaktion auf die Umwelteinflüsse, die sich aus dem Charakter der ökologischen Nische ergeben sowie aus den konstruktiven Zwängen des vorgegebenen anatomischen Aufbaus.

Aus der Analytik der Typenvielfalt und ihrer möglichen Klassifikation scheint sich ein methodischer Weg zu ergeben, um Lücken der Überlieferung bzw. Kenntnislücken zu erkennen und hypothetisch zu schließen. In der Konsequenz würde die Ausweisung und Rekonstruktion von Phantomformen am Ende dieser Überlegungen stehen. Diese fiktive Phänomenologie bezüglich der Lebensformen müßte demnach als „**Kryptopaläontologie**“ in Erscheinung treten und der Ausweisung von bisher unbekanntem Paläoökoelementen, Paläoökosystemen bzw. Paläoökosphären als Kryptobiotikum dienen. Der sich dafür anbietende Terminus „Kryptofossil“ ist als Bezeichnung für Fossilien des ultramikroskopischen Bereichs zur Unterscheidung von größeren Mikrofossilien bereits durch SCHIDLOWSKI vergeben (LEHMANN, 1986). Die Nähe des Begriffes Kryptopaläontologie zum Terminus Kryptozoologie verweist neben dem rationalen Grundgedanken auch auf das Spekulative dieser Vorstellung. Aber, die offensichtliche Begrenzung der Typenvielfalt und die konkrete Ausweisung von Konstruktio- und Habitotypen beinhaltet die Möglichkeit, eine dem Periodensystem der Elemente vergleichbare Klassifikation der Lebensvielfalt zu entwickeln. Diese Möglichkeit, z.B. angewendet auf die Tetrapoden, läßt an eine Prognostizierbarkeit nicht bekannter Formen ähnlich der Voraussage von Elementen, Elementarteilchen und Planeten denken. Die Prognose fiktiver fossiler Formen führt zu Aussagen hinsichtlich des Paläoenvirons. Umgekehrt ergibt die Kenntnis der Paläoumwelt über Faziesanalysen Aussagen zur Existenz nicht bekannter bzw. nicht nachgewiesener Lebewesen.

So mögen die hier entwickelten Vorstellungen überspitzt erscheinen, sie dienen aber der verstärkten Sichtbarmachung des bisher nicht Bekannten und weisen auf die offensichtlich hohe Dimension des Grades der bisherigen Unkenntnis hin.

Wenn auch metaphorisch ausgedrückt – Überlieferungslücken, die Erinnerungslücken der Erdgeschichte sind - so bleiben doch die fossilen Reste der entscheidende Schlüssel im Zugang zur Rekonstruktion der Paläoumwelt und für die Rekonstruktion der Phylogenese.

Aus dem Leibnizschen Axiom „**Natura non facit saltus**“ ergibt sich die Grundauffassung von der Gesamtheit des erdgeschichtlichen Verlaufs. Hingegen verbleibt für Detailaussagen die Feststellung im Sinne EMIL DU BOIS-REYMOND berühmter Rede aus dem Jahr 1872, in der er in seiner Zeit nicht lösbare wissenschaftliche Probleme aufführte - **Ignoramus, ignorabimus** -, daß wir letzte Gewißheit nicht erlangen werden.

Aber in der Erfassung des Unbekannten als Sichtbarmachung der Lücken liegt eine große deterministische Chance für die Erfassung der Relationen im erdgeschichtlichen Werdegang.

7. Didaktische Aussagen

Entgegen üblicher Gliederungen wurde der Allgemeine Teil an die dritte Position nach dem Speziellen Teil gerückt. Wenn im **Teil II grundlegende Fakten** aufgezeigt wurden und der **Teil III paläontologischen Detailfragen** gewidmet ist, stehen im **Teil IV Aussagen zu Grenzproblemen lebensgeschichtlicher Phänomene** im Vordergrund. Den **Mittelpunkt** dieser Betrachtungen bildet das **Verhältnis der Lebensvielfalt zur Problematik der Überlieferungslücken**. Die dabei **gewonnenen Aussagen** werden mit Darlegungen der verschiedenen **Lebensformen (Typusproblematik)**, in erster Linie von Landwirbeltieren verknüpft.

Grundlagen der hier gemachten Aussagen bildeten Aspekte der organischen Evolution (**Phylogenie**), insbesondere die dabei wirkenden Regeln bzw. Trends. In Schulbüchern, speziell im Fach Biologie, nimmt dieses Thema einen relativ breiten Raum ein. Von den zahlreichen **schulrelevanten Lehrbüchern** sei auf die vielen Auflagen des Werkes „Linder Biologie“ (BAYRHUBER u. KULL, 1998) verwiesen. Eine auf den Unterricht ausgelegte Einführung in die Methoden und Ergebnisse der Phylogenetik liegt in der Reihe Biologische Arbeitsbücher durch DIEHL (1976) vor. U.a. nahmen dabei **konvergente Evolutionsmuster** schon immer einen relativ hohen Stellenwert in der allgemeinbildenden Wissensvermittlung ein. KIRSCH (1986) hat anhand von Lungenfischen, großen Ratiten (Strauß und Nandu) und Stachelschwein-Greifstachler den Problemkreis Verwandtschaft oder Konvergenz didaktisch herausgearbeitet und die verschiedenen Indizien im Für und Wider in Verbindung mit paläobiogeographischen Befunden dargelegt.

Daß die Thematik der **Diversität** im Besonderen und das Verhältnis von Geosphäre zur Biosphäre im Allgemeinen von **zentralem, internationalem Interesse** ist, geht aus einer Interpretation der Forschungsprogramme im Rahmen der „International Council of Scientific Unions“ durch HAUBRICH (1996a) deutlich hervor. Die sich daraus ergebenden bildungspolitischen und didaktischen Konsequenzen verlangen eine verstärkte Förderung geowissenschaftlicher/ geographischer Bildung und war die Diskussionsbasis der Alfred-Wegener-Konferenz von 1996.

Die **zentrale Rolle**, die dabei die **Paläontologie** einnimmt, ist im Rahmen dieses Forums eindeutig von STRAUCH (1996) hervorgehoben (S. 45): „Das vielfältige gegenwärtige Zustandsbild des Lebens auf der Erde erschließt uns in den Ursachen seines Werdens und Soseins faktisch alleine die Paläontologie. Doch kaum eine

Disziplin wird so mißverstanden oder mißinterpretiert wie die Paläontologie oder auch die Objekte ihrer Forschung.“ Diese Feststellung und die damit verbundenen Fragen stehen insbesondere im Teil IV der vorliegenden Dissertation im Vordergrund der Auseinandersetzung. Zur Position der Paläontologie hebt STRAUCH weiterhin heraus (S. 45): „Sie ist ... das Bindeglied bzw. Scharnier zwischen Geowissenschaften und Biowissenschaften“; und gelangt zur Fragestellung, ob der historische Aspekt, das Problem der vierten Dimension Zeit im Zusammenhang mit der sich daraus ergebenden Komplexität der Prozesse, zur Schwierigkeit im Vorstellungsvermögen der Allgemeinheit und damit in der Öffentlichkeitsakzeptanz führt. Daß dem offensichtlich so ist, führt STRAUCH weiter unten aus (S. 45): „Tatsächlich ist es ein charakteristisches Phänomen, das sich in einer schnellebigen Zeit der Blick meist alleine auf die Gegenwart verengt, nicht aus der Geschichte lernend und für die Zukunft planen. So ist man kaum in der Lage oder auch nur Willens, historische Dimensionierungen zu erfassen, die über unser normales, menscheitsgeschichtliches Verständnis hinausgehen. Dabei sind wir selbst auch Gewordenes des faszinierenden historischen Verlaufes der Geo-Biosphäre.“ Diese Feststellung zieht sich als „roter Faden“ durch die vorliegende Arbeit und wurde im Teil IV einer relativierenden Betrachtung zugeführt.

Aus der von STRAUCH (1996) formulierten **Schwierigkeit** bei der Erfassung geobiohistorischer Prozesse und damit zu der sich daraus ergebenden Problematik **der fachdidaktischen Umsetzung**, gelangt man zum **Phänomen** des bisher Nichterkannten bzw. Nichterkennbaren, d.h. **der** subjektiven und objektiven **Lücken**. Die Verdeutlichung der Überlieferungslücken, vor allen Dingen fossiler Lebensformen ist ein Spezialfall der geowissenschaftlich interpretierten Dimension Zeit. Die Relativierung zwischen den erdgeschichtlichen Dokumenten (Fossilien etc.) und den aufgezeigten Überlieferungslücken dient der Objektivierung - so paradox dieses auch erscheint - der möglichen evolutionären Abläufe und damit einem besserem „gesundem“ Verständnis im Balanceakt zwischen Horrorszene und Hoffnungsvisionen i.S. HAUBRICHS (1996a). **STRAUCH (1996) hält auf dem anzustrebenden Weg von der „geschundenen Erde“ zur „gesunden Erde“ apokalyptische Kassandrarufe für genauso unverantwortlich wie Bagatellisierungen der Auswirkungen des menschlichen Umganges mit der Natur.** Daß dabei die Paläontologie eine der wichtigsten zukunftsrelevanten biologischen Disziplinen geworden ist, die für die Klärung über das Warum, Wann und Wieschnell erd- und lebensgeschichtlicher Abläufe

Entscheidendes beitragen kann, hebt STRAUCH in der gleichen Arbeit resümierend hervor.

In der **notwendigen didaktischen Reduktion** erdgeschichtlicher Interpretationen bleibt die **Dimension „Zeit“** offensichtlich das dem Systemverständnis hinderlichste Phänomen in der Wissensvermittlung. KAMINSKE (1996a) gelangt zu der Feststellung (S. 37): „Die in der Erdgeschichte auftretenden langen Zeiträume von Epochen und Vorgängen sind für Schüler weder überschaubar noch vorstellbar“; und gibt entsprechende Hinweise zur didaktischen Näherbringung dieses Problems (Geologische Uhr, Zeitleiste) (vgl. Kap. 2). An gleicher Stelle verweist der Autor auf die Gefahren des Auftretens von Konfusionen bei der Anwendung der umfangreichen **geologisch-paläontologischen Fachtermini** hin. Die optimale Dosierung und adäquate Verwendung dieser Termini wird immer ein Problem der Wissensvermittlung bleiben und sich erst aus dem individuellen Dialog zwischen Lernenden und Lehrenden konkret ergeben. Interdisziplinäre Erörterungen sind dabei immer von Vorteil - sie dürfen aber nicht das fachspezifische Faktum „verwässern“. In der Leipziger Erklärung (HAUBRICH u.a., 1996) wird diesbezüglich für die **Stärkung der geowissenschaftlichen Präsenz im Geographieunterricht** unter anderem (S. 9) der „Verzicht auf unklare Lernbereiche und sogenannte Integrationsfächer, in denen geographische, historische und sozialkundliche Inhalte didaktisch unkonturiert vermengt werden;“ deutlich gefordert.

Die **Anschaulichkeit der Wissensvermittlung gewinnt durch die Verwendung konkreter erdgeschichtlicher Beispiele**, die allerdings nicht zu stark reduziert sein dürfen, da sonst das Anliegen des Nahebringens systemarer Zusammenhänge verloren geht. Einige Beispiele, die den Anforderungen der Sekundarstufe II auf verschiedenen Klassenstufen entsprechen und dem Anliegen nach ökologischer und paläobiogeographischer Plausibilität gerecht werden, hat SPRINGHORN (1996) zusammengestellt. Wie wichtig auch klare Illustrationen für die Darlegung geowissenschaftlicher Sachverhalte sind, belegt beispielsweise die einführende Geologie von GERMAN (1988), die direkt auf die didaktischen Belange der Sekundarstufe II zugeschnitten ist.

Wo die **derzeitigen Grenzen der geologisch-paläontologischen Aussagen** liegen bzw. Varianten der Fakteninterpretationen erstellbar sind, wurden in allen Teilen der vorliegenden Dissertation erörtert und insbesondere im Teil IV vertieft. Dabei müssen Fragen nach der Aussagefähigkeit der Event-Paläontologie (z.B. kurzphasiges

Massenaussterben), hinsichtlich von Schlußfolgerungen für von Menschen verursachte globale Ökokrisen, derzeitig größtenteils unbeantwortet bleiben. Die häufig hervorgehobene Prognosefähigkeit der Event-Paläontologie, die z.B. SPRINGHORN (1996) aufgreift, muß daher mit größter Zurückhaltung gewertet werden. **Die Bedeutung, die die Paläontologie für die praktischen Darlegungen der Zusammenhänge von Ökologie, Biogeographie und Klimageschichte besitzt, ist unbestreitbar. Jedoch bildet auch hier das Faktum der Lücke und der unterschiedlichen zeitlichen Auflösung der Erdgeschichte, mit allen damit verbundenen Problemen, die entscheidende Limitierung der prognostischen Aussagefähigkeit.**

Die so **gewonnenen Erkenntnisse sollten** vor allen Dingen **in die schulische Wissensvermittlung verstärkt einfließen**. Das Verstehen der in der Umwelt ablaufenden Prozesse und die Standortbestimmung der eigenen Person in dieser Umwelt durch die Lernende oder den Lernenden wird mit dem etwas gestelzten Begriff „Geoökologische Raumverhaltenskompetenz“ erfaßt. ERNST (1996) sieht in der inhaltlich mit Leben erfüllten Geoökologischen Raumverhaltenskompetenz die Zielformel, mit der die Geographie in der Schule ihren Legitimationsgrund findet. Hier setzt der unmittelbare Beitrag der Geographie innerhalb des allgemeinen Bildungsauftrages ein. In welcher Form sich diese Aufgabe in den Lehrplänen niederschlagen hat, kann hier nicht erörtert werden. Über das generelle Verhältnis von Lehrplan, Richtlinien und Curriculum sei auf WESTPHALEN (1985) und speziell für das Fach Geographie auf HAUBRICH (1993) verwiesen.

Um der **Stärkung der Geographie als eigenständiges Fach**, wie in der Leipziger Erklärung (HAUBRICH u.a., 1996) ausdrücklich gefordert wird, neben dem **Nahebringen der geographischen Situation der Erde aus dem Verständnis ihres erdgeschichtlichen Werdens heraus, höheres Gewicht zu verleihen**, sollten verstärkt moderne Medien eingesetzt werden. Gerade die vielfältigen Möglichkeiten, die das Internet neben anderen Medien bieten, kommen der notwendigen stärkeren geowissenschaftlichen Präsenz für die Öffentlichkeit und speziell für den Bildungsbereich komfortabel entgegen. Die Fülle der hier angebotenen Informationen verlangen bereits nach gefilterten und zusammengefaßten unterrichtsrelevanten Datensystemen, wie sie z.B. mit dem „**Forum Erdkunde**“ an der **Erziehungswissenschaftlichen Fakultät der Christan-Albrechts-Universität Kiel** aufgebaut wurde (HAS-

SENPFUG u. JOHN, 1997). Dabei ist die Dialogfähigkeit derartiger Systeme von besonderem Wert.

Abschließend sei darauf verwiesen, daß neben der angestrebten optimalen **kognitiven** naturwissenschaftlichen Umweltvermittlung die weltanschauliche und **emotionale Ebene** der Umwelterfahrung von großer Bedeutung ist. Die interdisziplinäre Wissensvermittlung durch fächerübergreifende Projekte, z.B. zwischen Erdkunde, Biologie und Chemie, vermag neben dem inhaltlichen Nahebringen von Fakten auch **affektive Lernziele** besser zu erreichen.

Historische Persönlichkeiten, die ein gesundes Verhältnis von Mensch mit der gottgegebenen Natur theoretisch und auch praktisch gelebt haben, sind z.B. THOMAS VON AQUINO und FRANZ VON ASSISI (NEWIG, 1992). Ehrfurcht vor der Schöpfung im Allgemeinen und vor dem Leben im Besonderen waren ihr Weg der (Um-)Welterfahrung und sollte von beispielhaftem Wert bleiben.

Welche zentrale Position die Geographie in der menschlichen Erkenntnis einnimmt und dabei von entscheidendem Bildungswert ist, kann kaum besser als mit der Feststellung IMMANUEL KANTS beschrieben werden, daß keine Disziplin den menschlichen Geist mehr bildet als die Geographie (vgl. SPERLING, 1981).

Daß uns die Welt als Ganzes erscheint, beruht nach KANT auf der menschlichen Fähigkeit, eine Idee von der Gesamtkennntnis der Welt hervorzubringen, die den Menschen mit einbezieht. Diese von KANT als „Physische Geographie“ bezeichnete Auffassung stellt sich nach moderner Interpretation durch HARD (1993) eher als physiologische Anthropologie dar.

In dieses anthropologisch geprägte Plädoyer für die Geographie münden die Worte von HASSENPFUG (1991, S. 171): „So wie jede Zeit ihre Geschichte neu schreibt, ist es offensichtlich auch notwendig, daß jede Zeit ihre Geographie neu schreiben muß. Die Geographie unserer Zeit muß Weltgeographie, Weltkunde im besten Sinne dieses Wortes sein.“ Und es ist an der Zeit, die erd- und lebensgeschichtliche Dimension in diese neue Weltkunde verstärkt einfließen zu lassen.

*Schöne Welt, wo bist du? Kehre wieder,
Holdes Blütenalter der Natur!
Ach, nur in dem Feenland der Lieder
Lebt noch deine fabelhafte Spur.
Ausgestorben trauert das Gefilde,
Keine Gottheit zeigt sich meinem Blick;
Ach, von jenem lebenswarmen Bilde
Bleibt der Schatten nur zurück.*

FRIEDRICH VON SCHILLER, 1788

V. ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Dissertation hat die Betrachtung erd- und lebensgeschichtlicher Vorgänge zum Inhalt und untersucht ihre Potentiale für die Umweltbildung, insbesondere für das Schulfach Geographie.

Die Notwendigkeit der fachdidaktischen Analyse ergab sich aus der Feststellung, daß erdgeschichtliche Themen in der allgemeinen Wissensvermittlung zu konservativ behandelt werden. Kontroverse wissenschaftliche Diskussionen, in diesem Fall hinsichtlich der Interpretation fossiler Lebensformen, werden in der Fachdidaktik zu wenig berücksichtigt.

Die Paläontologie als geologische Spezialdisziplin nimmt hierbei eine zentrale wissenschaftliche Position ein. Somit steht die interdisziplinäre Erörterung von Themen über das fossile Leben und die Vermittlung des komplexen Zeit-Raum-Verständnisses im Vordergrund. Interdisziplinäre Beziehungen bestehen besonders zu den Biowissenschaften und damit zum Schulfach Biologie und ergeben sich speziell aus den zentralen Komplexen Paläobiogeographie, Paläoökologie und Biodiversität. Durch umfangreiche Literaturanalysen wird über den aktuellen fachwissenschaftlichen Stand informiert.

Häufig entsteht in der allgemeinen Wissensvermittlung der Eindruck, daß wissenschaftliche Hypothesen bereits wissenschaftliche Ergebnisse darstellen. Ein Ziel dieser Arbeit besteht folglich darin, diesen Eindruck zu korrigieren. Zu diesem Zweck werden wissenschaftliche Inhalte nicht nur als Fakten dargelegt, sondern es werden die in der Diskussion stehenden offenen Probleme und Forschungsansätze behandelt und relativiert. Aus eigenen fachlichen Untersuchungen ergeben sich teilweise neue wissenschaftliche Ansätze und alternative Hypothesen, die für das Bild der Geo- und Biowissenschaften in der Umweltbildung von Bedeutung sein können. Unter Verwendung methodisch neuartiger Darstellungen münden die dabei gewonnenen Ergebnisse, unter Zuhilfenahme von wissenschaftshistorischen Bezügen, in didaktische Aussagen.

Die Arbeit ist gegliedert in einen einleitenden Teil (I), einen Basisteil (II), einen speziellen Teil (III) und einen allgemeinen Teil (IV).

Der Teil II enthält geowissenschaftliche Basisinformationen zu den einzelnen Erdsphären, die hier als Globosphären bezeichnet werden, insbesondere zu den Wechselwirkungen in der Biosphäre mit Klimagesichtspunkten (Eiszeiten) und einem zu-

sammenfassenden erdgeschichtlichen Biosphärenszenario. Über eine kurze Darstellung aktueller Ansichten zur Chaostheorie und ihrer Relevanz für geowissenschaftliche Interpretationen mündet dieser Teil II in eine zusammenfassende didaktische Aussage, die in erster Linie Grundprobleme geowissenschaftlicher Faktenvermittlung im Fach Geographie zum Inhalt hat. Abschließend wird eine speziell entworfene Schautafel zur Erd- und Lebensgeschichte vorgestellt.

Während der Teil II faktisch eine Ist-Dokumentation geowissenschaftlicher Phänomene beinhaltet, enthält der Teil III mit seinen Teilkomplexen Paläobiogeographie und Paläoökologie neben gesicherten geologisch-paläontologischen Fakten mehrere offene bzw. strittige Problemkreise. Dazu zählen die kontroverse Behandlung des Aussterbephänomens Wende Kreide/Tertiär, von dem u.a. die Dinosaurier betroffen waren, und das Problem der zeitadäquaten Zuordnung von Gesteinsformationen mit und ohne Fossilien (Stratigraphie). Die sich aus den Korrelationsschwierigkeiten von fossilen Lebensformen ergebenden prinzipiellen Probleme für die Paläobiogeographie werden vorgestellt und diskutiert.

In der Literatur wird das größte erdgeschichtliche Aussterbeereignis im Zeitraum der Wende Perm/Trias gesehen. Als Interpretationsvariante wird hier eine andere Deutung angeboten, die sich möglicherweise aus der Subduktion und Metamorphose mariner fossilenthaltender Sedimente infolge des Pangäazerfalls ergibt. Die damit verbundene Löschung permotriadischer Fossilien könnte diese Überlieferungslücke zur Folge gehabt haben, so daß dieses Extinktionsgeschehen in Wirklichkeit kein plötzliches Ereignis, sondern ein längerwährender Vorgang gewesen ist.

Im Kapitel Paläobiogeographie ist exemplarisch eine Kurzfassung der erdgeschichtlichen Ausbreitung der Säugetiere und Amphibien enthalten, da diese Wirbeltierklassen über eine erhebliche Signifikanz hinsichtlich terrestrischer Konfigurationen verfügen. Die rezente und fossile Amphibienverbreitung ist in verschiedenen Abbildungen dargestellt, um ihre Ausbreitung in Zeit und Raum zu verdeutlichen. Eine zentrale Position in der Veranschaulichung des Zusammenhanges von Paläogeographie und Phylogenie nehmen die kombinierten Zeit-Raum-Dendrogramme ein, die am Beispiel der Stegosaurier und zweier Säugergruppen entwickelt wurden.

Das Kapitel Paläoökologie enthält neben einer grundsätzlichen Einführung ausgewählte Beschreibungen von Fossilgemeinschaften aus dem Unterperm und aus dem Pleistozän. Erstmals werden hier u.a. neue Funde von ältesten Flugfischen aus dem Rotliegenden Chinas vorgestellt.

Eine eingehende wissenschaftliche Behandlung erfährt der Komplex eiszeitlicher Großsäuger des Hamburger Raumes mit dem aufsehenerregenden Fund eines paläolithischen Bumerangs, der aus einer Mammutrippe gefertigt wurde. Als Beispiel einer paläontologischen Spezialarbeit wird eine Analyse von Mammutbackenzähnen vorgestellt. Trotz des geologisch erheblich jungen Alters dieser Knochenfunde ergeben sich auch hier verschiedene Interpretationsmöglichkeiten, die entsprechend gewertet werden.

Die Darlegungen im Teil III, welche das fossile Leben in seinem zeitlichen Rahmen beinhalten, münden gleichfalls in eine entsprechende didaktische Aussage. Diskutiert werden fachdidaktische Literaturbeispiele zu Aussterbephänomenen und zum Thema Eiszeit. Geographische Grundbetrachtungen werden in Beziehung zu den in diesem Teil behandelten Themenkomplexen gesetzt. Auch hier werden zwei speziell nach didaktischen Gesichtspunkten entwickelte Schautafeln - „Eiszeit“ und „Geschiebe“ - vorgestellt.

Ein hier als Allgemeiner Teil IV, vorgestellter Komplex, den man vielleicht eher am Anfang erwarten würde, enthält verallgemeinerte Aussagen, die sich u.a. aus den speziellen Inhalten der Teile II und III ergeben. Zentrales Thema dieses Teiles ist das Verhältnis der Biodiversität zu ihrer lückenbehafteten Kenntnis. Vorausgeschickt werden allgemeine Auffassungen zur Evolution der Lebewelt im Zusammenhang mit Fragen der Definition der organischen Komplexität und „Höherentwicklung“.

Eine neuartige lebensgeschichtliche Gliederung nach gesamtökologischen Gesichtspunkten wird vorgestellt. Der eigentlichen Überlieferungslückenthematik von Fossilien ist eine Aufschlüsselung der rezenten und fossilen Biodiversität vorangestellt. Eine speziell hierzu erarbeitete Tabelle mit entsprechender graphischer Umsetzung bietet die Basis für die anschließenden Aussagen. Die sich daraus ergebenden Schlußfolgerungen belegen die erhebliche Lückenhaftigkeit der Fossilüberlieferung und weisen somit auf den geringen Kenntnisgrad über das vergangene Leben hin. Für diese Lückenhaftigkeit wurde der Begriff Lacunosität eingeführt. Über quantitative Vergleiche wird die Dimension der Lacunosität abgeschätzt und relativierend auf verschiedenem systematischen Niveau (Arten, Gattungen usw.) behandelt. Die Konsequenzen, die sich aus dieser Problematik ergeben, werden auf phylogenetische Fragestellungen (z.B. Punktualismus) übertragen und diskutiert.

Basierend auf der Analyse von Biodiversität und Lacunosität wird abschließend der Aspekt der morphologischen Formenausprägung in der Lebewelt unter dem Termini-

nus Typus behandelt. Neben wissenschaftshistorischen Bezügen und erkenntnistheoretischen Fragen werden verschiedene Typusformen vorgestellt. Über eine Zusammenstellung und Abstrahierung der verschiedenen morphologischen Typen - Lebensformen - stellt der hier so bezeichnete Habitus Typus das eigentliche Erscheinungsbild fossiler und rezenter Formen dar. Ausgangspunkt für diese Überlegungen ist die Erscheinung der konvergenten Evolution. Eine Betrachtung der Habitus Typen von Landwirbeltieren führt zur Ausweisung von fiktiven Lebensformen, die infolge hoher Lacunosität nicht belegt sind, aber aus dem ökologischen Zusammenhang heraus zu erwarten sind.

In der abschließenden didaktischen Aussage wird die aktuelle, bildungsrelevante Bedeutung der Thematik Biodiversität dargelegt. Diskutiert werden die großen Bemühungen seitens der Fachdidaktik Geographie zur Erhöhung des geowissenschaftlichen Anteils für das Fach Erdkunde in der Schule. Hervorgehoben wird dabei besonders die Rolle der Paläontologie, die wesentlich zu einer Bereicherung des Faches Geographie/Erdkunde beiträgt.

Es verbleiben zum Schluß folgende grundsätzliche Fragen:

1. Reicht der geologisch/paläontologische Befund aus, um Probleme der erdgeschichtlichen Komplexität und Evolution ausreichend zu klären?
2. Welche Schlußfolgerungen können wir für unsere Gegenwart daraus ziehen und wie weit können diese für zukünftige konkrete Handlungen und Verhaltensweisen relevant sein?

Bei aller Lückenhaftigkeit der Überlieferung bietet das umfangreiche Faktenmaterial eine Fülle von Informationen, die ein abgerundetes und plausibles Bild der Erdgeschichte in seiner Komplexität geben. Die Probleme der ersten Frage liegen im Detail, nicht im Prinzipiellen. Aus der somit gegebenen Relativierung in der Beantwortung der Frage 1 ergibt sich für Frage 2 folgende Aussage: Die Begrenztheit der zeitlichen Auflösung und die Lückenhaftigkeit der Überlieferungen beschränken die Objektivität der Erkenntnisse und bieten Raum für subjektive Deutungen.

So ist gegenüber Aussagen prognostischer Art, die sich auf erd- und lebensgeschichtlichen Prozessinterpretationen berufen, eine gewisse Skepsis geboten. Für den Transfer in den Bildungsbereich muß stets klar zwischen gesicherten Fakten und in der Diskussion stehenden Hypothesen unterschieden werden. Hier die Grenzen zu finden, bleibt letztendlich ein Problem der menschlichen Erkenntnisfähigkeit.

ABSTRACT

This dissertation describes geo and biohistorical considerations and focuses explicitly on their potential for Environmental Studies, in particular for the school subject Geography.

Die necessity of this subject-specific, didactical analysis results from the observation that geohistorical issues are treated too conservatively in the general knowledge transfer. Controversial scientific discussions are ignored to a large extent in pedagogy, in this case concerning the interpretation of fossil life forms.

Palaeontology as a special geological discipline represents here the central scientific position. Therefore, I am focussing on the interdisciplinary discussion of topics on fossil life and the communication of the complex time-space understanding. Interdisciplinary relationships exist especially to the bio sciences, and therefore to the school subject Biology. It therefore consists specifically in the central complexes Palaeobiogeography, Palaeoecology and biodiversity. Based on comprehensive literature analyses, the current subject-related scientific status is discussed in the following.

Frequently, the impression is given for the general transfer of knowledge that scientific hypotheses represent already scientific facts. Thus, one of the aims of this task is the attempt to correct this impression. For this purpose, scientific subject matter is not offered as facts, but the open problems and research approaches, which are subject to ongoing discussion, are described and qualified. Based on my own subject-specific research, some partially new scientific approaches and alternative hypotheses emerge, which may be of importance for the presentation of geo and bio sciences in Environmental Studies. Using methodologically new representations, the obtained results are expressed as didactic statements supported by science-historical references.

This treatise is structured into the introduction (I), a basic part (II), a specific part (III) and a general part (IV).

Part II comprises geoscientific basic information on the individual earth spheres, referred to here as globospheres, in particular on the interrelations in the biosphere in terms of climate (glacial periods) and a comprehensive geohistorical biosphere scenario. Via a short description of actual views on chaos theory and its relevance for geoscientific interpretation, this Part II leads to a summarised didactic statement,

which contains mainly basic problems in the transfer of geoscientific facts in the subject Geography. Finally, a chart especially designed for geo and biohistory is presented.

While Part II contains an actual documentation of geoscientific phenomena based on facts, Part III with its partial complexes Palaeobiogeography and Palaeoecology comprises several open or controversial problem fields as well as secured geological palaeontological facts. These include the controversial discourses on the extinction phenomenon at the changeover Cretaceous/Tertiary, which affected the dinosaurs amongst others, and the problem of an adequate allocation of the rock formation with and without fossils (stratigraphy) to the historical period. The principal problems resulting from the difficulty to correlate fossil life forms are presented and discussed for Palaeobiogeography.

The literature determines the period of the changeover Perm/Trias as the largest geohistorical extinction event. This paper offers a different explanation as an interpretation variant, which may result from the subduction and metamorphosis of marine sediments containing fossils due to the Pangea spreading. The deletion of permotriadic fossils due to this could be the reason for the record gap, thus the extinction event may actually not have been a sudden event but indeed a long-lasting process.

In chapter Palaeobiogeography you find a short version as an example of the geohistorical expansion of mammals and amphibians, since these vertebrate classes show considerable significance regarding terrestrial configurations. The recent and fossil expansion of amphibians is represented in various diagrams in order to illustrate their expansion in time and space. The combined time-space dendrograms take a central position in the demonstration of the connection between Palaeogeography and Phylogeny, which have been developed for the example of the stegosaurus and of two mammal groups.

Chapter Palaeoecology includes selected descriptions of fossil communities from the Sub-Perm and the Pleistocene in addition to a basic introduction. New discoveries of the oldest flying fishes from the Rotliegende of China are introduced for the first time. The complex of large ice-age mammals from the Hamburg area is scientifically discussed in detail, including the spectacular discovery of a Palaeolithic boomerang manufactured from the rib of a mammoth. The analysis of mammoth molars is presented as an example of a palaeontological special task. Despite the geologically

young age of these bone discoveries, different interpretation possibilities are conceivable here as well, which are validated respectively.

The expositions in Part III, which comprise the fossil life in its time frame, also result in a respective didactic statement. Subject-related didactic examples of literature on the extinction phenomenon and regarding the topic of ice-age are discussed. Basic geographic considerations are linked to the thematic complex treated in this part. Here, two charts, 'Ice-age' and 'Glacial drift' – especially designed according to didactic aspects – are also presented.

A general Part IV, moved forward here and typically expected at the beginning, consists of generalised statements, which result from the particular contents of Part II and III. The central topic of this part is the relationship between biodiversity and our fragmentary understanding of it. General perceptions regarding the evolution of the living environment relating to questions on the definition of organic complexity and 'higher development' initiate this part, and a novel life historical structure is presented according to collective ecological aspects.

A classification of the recent and fossil biodiversity is described prior to the actual topic – the gaps in the prehistoric record. A table especially created with the corresponding graphic representation constitutes the basis for the following statements. The resulting conclusions demonstrate the considerable gaps in the fossil record and therefore point to lack of knowledge of the past life. The term 'lacunosity' has been introduced for these gaps. The dimension of the lacunosity is estimated by quantitative comparisons and treated on distinct systematic levels (species, families, etc.) by putting it into perspective. The consequences resulting from this problem are related to phylogenetic questions (e.g. punctualism) and discussed.

Based on the analysis of biodiversity and lacunosity, the aspect of the morphological development in the living environment is finally treated under the type term. Various type forms are presented in addition to science-historical relations and epistemological questions. By collecting and abstracting the different morphological types – life forms – the 'habito type' (term named here) represents the true image of fossil and recent forms. The starting point for these considerations is the appearance of the convergent evolution. Viewing the habito types of land vertebrates leads to the specification of fictitious life forms, which are not documented due to high lacunosity, however, they would be predictable from the ecological context.

Within the concluding didactic statement, the actual educationally relevant significance of the topic 'biodiversity' is expressed. The great endeavours are discussed, which exist on the part of the educational subject Geography regarding an increase of the geoscientific proportion for the subject Geography at school. The role of Palaeontology is stressed particularly, which contributes considerably to the general enrichment of the subject Geography.

The following basic questions remain in the end:

1. Is the geological/palaeontological record sufficient to clarify the problems of the geohistorical complex and evolution satisfactorily?
2. Which conclusions can be drawn for our present, and in which way can these be relevant for concrete actions and behaviour patterns in the future?

Although the extensive factual material is restricted by the gaps in the record, it nevertheless offers a multitude of information, which presents a rounded and plausible illustration of the complexity of geohistory. The problems of the first question lie in the detail not in the principal. Thus, based on the existing relativity in answering question 1, the following statement results for question 2. The limitation of the periodic determination and the gaps in the record restrict the objectivity of the findings and gives way to subjective interpretation.

Thus, a certain scepticism is required concerning prognostic statements, which are based on geo and biohistorical interpretations of processes. For the transfer to the educational sector, secured facts and hypotheses under discussion have to be distinguished clearly. How to determine the limits will eventually remain a problem of human cognitive capacity or insight.

ABBILDUNGS - UND TABELLENVERZEICHNIS

Sofern bei den Abbildungen und Tabellen nicht auf andere Autoren verwiesen wird, handelt es sich um Originaldarstellungen, die für diese Arbeit entwickelt wurden.

ABBILDUNGEN:

	Seite
Abb. 1: Beziehungssystem der Umweltbildung / Umweltbewußtsein im allgemeinen Feld der Natur-, Geistes- und Erziehungswissenschaften	11
Abb. 2: Hierarchische Gegenüberstellung von Neontologie (Lehre von den heutigen Lebewesen) / Physiogeographie und Paläontologie / Historische Geologie (Erdgeschichte) im allgemeinen Feld der Bio- und Geowissenschaften	14
Abb. 3: Kreislauf der Gesteine mit Prozeßabläufen und Wirkungskräften	23
Abb. 4: Kohlenstoffdioxidgehalte und Temperatur in der Atmosphäre während der letzten 160000 Jahre mit Temperaturoptimum im Eeminterglazial und im Holozän (verändert nach FRAEDRICH, 1996).	29
Abb. 5: Darstellung (in Form eines Venn-Diagramms) des Ineinandergreifens verschiedener Erdsphären, die hier allgemein als Globosphären bezeichnet werden	37
Abb. 6a: Prozentuale Elementverteilung (logarithmisches Säulendiagramm) entsprechend Tabelle 2a	38
Abb. 6b: Prozentuale Diagrammdarstellung der „fünf großen“ Elemente, zuzüglich Prozentverhältnis Wasserstoff / Sauerstoff entsprechend Tabelle 2b	39
Abb. 7: Für den Bildungsbereich (Schulverband Bordschholm/Eiszeitmuseum S.H.) nach Kriterien der Anschaulichkeit aufbereitete großformatige Schautafel über die Erdgeschichte und die Entwicklung des Lebens (Entwurf und Ausführung KOPP, 1997)	54
Abb. 8: Darstellung einer unterkreidezeitlichen Wechsellagerung von Ton-, Sand- und Kalkstein des tieferen Untergrunds Südwestmecklenburgs nach Bohrungen und Geophysik. Die Entfernungen der Bohrpunkte lassen auch andere Korrelationsmöglichkeiten (Verbindungen der einzelnen Schichten) zu! (aus KOPP, 1985)	58
Abb. 9a: Fossilvorkommen der kleinen permischen Echse <i>Mesosaurus</i> in Afrika und Südamerika als Beleg („fossiles Siegel“) für das Auseinanderbrechen des Urkontinentes Gondwana	69
Abb. 9b: Rezente Verbreitung dreier Lungenfischgattungen in Südamerika, Afrika und Australien, gleichfalls als Beleg („zerbrochenes fossiles Siegel“) für Gondwana	69

	Seite
Abb. 10: Darstellung des Vorkommens der wichtigsten rezenten Amphibienfamilien nach Angaben aus HOFRICHTER u.a. (1998)	85
Abb. 11: Darstellung des Vorkommens mesozoischer Amphibien nach Angaben aus CARROLL (1993)	87
Abb. 12: Darstellung des Vorkommens paläozoischer Amphibien nach Angaben aus CARROLL (1993)	90
Abb. 13: Paläogeographie (Plattentektonische Konfiguration) der Abbildungen 13 bis 18 nach SMITH (1981) Wahrscheinliches Verbreitungsmuster der ältesten Amphibien im Oberdevon mit entsprechender Paläogeographie nach Angaben aus CARROLL (1993) und HOFRICHTER u.a. (1998)	92
Abb. 14: Wahrscheinliches Verbreitungsmuster der Amphibien im Karbon mit entsprechender Paläogeographie nach Angaben aus CARROLL (1993) und HOFRICHTER u.a. (1998)	92
Abb. 15: Wahrscheinliches Verbreitungsmuster der Amphibien im Unterperm mit entsprechender Paläogeographie nach Angaben aus CARROLL (1993) und HOFRICHTER u.a. (1998)	93
Abb. 16: Wahrscheinliches Verbreitungsmuster der Amphibien im Oberperm mit entsprechender Paläogeographie nach Angaben aus CARROLL (1993) und HOFRICHTER u.a. (1998)	93
Abb. 17: Wahrscheinliches Verbreitungsmuster der Amphibien in der Obertrias mit entsprechender Paläogeographie nach Angaben aus CARROLL (1993) und HOFRICHTER u.a. (1998)	94
Abb. 18: Wahrscheinliches Verbreitungsmuster der Amphibien Jura/Kreide mit entsprechender Paläogeographie nach Angaben aus CARROLL (1993) und HOFRICHTER u.a. (1998);	94
Abb. 19: Diagrammdarstellung zu Tabelle 4 mit Verdeutlichung des zahlenmäßigen Fundschwerpunktes in Nordamerika und Europa	96
Abb. 20: Zeitliches und räumliches Stammbaumschema der Stegosaurier (Panzerdinosaurier). Die phylogenetischen Beziehungen und die mögliche Verbreitung sind im Zusammenhang zur Paläogeographie einzelner Zeitabschnitte gesetzt, wobei die roten Ovale die heutigen Fundpositionen aufzeigen (verändert nach KOPP, 1988)	99
Abb. 21: Zeitliches und räumliches Stammbaumschema der Rüsseltiere mit Kombination von Phylogenie und Paläogeographie	100
Abb. 22: Zeitliches und räumliches Stammbaumschema der Pferde mit Kombination von Phylogenie und Paläogeographie	100
Abb. 23: Wahrscheinliche Nahrungsbeziehungen zwischen Mikroorganismen, Wirbellosen, Fischartigen (Haie), Fischen und Amphibien in den Manebacher Schichten des Thüringer Unterrotliegenden (verändert nach KOPP, 1988)	115

	Seite
Abb. 24: Zeitliches Entwicklungsschema als paläotektonischer Profilschnitt in Norddeutschland mit Betonung der für diese Region typischen Salzstockgenese (verändert nach KOPP, 1985); dargestellt sind 4 Zeitschnitte (von unten nach oben): Beginn Kreide, Beginn höhere Unterkreide, Beginn Tertiär und rezent	117
Abb. 25: Für den Bildungsbereich (EWF der CAU Kiel, Museum für Natur und Umwelt Lübeck und Schulverband Bordeholm/Eiszeitmuseum S.H.) nach Kriterien der Anschaulichkeit aufbereitete großformatige Schautafel über die Geologie von S.H. (Entwurf 1992 und letzte Ausführung KOPP, 1997)	118
Abb. 26: Erdgeschichtlich versetztes Auftreten analoger Formen von „fliegenden Fischen“ in der Stammesgeschichte der strahlenflossigen Fische (Phylogenie nach CARROLL, 1993)	124
Abb. 27: Darstellung des Hamburger Raumes z.Z. des Höchststandes der Weichseleiszeit mit Großsäugern (verändert nach EHLERS in BENDA, 1995; Tiere nach THENIUS, 1962; die Schematisierung der Abflußsysteme ist EISSMANN, 1981 nachempfunden)	135
Abb. 28: Jungpleistozäne Mammutreste aus dem Harburger Raum (geschwärzt); verbildlicht am Skelett eines Mammuts von Borna bei Leipzig (nach ABEL, 1925)	140
Abb. 29: Prozentuales Artenspektrum nach Knochenanzahl (entsprechend Tabelle 8) der pleistozänen Großsäuger im Harburger Raum	142
Abb. 30: Hexagrammdarstellung der Großsäuger, die entsprechend dem jahreszeitlichen Wechsel während des Weichselglazials im Hamburger Raum lebten	145
Abb. 31: Weichselzeitliche Verbreitung von Höhlenlöwe, Höhlenbär, Mammut und Fellnashorn (nach ANDERSEN u. BORNES, 1994, mit Ergänzung nach KAHLKE, 1994)	147
Abb. 32: Darstellung der Funktionsabfolge von Mammutbackenzähnen mit Zahngrößenprogression und Funktionsüberlappung beim Zahnwechsel; die Keulendarstellung stellt eine Idealisierung des effektiven lebenslangen Elefantenzahnvolumens dar	149
Abb. 33: Molaren (Backenzähne) von <i>M. primigenius</i> aus der Hamburg-Harburger Elbaue in Occlusalansicht (Sicht auf die Kaufläche) mit lateralem Umriß; distale Richtungen (vom Körper weg orientiert) der Oberkieferzähne nach rechts bzw. der Unterkieferzähne nach links gerichtet	152
Abb. 34: Darstellung der in Tabelle 10 enthaltenen Altersklassierung der untersuchten 21 Molaren von <i>M. primigenius</i>	154
Abb. 35: Paläolithischer (altsteinzeitlicher) 41 cm langer „Wurfstock“ aus dem Weichselglazial des Harburger Raumes (Kiesgrube Neuland-Beton); dieser Fund ist für den Norddeutschen Raum einmalig! (KOPP; 1997 u. 1998)	158

	Seite
Abb. 36: Für den Bildungsbereich (EWF der CAU Kiel, Museum für Natur und Umwelt Lübeck, Hamburger Museum für Archäologie und die Geschichte Harburgs, Kreisheimatmuseum Aschersleben und Schulverband Bordesholm/ Eiszeitmuseum S.H.) nach Kriterien der Anschaulichkeit aufbereitete großformatige Schautafel über das Eiszeitalter in Norddeutschland (Entwurf 1992 und letzte Ausführung KOPP, 1997)	163
Abb. 37: Für den Bildungsbereich (EWF der CAU Kiel, Schulverband Bordesholm/Eiszeitmuseum S.H. und Natureum Niederelbe) nach Kriterien der Anschaulichkeit aufbereitete großformatige Schautafel über die Herkunft der Geschiebe (Entwurf und Ausführung KOPP, 1997)	166
Abb. 38: Darstellung eines allgemeinen Beziehungssystems der Erkennbarkeit von Paläoökosphären, die hier aus dem Faktum der lückenhaften fossilen Überlieferung als Abstraktion abgeleitet wurde	181
Abb. 39: Darstellung des bekannten rezenten Artenspektrums nach Zusammenstellung in Tabelle 12 (Erläuterung der einzelnen Gruppen siehe Tabelle 12)	192
Abb. 40: Wahrscheinliches rezentes Artenspektrum	192
Abb. 41: Darstellung des bekannten fossilen Artenspektrums (nur Tiere) nach Zusammenstellung in Tabelle 12 (Erläuterung der einzelnen Gruppen siehe Tabelle 12)	193
Abb. 42: Unbekanntes „wahrscheinliches“ fossiles Artenspektrum	193
Abb. 43: Darstellung des Verhältnisses von rezenter Biodiversität zur erdgeschichtlichen Biodiversitätszunahme in zwei Varianten (linear und exponentiell); neben den zwei Kurvenverläufen sind als Varianten unendlich viele vorstellbar!	201
Abb. 44: Veranschaulichung der relativen Überlieferungswahrscheinlichkeiten von Taxa (Arten bis Reiche) und Lacunositätsverlauf (Lückenhaftigkeit der Überlieferung) bezogen auf den erdgeschichtlichen Zeitraum (logarithmischer Maßstab)	203
Abb. 45: Hierarchische Klassifikation der hier entwickelten Vorstellungen von den einzelnen biologischen Typen	220

TABELLEN:

	Seite
Tab. 1: Übersichtsschema zur vorliegenden Arbeit	18
Tab. 2a: Prozentuale Elementzusammensetzung der Gesteins-, Wasser-, Lebens- und Lufthülle der Erde (aus WHITE u.a., 1992)	38
Tab. 2b: Prozentuale Darstellung der „fünf großen“ Elemente entsprechend Tabelle 2a zuzüglich Bildung des Prozentverhältnisses Wasserstoff /Sauerstoff	39
Tab. 3: Erdgeschichtliche Gliederung verändert n. HAQ u. van EYSINGA (1987). Nach neuen Erkenntnissen beginnt das Kambrium bei 540×10^6 J. ! (Vgl. MACDOUGALL, 2000). (Die Pfeile weisen auf Maßstabssprünge hin).	46
Tab. 4: Zusammenstellung der Anzahl und geographisch sowie zeitlichen Verbreitung der Temnospondylgattungen einschließlich Ichthyostegalia und Loxommatoidea (alles Labyrinthodontia = Panzerturche i. e. S.) nach Angaben aus CARROLL (1993). (x: neueste Funde im australischen Unterkarbon zahlenmäßig nicht berücksichtigt)	96
Tab. 5: Gliederung des Thüringer Rotliegenden (Unteres Perm). Die linke Spalte enthält die lokalen Schichtbezeichnungen	112
Tab. 6: Zusammenstellung wichtiger permischer Amphibien und Reptilien nach Körpergrößen und Ernährungsweisen	113
Tab. 7: Schichtenfolge des Jungpleistozäns und Holozäns Mitteleuropas (verändert nach SCHIRMER u.a., 1995 und AARIS-SØRENSEN, 1998) mit Kulturstufen (nach HENKE u. ROTHE, 1994)	137
Tab. 8: Anzahl der pleistozänen Großsäugerreste aus dem Harburger Raum	142
Tab. 9: Bewertung der Molaren von <i>Mammuthus primigenius</i> (Wollhaarmammut) aus der Hamburg-Harburger Elbaue	151
Tab. 10: Zuordnung der ersten 21 Molaren von <i>M. primigenius</i> , die in Tabelle 9 ausgewertet sind, in verschiedene Alterstufen bzw. -klassen	153
Tab. 11: Alternative erdgeschichtliche Gliederung in einzelne paläobiologische Phasen, als Ergebnis der hier entwickelten gesamtpaläoökologischen Vorstellungen	182
Tab. 12: Zusammenstellung rezenter und fossiler Arten- und Gattungszahlen	191
Tab. 13: Äquivalente Vertreter des „Wolfstypes“ innerhalb der Giganthera (vierfüßige Großtiere) als Beispiel eines Habitotypes	234

L I T E R A T U R V E R Z E I C H N I S

- AARIS-SØRENSEN, K. (1998): Danmarks Forhistoriske Dyreverden. 3. Aufl., Værløse. (Gyldendal).
- AARIS-SØRENSEN, K., K. STRAND PETERSEN and H. TAUBER (1990): Danish Finds of Mammoth (*Mammuthus primigenius* (BLUMENBACH)) Stratigraphical position, dating and evidence of Late Pleistocene environment. Danmarks Geologiske Undersøgelse. København.
- ABEL, O. (1912): Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart.
- ABEL, O. (1914): Die vorzeitlichen Säugetiere. Jena. (Verlag von G. Fischer).
- ABEL, O. (1921): Allgemeine Paläontologie. Berlin und Leipzig. (Walter de Gruyter u. Co. Sammlung Göschen).
- ABEL, O. (1924): Die Eroberungszüge der Wirbeltiere in die Meere der Vorzeit. Jena. (G. Fischer-Verlag).
- ABEL, O. (1925): Geschichte und Methode der Rekonstruktion vorzeitlicher Wirbeltiere. Jena. (G. Fischer-Verlag).
- ABEL, O. (1929): Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena. (G. Fischer-Verlag).
- ABEL, O. (1939). Das Reich der Tiere. Tiere der Vorzeit in ihrem Lebensraum. Berlin. (Im Deutschen Verlag).
- ACKERMANN, J. (1998): Dinosaurs Take Wing. New Fossil Finds From China Provide Clues to the Origin of Birds. National Geographic, Juli 1998. 74-99.
- ADAM, K. D. (1956): Zur Phylogenie der pleistozänen Elefanten Europas. Ass. Int. Étud., Quarternaire Rom, 1077-1085.
- ADAM, K. D. (1961): Die Bedeutung der pleistozänen Säugetier-Faunen Mitteleuropas für die Geschichte des Eiszeitalters. Stuttgarter Beitr. Naturkd. 78, 1-34.
- AHRENS, C. (1981): Jahrtausende im Zeitraffer. Neumünster. (Wachholtz Verlag).
- ALLEY, R. B. u. M. L. BENDER (1998): Grönlands eisiges Klima-Archiv. Spektrum der Wissenschaft, April 1998. 50-55.
- ALVAREZ, V. u. F. ASARO (1990): Die Kreide-Tertiär-Wende: ein Meteoriteneinschlag? Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft, Heft 12). 52-59.
- ANDERSEN, B. G. u. H. W. BORNS (1994): The ice age World. Oslo Oxford New York. (University Press).
- ANDERSON, D. L. (1989): Theory of the Earth. Oxford. (Blackwell Scientific).
- ANDREE, J. (1933): Über diluviale Moschusochsen - Abh. westf. Provinzial-Museum für Naturkunde, 4. Jahrg., 5-34.
- ATTMER, H., ECKLOFF, W. u. G. KOPP (1999): Das Eiszeitalter in Nordeuropa. In: ECKLOFF, W. (Hrsg.): Museum für Natur und Umwelt/Walbaum-Festschrift. Ber. d. V. „Natur und Heimat“ u. d. Naturhist. Mus. zu Lübeck. H. 25/26. 124-132. Lübeck. (Schmidt Römhild).

- AUTORENKOLLEKTIV (1993/1995): Mammal Species of the World. Washington. (Smithsonian Institute).
- AUTORENKOLLEKTIV (1994): Geographische Bildung und Umwelterziehung - Eine Forderung unserer Zeit. Ein bildungspolitisches Positionspapier zur Standortbestimmung des Geographieunterrichts in der Bundesrepublik Deutschland. Verband Deutscher Schulgeographen e. V. Hannover Berlin.
- AUTORENKOLLEKTIV (1998): Urvögel. Praxis der Naturwissenschaften Biologie. H. 5/47. 15. Juli 1998. 1-50.
- BACHMANN, K. (1992): Denn Bestand hat nur der Wandel. In: Das Überlebensprinzip, Ökologie + Evolution. GEO, Nr. 2. 6-23.
- BACKHAUS, E. (1964): Die Lamellibranchiaten aus den roten permischen Schichten von Lieth bei Elmshorn (Holstein). Hannover. Geol. Jb., 82. 103-130.
- BAKKER, R. T. (1972): Anatomical and Ecological Evidence of Endothermy in Dinosaurs. Nature. Vol. 238. Juli 14. 81-85.
- BAMBACH, K. R. (1977): Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic. Paleobiology. 3. Jacksonwille, N. Y. 152-167.
- BANARESCU, P., u. N. BOSCAIU (1978): Biogeographie. Jena. (Fischer-Verlag).
- BAYRHUBER, H. u. U. KULL (1998): Linder Biologie. Hannover. 21. Aufl. (Schroedel Verlag).
- BECK, W. S., K. F. LIEM a. G. G. SIMPSON (1991): Life. An Introduction to Biology. New York. (Harper Collins Publishers).
- BEHRENSMEYER, A. K. u. a. (1992): Terrestrial Ecosystems through time. Chicago London. (The University of Chicago Press).
- BENDA, L. u. a. (1995): Das Quartär Deutschlands. Stuttgart.(Gebrüder Borntraeger).
- BENTON, M. J. (1985): Patterns in the Diversification of Mesozoic non-marine Tetrapods and Problems in historical Diversity Analysis. Special Papers in Palaeontology Nr. 33 186-197.
- BENTON, M. J. (1990): Vertebrate Palaeontology. London. (Harper Collins Academic).
- BENTON, M. J. (1990a): Mass extinctions in the fossil record of late Palaeozoic and Mesozoic tetrapods. In: KAUFMANN, E. G. u. O. H. WALLISER. Extinction Events in Earth History. Lecture Notes in Earth Sciences. 30. 239-252. Proceedings of the Project 216: Global Biological Events in Earth History. Berlin Heidelberg New York. (Springer-Verlag).
- BENTON, M. J. (1990b): Evolutionsforschung aus der Sicht des Paläontologen. In: JÜDES, U., G. EULEFELD u. T. KAPUNE (1990): Evolution der Biosphäre. Edition Universitas. Stuttgart. (S. Hirzel-Wissens. Verlagsgesells.). 9-50.
- BENTON, M. J. (1993): The Fossil Record 2. London Glasgow New York. (Chapman u. Hall).
- BENTON, M. J. (1995): Diversification and Extinction in the History of Life. Science, Vol. 268. 7 April. 52-58.

- BERNHARDT, D. u. a. (1985): Evolution und Stammesgeschichte der Organismen. Jena. (Fischer-Verlag).
- BERTALANFFY, L. v. (Hrsg.) (1950): Handbuch der Biologie. Lieferung 23/24. Potsdam. (Akademische Verlagsgesellschaft Athenaion).
- BERTALANFFY, L. v. (1951): Auf den Pfaden des Lebens. Frankfurt. (Umschau Verlag).
- BERTALANFFY, L. v. (1953): Biophysik des Fließgleichgewichtes. Braunschweig. (Verlag Wieweg).
- BERTALANFFY, L. v. (1968): General System Theory - Foundations, Development, Applications. New York.
- BESSE, J. u. a. (1986): The Deccan Trapps (India) and Cretaceous - Tertiary Boundary Events. In: WALLISER, O. H.: Global Bio-Events, Critical Approach, Proceedings of the First Internat. Meeting of the JGCP Projekt 216: Global Biol. Events in Earth History. 365-370. Berlin Heidelberg New York. (Springer Verlag, Lectures Notes in Earth Sciences, 8).
- BICK, H. (1989): Ökologie. Stuttgart. (G. Fischer-Verlag).
- BIERWIRTH, J. (1992). Bekenntnis zu einem sterbenden Fach. Geographie heute 98/1992. 48-49.
- BIRKENHAUER, J. (1971): Erdkunde I. Eine Didaktik für die Sekundarstufe. Düsseldorf. (Pädagogischer Verlag Schwann).
- BISCHOFF, G. (1995): Ein erweitertes, globales Modell der Plattentektonik. In: Geodynamik und Plattentektonik. Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft). 40-51.
- BLAUSTEIN, A. R. u. D. B. WAKE (1995): Das Rätsel des weltweiten Amphibiensterbens. Spektrum der Wissenschaft. H. 6. 58-63.
- BLÜM, V. (1985): Vergleichende Reproduktionsbiologie der Wirbeltiere. Heidelberg New York Tokyo. (Springer-Verlag).
- BLUMENBACH, J. F. (1799): Handbuch der Naturgeschichte. Göttingen. (Dieterich).
- BÖGER, H. (1970): Bildung und Gebrauch von Begriffen in der Palökologie. Oslo. Lethaia, 3. 243-269.
- BÖGER, H. u. C. DEVEY (1998): Massenaussterben und ihre Ursachen: kritische Betrachtung, 27.1.98. Ringvorlesung WS 97/98 der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel. „Naturkatastrophen prägen die Erd- und Menschheitsgeschichte“.
- BÖHN, D. (Hrsg.) (1999): Didaktik der Geographie Begriffe. München. (Oldenbourg Verlag).
- BOESSNECK, J. u. A.v.d. DRIESCH (1973): Die jungpleistozänen Tierknochenfunde aus der Brillenhöhle. In: G. RIEK. Das Paläolithikum der Brillenhöhle bei Blau-beuren. Stuttgart. (Verlag Müller und Gräff).
- BOKELMANN, K. (1979). Rentierjäger am Gletscherrand in Schleswig-Holstein? Of-fa, Bd. 36, Neumünster, 12-22.
- BOKELMANN, K. (1991): Some new thoughts on old data on humans and reindeer in the Ahrensburgian tunnel valley in Schleswig-Holstein, Germany. In: BAR-

- TON, N. u.a. (Ed.): The Late Glacial in north-west Europe. CBA Research Report, No 77, Oxford.
- BOKELMANN, K., D. HEINRICH u. B. MENKE (1983): Fundplätze des Spätglazials am Hainholz - Esinger Moor, Kreis Pinneberg. Neumünster. Offa, 40, 199-239.
- BOSINSKI, G. (1981): Gönnersdorf - Eiszeitjäger am Niederrhein. Koblenz (L.-Museum).
- BOY, J. A. (1972): Palökologischer Vergleich zweier berühmter Fossilagerstätten des deutschen Rotliegenden (Unterperm, Saar-Nahe-Gebiet). Notbl. hess. Landesamt f. Bodenforsch. 100. 46-59.
- BOY, J. A. (1992): Evolution bei den Amphibien. Bremen. Veröff. Übersee-Mus., Nat. Wiss., 11. 27-40.
- BOY, J., A. u. T. MARTENS (1991): Zur Problematik chronostratigraphischer Korrelation im mitteleuropäischen Rotliegend (?oberstes Karbon-Perm). Newsl. Stratigr., 25 (3), Berlin Stuttgart. (Gebr. Borntraeger). 163-192.
- BRÄUER, G. (1984): Der Stirnbeinfund von Hahnöfersand - und einige Aspekte zur Neandertaler Problematik. Hammaburg, Neue Folge 6, Neumünster. 15ff.
- BRATLUND, B. (1992/93): Ein Riesenhirschschädel mit Bearbeitungsspuren aus Lüdersdorf, Kreis Grevesmühlen. Offa Bd. 49/50. Neumünster. (Karl Wachholtz Verlag). 7-14.
- BREITBACH, Th. (1996): Das Eiszeit-Puzzle. Geographie heute. 144/1996. 40-41.
- BREUER, G. (1996): CO₂-Verminderung im Paläozoikum. Naturw. Rdsch., 49. Jahrgang, Heft 11. 451-452.
- BRIGGS, J. C. (1987): Biogeography and plate tectonics. Amsterdam Oxford New York Tokyo. (Elsevier).
- BRIGGS, J. C. (1995): Global Biogeography. Amsterdam Lausanne New York. (Elsevier Science).
- BRIGGS, J. u. F. D. PEAT (1995): Die Entdeckung des Chaos. dtv. München. (Deutscher Taschenbuch Verlag).
- BRINKMANN, R. (1991): Abriss der Geologie, Bd. II. Stuttgart. (Enke-Verlag).
- BROECKER, W. S. (1987): Der Ozean. In: Die Dynamik der Erde. Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft). 144-155.
- BROECKER, W. S. (1994): Labor Erde. Berlin Heidelberg New York. (Springer-Verlag).
- BROECKER, W. S. (1996): Plötzlicher Klimawechsel. Spektrum d. Wissenschaft, Januar 1996. 86-92.
- BROECKER, W. S. & DENTON, G. H. (1990): Ursachen der Vereisungszyklen. Spektrum d. Wissenschaften: Verständliche Forschung. Atmosphäre Klima, Umwelt. 78 – 87.
- BRONN, H. G. (1849): Index Palaeontologicus oder Übersicht der bis jetzt bekannten fossilen Organismen.
- BRONN, H. G. (1858): Untersuchungen über die Entwicklungs-Gesetze der organischen Welt während der Bildungs-Zeit unserer Erd-Oberfläche. Stuttgart.
- BRÜCKNER, H. (1995): Die Entstehung der Ozeane. GR 47, H 2, 74-81.

- BUFFETAUT, E. (1983): Mesozoic Vertebrates from Thailand: a Review. Warszawa. Acta Palaeontologica Polonica, Vol. 28, No. 1-2. 43-53.
- BUHRKE, T. (1997): Schneller Erdkern. Kosmos 2/97. 9.
- BURCHFIELD, B. C. (1988): Die kontinentale Kruste. In: Die Dynamik der Erde. Heidelberg (Spektrum der Wissenschaft). 80-93.
- BUSCH, R. u. H. SCHWABEDISSEN (1991): Der altsteinzeitliche Fundplatz. Salzgitter - Lebenstedt, Teil 2, Naturwissenschaftliche Untersuchungen. Köln Weimar Wien. (Böhlau Verlag).
- CARROLL, R. L. (1993): Paläontologie und Evolution der Wirbeltiere. Stuttgart New York. (Georg Thieme Verlag).
- CARROLL, R. L. (1997): Patterns and Processes of Vertebrate Evolution. Cambridge. (University Press).
- CHRISTNER, J. (1995): Abiturwissen Ökologie. Stuttgart. (Klett-Verlag).
- CHRISTOPHERSON, R. W. (1994): Geosystems. Englewood Cliffs, New Jersey. (Macmillan College Publishing Company).
- CLARK, S. P. (1977): Die Struktur der Erde. Stuttgart. (F. Enke Verlag).
- CLOUD, P. (1988): Die Biosphäre. In: Die Dynamik der Erde. Heidelberg (Spektrum der Wissenschaft). 156-167.
- COFFIN, M. F. und O. ELDHOLM (1995): Große Eruptivprovinzen. In: Geodynamik und Plattentektonik. Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft). 104-113.
- COTILLON, P. (1992): Stratigraphy. Berlin Heidelberg New York. (Springer Verlag).
- COURTILLOT, V. E. (1990): Die Kreide-Tertiär-Wende: verheerender Vulkanismus? Heidelberg. Spektrum der Wissenschaft, Heft 12. 60-69.
- COX, C. B. u. P. D. MOORE, (1987): Einführung in die Biogeographie. Stuttgart. (G. Fischer-Verlag).
- CRAMER, F. (1989): Chaos und Ordnung. Stuttgart. (Deutsche Verlags-Anstalt).
- CURRIE, P. J. (1998): Caudipteryx Revealed. National Geographic, Juli 1998. 86-89.
- CZIHAK, G., H. LANGER u. H. ZIEGLER (1992): Biologie. Berlin Heidelberg New York. (Springer-Verlag).
- DABER, R. (1964): Kritik am „natürlichen System“ der Pflanzen. Geologie, Heft 8. 970-996.
- DABER, R. (1971): Probleme der Wechselbeziehungen zwischen Lebens- und Erdgeschichte. Ber. deuts. Ges. geol. W., A. Geol. Paläont. 16, 3-5, Berlin. 435-443.
- DABER, R. (1989): Vergangenheit und Zukunft der Wälder der Erde. Rudolstädter nat. hist. Schr. 2. 21-37.
- DACQUÉ, E. (1943): Die Urgestalt. Leipzig. (Insel-Verlag).
- DAHNCHE, H. u. H.-D. HATLAPA (Hrsg.) (1991): Umweltschutz und Bildungswissenschaften. Bad Heilbrunn Obb. (Verlag Julius Klinkhardt).
- DALZIEL, J. W. D. (1995): Die Erde vor Pangäa. In: Geodynamik und Plattentektonik. Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft). 64-71.

- DANERT, S. u. a. (1976): Urania Pflanzenreich, Höhere Pflanzen 1. 2. Aufl. Thun und Frankfurt/Main. (Verlag Harri Deutsch).
- DARLINGTON, P. J. (1957): Zoogeography. The geographical Distribution of Animals. New York London. (Wiley and Sons).
- DARWIN, Ch. (1949): Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl. Leipzig. (Reclam-Verlag).
- DE CHARDIN, T. (1960): Der Mensch im Kosmos. München. (Verlag C. H. Beck).
- DEMUTH, R. Hrsg. (1993): Von Wissen zum Handeln. Wissenschaft im Dienste des Umweltschutzes. Kronshagen. (Körner-Verlag).
- DEVILLERS, Ch. u. J. CHARLINE (1993): Evolution. An Evolving Theory. Berlin Heidelberg. (Springer-Verlag).
- DIEHL, M. (1980): Abstammungslehre. Heidelberg. (Quelle u. Meyer, Biologische Arbeitsbücher 17).
- DIXON, D. (1982): Die Welt nach uns, eine Zoologie der Zukunft. München. (C. Bertelsmann Verlag).
- DOBZHANSKY, T., F. J. AYALA, G. L. STEBBINS u. J. W. VALENTINE (1977): Evolution. San Francisco. (Freeman).
- DODD, J. R. u. R. J. STANTON (1990): Paleoecology, Concepts and Applications. 2nd. Ed. New York. (John Wiley u. Sons.)
- DOLLO, L. (1909): La Peléontologie éthologique. Bull. Soc. belge Géol. etc., Mém., Bruxelles.
- DOYLE, P., M.R. BENNETT u. A. N. BAXTER (1995): The Key to Earth History. An Introduction to Stratigraphy. Chichester New York Brisbane Toronto Singapore. (John Wiley u. Sons).
- DRIESCH, A.v.d. (1976): Das Vermessen von Tierknochen aus vor- und frühgeschichtlichen Siedlungen. München. (Universität München).
- Du BOIS-REYMOND, E. (1872): Über die Grenzen des Naturerkennens. Leipzig. (Veit u. Comp.).
- DUCROCQ, S. u. a. (1992): First Fossil Marsupial from South Asia. Journal of Vertebrate Paleontology. 12 (3). Sept. 395-399.
- DUPHORN, K. u. a. (1979): Deglaciation of the Bara Basin near Malmö, Sweden. Boreas, 8, Oslo. (Universitetsforlaget) 141-144.
- DURRELL, L. (1987): Gaia - Die Zukunft der Arche, Atlas zur Rettung der Erde. Frankfurt. (Fischer Taschenbuch Verlag).
- EHLERS, J. (1993): Erläuterungen zu Blatt Nr. 2526 Allermöhe. Geol. Karte 1:25 000. Hamburg. (Geologisches Landesamt).
- EHLERS, J. (1994): Allgemeine und historische Quartärgeologie. Stuttgart. (F. Enke Verlag).
- EHRENBERG, K. (1950): Die Verteilung der Tierwelt in der Zeit (Paläozoologie). In: v. BERTALANFFY, L.: Handbuch der Biologie. Potsdam. (Akademische Verlagsgesellschaft Athenaion). 67-124.

- EHRlich, P. R. (1992): Der Verlust der Vielfalt: Ursachen und Konsequenzen. In: WILSON, E. O. (Hrsg.): Ende der biologischen Vielfalt? Heidelberg Berlin New York. (Spektrum Akademischer Verlag). 39-45.
- EISSMANN L. (1981): Periglaziäre Prozesse und Permafroststrukturen aus sechs Kaltzeiten des Quartärs. *Altenburger Naturwiss. Forsch.*, Altenburg 1. 1-171.
- ELDREDGE, N. (1994): *Wendezeiten des Lebens*. Heidelberg. (Spektrum Akademischer Verlag).
- ELDREDGE, N. a. S. J. GOULD (1972): Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. In: SCHOPF, T. J. M. (Hg.): *Models in Paleobiology*. San Francisco. (Freeman, Cooper u. Company). 82-115.
- ERBEN, H. K. (1959): Fortschritte der Paläontologie im letzten Jahrzehnt. *Naturw. Rdsch.* 4. 119-124.
- ERBEN, H. K. (1975): *Die Entwicklung der Lebewesen, Spielregeln der Evolution*. München Zürich. (Piper-Verlag).
- ERBEN, H. K. (1990): *Evolution, eine Übersicht sieben Jahrzehnte nach Ernst Haeckel*. Haeckel-Bücherei, Bd. 1. Stuttgart. (Enke Verlag).
- ERNST, M. (1996): Geowissenschaften und Lehrplanbezug. In: HAUBRICH, H. u. a. (1996): Alfred-Wegener-Konferenz. Geowissenschaften in Lehrerbildung und Schule. 28-30. Oktober 1996. *Terra Nostra*. Leipzig. (Schriften der Alfred-Wegener-Stiftung). 89-92.
- ERNST, U. u. E. ERNST (1996): Platten in Bewegung. Transparente zum Puzzle der Kontinente. *Geographie heute* 140/1996. 28-31.
- ERWIN, D. H. (1996): Das größte Massensterben der Erdgeschichte. Heidelberg. *Spektrum der Wissenschaft*, Heft 9. 72-79.
- ERWIN, T. L. (1983): Beetles and Other Insects of Tropical Forest Canopies at Manaus, Brazil, Sampled by Insecticidal Fogging. In: SUTTON, S. L. u. a.: *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Edinburgh. (Blackwell). 59-75.
- ESTES, R. (1981): *Gymnophiona, Caudata - Handbuch der Paläoherpetologie*. Stuttgart New York. (Fischer-Verlag).
- ESTES, R., M. H. WAKE (1972): The First Fossil Record of Caecilian Amphibians. *Nature* Vol. 239. Sept. 22.
- ETTER, W. (1994): *Palökologie. Eine methodische Einführung*. Basel Boston Berlin. (Birkhäuser Verlag).
- EVANS, D. L. u. a. (1995): Die Erde aus dem All. *Spektrum der Wissenschaft*. Febr. 1995. 56-59.
- FAIRBRIDGE, R. W. u. D. JABLONSKI (1979): *The Encyclopedia of Paleontology*. Stroudsburg Pennsylvania. (Dowden, Hutchinson u. Ross, Inc.)
- FLINDT, R. (1986): *Biologie in Zahlen*. Stuttgart New York (G. Fischer-Verlag).
- FLOHN, H. (1985): *Das Problem der Klimaänderungen in Vergangenheit und Zukunft. Erträge der Forschung*. Darmstadt (Wissenschaftliche Buchgesellschaft).
- FRAAS, E. (1910): *Der Petrefaktensammler*. Stuttgart. (K. G. Lutz' Verlag).
- FRAEDRICH, W. (1996): *Spuren der Eiszeit*. (Springer)

- FRÄNZLE, O. (1971): Physische Geographie als quantitative Landschaftsforschung. In: STEWIG; R. (Hrsg.) Beiträge zur geographischen Landeskunde und Regionalforschung in Schleswig-Holstein. Schriften des Geographischen Instituts der Universität Kiel 37, 297-312.
- FRÄNZLE, O. (Hrsg.) (1986): Geoökologische Umweltbewertung. Kiel. (Im Selbstverlag des Geographischen Instituts der Universität Kiel).
- FRÄNZLE, O. (1994): Thermodynamics Aspects of Species Diversity in Tropical and Ectropical Plant Communities. Ecological Modelling. 75/76. 63-70.
- FRÄNZLE, O., F. MÜLLER u. W. SCHRÖDER (1997): Handbuch der Umweltwissenschaften. Grundlagen und Anwendungen der Ökosystemforschung. Landsberg am Lech. (Ecomed Verlagsgesellschaft).
- FRENZ, L. (1997): Kryptozoologie. Die Monster sind unter uns. GEO, Nr. 5/Mai 97. 12-35.
- FRENZEL, B. (1990): Die Vegetationsentwicklung im Eiszeitalter. In: H. LIEDTKE: Eiszeitforschung. Darmstadt. (Wissenschaftliche Buchgesellschaft). 69-90.
- FRIDAY, A. u. D. S. INGRAM (1986): Cambridge-Enzyklopädie Biologie. Weinheim (Verlagsgesells. mbH).
- FRYER, G. u. T. D. ILES (1972): The cichlid fishes of the great lakes of Africa. T. F. H. Publications. Neptune City. New Jersey.
- FUTUYMA, D. J. (1990): Evolutionsbiologie. Basel Boston Berlin. (Birkhäuser Verlag).
- GALL, H.-C. (1983): Sedimentationsräume und Lebensbereiche der Erdgeschichte. Berlin Heidelberg New York. (Springer Verlag).
- GEBHARDT, U., J. SCHNEIDER u. N. HOFFMANN (1991): Modelle zur Stratigraphie und Beckenentwicklung im Rotliegenden der Norddeutschen Senke. Hannover. Geol. Jb., A 127. 405-427.
- GEIGER, F. (1993): Der Untergang der Dinosaurier. Geographie heute. 107/1993. 10-14.
- GERHARDT-DIRCKSEN, A. (1985): Pflanzen des Paläophytikums. In: GERHARDT-DIRCKSEN, A. u. a. (1985): Evolution der Pflanzen I, Stammesgeschichte, Praxis der Naturwissenschaf. Biologie. Jahrg. 34, H 8, 19-39.
- GERMAN, R. (1988): Einführung in die Geologie. S II Geowissenschaften. Stuttgart. (Ernst Klett Verlag).
- GEYER, O. F. (1977): Grundzüge der Stratigraphie und Fazieskunde. Zweiter Band. Stuttgart. (E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung).
- GINGERICH, P. D. (1976): Paleontology and phylogeny: patterns of evolution at the species level in early Tertiary mammals. Ann. J. Sci. 276: 1-28.
- GINGERICH, P. D. (1977a): Patterns of evolution in the mammalian fossil record. In: A. HALLAM (Hrsg.): Patterns of evolution, Developments in Paleontology and Stratigraphy. Bd. 5. Amsterdam u. New York. (Elsevier). 469-500.
- GLAUBRECHT, M. (1995): Begrenzte Vielfalt. Bild der Wissenschaft, Heft 4. 102-104.
- GLAUBRECHT, M. (1998): Der spanische Ahne. Bild der Wissenschaft, 3, 56-62.

- GLAUBRECHT, M. u. A. MEYER (1996): Ursprung der Landwirbeltiere - molekular-genetische Verwandtschaft von Quastenflosser und Lungenfisch. Heidelberg. Spektrum der Wissenschaft, Heft 2. 22-24.
- GOLDSCHMIDT, R. B. (1940): The material basis of evolution. New Haven Conn. (Yale University Press).
- GOULD, S. J. (1980): Paläontologie plus Ökologie als Paläobiologie. In: MAY, R. M.: Theoretische Ökologie. Weinheim Deerfield Beach, Florida Basel. (Verlag Chemie). 195-211.
- GOULD, S. J. (1994): Zufall Mensch. München. dtv Sachbuch. (Deutscher Taschenbuch Verlag GmbH u. Co. KG). Engl. (1989): Wonderful Life. The Burgess Shale and the Nature of History. New York. (W.W. Norton).
- GOULD, S. J. (1994a): Die Evolution des Lebens. In: Spezial: Leben und Kosmos. Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft). 52-60.
- GOULD, S. J. (1998): Illusion Fortschritt. Die vielfältigen Wege der Evolution. Frankfurt a. M. (S. Fischer Verlag).
- GOULD, S. J. u. N. ELDREDGE (1977): Punctuated Equilibria: The Tempo and Mode of Evolution Reconsidered. Paleobiology 3. 115-151.
- GRABMANN, M. (1921): Geschichte der Philosophie III. Die Philosophie des Mittelalters. Berlin u. Leipzig. (Walter de Gruyter u. Co.).
- GRALLA, P. (1988): Das Oberrotliegende in NW-Deutschland - Lithostratigraphie und Faziesanalyse. Hannover. Geol. Jahrb. R. A., H 106.
- GRIMMEL, E. (1993): Kreisläufe und Kreislaufstörungen der Erde. Reinbek. (Rowoldt).
- GRIPP, K. (1964): Erdgeschichte von Schleswig-Holstein. Neumünster (Wachholtz-Verlag).
- GRUBE, F. (1955): Fossilführende spätglaziale Karstschlotten im Zechstein des Salzstockes Elmshorn (Holstein). Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg, 24. Hamburg. 5-32.
- GRUBE, F. (1957): Das Oberflächenbild der Salzstöcke Elmshorn, Lägerdorf - Holstein und Stade (Niedersachsen). Mittl. Geol. Staatsinst. Hamburg. 26. 5-22.
- GRUBE, F. (1979): Übertiefe Täler im Hamburger Raum. Hannover. Eiszeitalter u. Gegenwart, 29, 157-172.
- GRUBE, F. u. J. EHLERS (1977): Landschaft und Geologie des Landkreises Harburg. Heimatchronik des Kreises Harburg. Köln.
- GUENTHER, E. W. (1951): Ein eiszeitlicher Elch aus Preetz und die Frage eines Weichselinterstadials in Ostholstein. Schr. naturw. Ver. Schlesw.-Holst., 25. Hamburg.
- GUENTHER, E. W. (1954): Die diviluvialen Elefantenzähne aus dem Nord-Ostsee-Kanal. Kiel. Meyniana 2, 34-69.
- GUENTHER, E. W. (1960): Funde des Riesenhirsches in Schleswig-Holstein und ihre zeitliche Einordnung. In: Festschrift für Lothar Zotz. Bonn. (Ludwig Röhrscheid Verlag).

- GUENTHER, E. W. (1973): Elefantenbackenzähne aus dem Valsequillo südlich von Pueblo. In: GUENTHER, E. W. u. a.: Geol. u. Paläont. Unters. Im Valsequillo bei Pueblo (Mexiko), Wiesbaden. (Franz Steiner-Verlag). 109-181.
- GUENTHER, E. W. (1991): Die Backenzähne von *Mammuthus primigenius* und *Mammuthus primigenius-trogontherii* von Salzgitter - Lebenstedt und einigen anderen Fundorten. In: BUSCH, R. u. H. SCHWABEDISSEN (1991): Der altsteinzeitliche Fundplatz. Salzgitter - Lebenstedt, Teil 2, Naturwissenschaftliche Untersuchungen. Köln Weimar Wien. (Böhlau Verlag). 101-148.
- GUENTHER, E. W. (1994): Die Mammutfunde von Stuckenbusch bei Herten-Münster. Geol. Paläont. Westf., 28, 7-40.
- GUTHÖRL, P. (1962): Über einen Insektenrest der Ordnung Miomoptera Mart. aus dem Perm von Lieth/Holstein. Pal. Z. 36. 10-11.
- GUTHRIE, R. D. (1982): Mammals of the mammoth steppe as paleoenvironmental indicators. In: D. M. HOPKINS et al. (eds.): Paleocology of Beringia. New York. (Academic Press).
- GUTMANN, W. F. u. BONIK (1981): Kritische Evolutionstheorie. Hildesheim. (Gerstenberg).
- HAECKEL, E. (1866): Generelle Morphologie der Organismen. Berlin. (Reimer-Verlag).
- HAGGETT, P. (1991): Geographie. Eine moderne Synthese. Stuttgart. 2. Aufl. (Verlag Eugen Ulmer).
- HAI, T. (1993): Some new discoveries about the groups of paleoecological geography in Xinjiang and the study of them. (chin., Einleitg. engl.). - Xinjiang Science and Technology and Hygiene Publishing House, China.
- HALDANE, J. B. S. (1949): Human Evolution: Past and Future. In: JEPSEN, G. L., E. MAYR u. G. G. SIMPSON (Hrsg.): Genetics, Paleontology and Evolution. Princeton. (University Press). 405-418.
- HALLAM, A. (1973): Atlas of Palaeobiogeography. Amsterdam. (Elsevier).
- HALLAM, A. (1994): An Outline of Phanerozoic Biogeography. Oxford New York Tokyo. (Oxford University Press).
- HANSON, E. D. (1965): Die Entstehung der Formen. Stuttgart. (Franckh'sche Verlagshandlung).
- HAQ, B. U. u. F. W. B. van EYSINGA (1987): Geological Time Table. Amsterdam. (Elsevier Science Publishers Company B. V.).
- HARD, G. (1993): Kants „Physische Geographie“, wiedergelesen. In: KATTENSTEDT, H. (Hrsg.) (1993): Grenz-Überschreitung. Bochum. (Universitätsverlag Dr. N. Brockmeyer). 51-72.
- HARTENBERGER, J.-L. (1982): Vertebrate faunal exchanges between Indian subcontinent and Central Asia in early Tertiary times. Bolletino della Società Paleontologica Italiana - Vol. 21, n 2-3, pp. 283-288.
- HARTMANN, G. (1986): Biogeographie und Plattentektonik, Gondwana und die rezente Verteilung der Organismen. Naturwissenschaften 73, 471-480.

- HARTMANN, R. (1997): Auf den Spuren der Dinosaurier. *Geographie heute*. 150/1997. 30-35.
- HASSENPFUG, W. (1979): Naturgeographie im Sachunterricht der Primarstufe. In: W. POLLEX *Grundschulgeographie*. Braunschweig. (Westermann-Verlag).
- HASSENPFUG, W. (1991): Lokale und globale Probleme - Bevölkerung, Landnutzung und Bodenschutz. In: DAHNCKE; H. u. H.-D. HATLAPA (Hrsg.) (1991): *Umweltschutz und Bildungswissenschaften*. Bad Heilbrunn Obb. (Verlag Julius Klinkhardt). 151-175.
- HASSENPFUG, W. (1996): Satellitenbilder im Erdkundeunterricht. *Geographie heute* 137/1996. 4-10.
- HASSENPFUG, W. (1998): Bildung von „Bodenbewußtsein“ - eine vernachlässigte Aufgabe des Erdkundeunterrichts. *Die Erde*. 129. 53-61.
- HASSENPFUG, W. u. W. JOHN (1997): Internet für Erdkundler leicht gemacht II. Das „Forum Erdkunde“, Kiel. *Geographie heute*. H. 152. August 1997. 39-41.
- HASSENPFUG, W. u. G. KOPP (1997): Buchbesprechung von: HAI TAO (1993): *Some New Discoveries about the Groups of Palaeoecological in Xinjiang and the Study of Them*. *American Scientist*, Volume 85, September - Oktober. 479-480.
- HAUBOLD, H. (1989): *Die Dinosaurier*. NBB. Wittenberg Lutherstadt. (A. Ziemsen Verlag).
- HAUBOLD, H. (1990): Ein neuer Dinosaurier (Ornithischia, Thyreophora) aus dem Unteren Jura des nördlichen Mitteleuropa. *Revue de Paléobiologie* 9, 1. 149-177.
- HAUBOLD, H. u. a. (1982): *Die Lebewelt des Rotliegenden*. NBB. Wittenberg. (A. Ziemsen Verlag).
- HAUBOLD, H. u. R. DABER (1989): *Lexikon der Fossilien, Minerale und geologischen Begriffe*. Leipzig. (Edition).
- HAUBOLD, H. u. O. KUHN (1977): *Lebensbilder und Evolution fossiler Saurier*. NBB, Wittenberg Lutherstadt, (A. Ziemsen Verlag).
- HAUBOLD, H. u. G. SCHAUMBERG (1985): *Die Fossilien des Kupferschiefers*. NBB. Wittenberg Lutherstadt. (A. Ziemsen Verlag).
- HAUBRICH, H. (1993): *Didaktik der Geographie konkret*. München. 5. Aufl. (R. Oldenbourg Verlag).
- HAUBRICH, H. (1996): *Weltbilder und Weltethos*. *Geographie heute* 145/1996. 4-9.
- HAUBRICH, H. (1996a): *Geowissenschaften in Lehrerbildung und Schule. Ein Plädoyer für die Stärkung der Geographie mit geowissenschaftlichen Inhalten in Lehrerbildung und Schule*. In: HAUBRICH, H. u. a. (1996): *Alfred-Wegener-Konferenz. Geowissenschaften in Lehrerbildung und Schule*. 28-30. Oktober 1996. *Terra Nostra*. Leipzig. (Schriften der Alfred-Wegener-Stiftung). 9-16.
- HAUBRICH, H. u. a. (1996): *Alfred-Wegener-Konferenz. Geowissenschaften in Lehrerbildung und Schule*. 28-30. Oktober 1996. *Terra Nostra*. Leipzig. (Schriften der Alfred-Wegener-Stiftung).

- HEBERER, G. (1959): Theorie der additiven Typogenese. In: HEBERER, G. (Hrsg.): Die Evolution der Organismen. 2. Aufl., Stuttgart. (G. Fischer Verlag).
- HEBERER, G. u. a. (1967): Die Evolution der Organismen. Stuttgart. (G. Fischer Verlag).
- HEINRICH, A. (1983): Die Eiszeiten. Landschaftverband Westfalen Lippe. Greven. (Cramer).
- HEMMER, H. (1966): Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen (Pantherinae). Veröff. Zool. Staatssamml. München. Band 11. 1-121.
- HENKE, W. u. ROTHE, H. (1994): Paläanthropologie. Berlin Heidelberg New York. (Springer Verlag).
- HENNIG, W. (1950): Grundsätze einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin. (Dtsch. Zentralverlag).
- HERRE, W. (1935): Über *Oligosemia spinosa* NAVAS, einen fossilen Schwanzlurch aus dem spanischen Tertiär. Paläontologische Zeitschrift. 17. Berlin. 91-105.
- HEYDEMANN, B. (1990): Einführung in die Ökologie. In: WEGMANN; K: Humboldt-Umwelt-Lexikon. München. (Humboldt-Taschenbuchverlag Jacobi KG).
- HEYLER, D. u. C. M. POPLIN (1989): Die Fossilien von Montceau-les-Mines. In: PFLUG, H. D. u. a.: Fossilien. Bilder frühen Lebens. Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft Verlagsgesellschaft). 76-83.
- HILBERT, E. (1994): Materialien zur Umweltbildung. Kronshagen. (Körner-Verlag).
- HÖRZ, H. u. a. (1991): Philosophie und Naturwissenschaften. Wiesbaden. (Faurier Verlag).
- HOFFMANN, R. (1995): Auf der Suche nach „Leitbildern“ für den Geographieunterricht. Erdkundeunterricht 3/1995. 132-136.
- HOFFSTETTER, R. (1980): In: R.L. CIOCHON, A.B. CHIARELLI, eds.: Evolutionary Biology of the World Monkeys and Continental Drift. New York London. (Plenum Press).
- HOFRICHTER, R. (Hrsg.) (1998): Amphibien. Augsburg. (Naturbuch Verlag).
- HOHL, R. u. a. (1981): Die Entwicklungsgeschichte der Erde. Brockhaus Nachschlagewerk Geologie. Leipzig. (Brockhaus Verlag).
- HOMCI, H. (1974): Jungpleistozäne Tunneltäler im Nordosten von Hamburg (Rahlstedt - Meiendorf). Hamburg. Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg, Heft 43, 99-126.
- HOWELL, D. G. (1988): Terrane, In: Die Dynamik der Erde. Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft, 2. Aufl.). 94-105.
- HUBER, A. (1996): Stichwort Chaosforschung. München. W. Heyne Verlag.
- HUENE, F. v. (1956): Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. Jena. (Fischer-Verlag).
- ILLIES, J. (1965): Die Wegenersche Kontinentalverschiebungstheorie im Lichte der modernen Biogeographie. - In: Naturwiss. Berlin, 52 (18). 505-511.
- ILLIES, J. (1980): Schöpfung oder Evolution. Zürich. (Edition Interform).

- IMBRIE, J. u. N. NEWELL (1964): Approaches to Paleocology. New York London Sydney. (J. Wiley and Sons, Inc.).
- JABLONSKI, D. (1986): Causes and consequences of mass extinctions: a comparative approach. In: ELLIOTT, D. K. (Ed.): Dynamics of Extinctions, p. 183-227. Chichester. (John Wiley u. Sons). 183-227.
- JABLONSKI, D. (1987): How pervasive ist Cope's rule? A text uning Late Cretaceous mollusk. Geological Society of America, Abstracts with Programs. 19 (7). 713-714.
- JABLONSKI, D., ERWIN, D. H. K. LIPPS, J. H. (Hrsg.) (1996): Evolutionary Paleobiology. In: Honor of James W. VALENTINE. Chicago. (Chicago, University Press).
- JABLONSKI, D., S. J. GOULD, and D. M. RAUP (1986): The Nature of the Fossil Record: A Biological Perspective. In: RAUP, D. M. a. D. JABLONSKI (Ed.): Patterns and Processes in the History of Life. Report of the Dahlem Workshop on Patterns and Processes in the History of Life. Berlin 1985. Berlin Heidelberg New York London Paris Tokyo. (Springer-Verlag). 7-22.
- JAEGER, H. (1981): Trends in der stratigraphischen Methodik und Terminologie. Zeitschr. f. geol. Wiss. Berlin. 9. 309-332.
- JAEGER, H. (1986): Die Faunenwende Mesozoikum/Känozoikum - nüchtern betrachtet. Berlin. Z. geol. Wiss., Nr. 6. 629-656.
- JANTSCH, E. (1986): Die Selbstorganisation des Universums. dtv Wissenschaft. München. (Deutscher Taschenbuch Verlag).
- JENSSEN, H. (1985): Ja zum modernen Weltbild; Naturerkenntnis im Lichte des Glaubens. Berlin. (Union Verlag).
- JOCHEM, F. (1999): Alles Wetter kommt vom Meer. Wie die Ozeane unser Klima machen. Mare 11. 64 – 69.
- JUNKER, R. u. S. SCHERER (1998): Evolution. Ein kritisches Lehrbuch. 4. Aufl., Gießen. (Weyel Lehrmittelverlag).
- JUX, U. (1990): Faunen des quartären Eiszeitalters. In: H. LIEDTKE: Eiszeitforschung. Darmstadt. (Wissenschaftliche Buchgesellschaft). 91-107.
- KÄMPFE, L. u. a. (1985): Evolution und Stammesgeschichte der Organismen. Jena. (Fischer-Verlag).
- KÄMPFE, L., R. KITTEL u. J. KLAPPERSTÜCK (1966): Leitfaden der Anatomie der Wirbeltiere. Jena. (G. Fischer Verlag).
- KAHLKE, H. D. (1981): Das Eiszeitalter. Leipzig Jena Berlin. (Urania-Verlag).
- KAHLKE, R.-D. (1990): Der Saiga-Fund von Pahren. Ein Beitrag zur Kenntnis der paläarktischen Verbreitungsgeschichte der Gattung *Saiga* GRAY 1843 unter besonderer Berücksichtigung des Gebietes der DDR. Eiszeitalter und Gegenwart, 40. Bd., Stuttgart, 20-37.
- KAHLKE, R.-D. (1994): Die Entstehungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte des oberpleistozänen Mammuthus - Coelodonta - Faunenkomplexes in Eurasien (Großsäuger). Abh. Senckenberg Naturforschende Gesellschaft. Frankfurt a.M. 1-164.

- KAMINSKE, V. (1996): Relevanz und Aussagemöglichkeiten geowissenschaftlicher Grundlagendisziplinen. GS 100 / April 1996. 15-22.
- KAMINSKE, V. (1996a): Geowissenschaftliche Inhalte in der Schule - ihre Bildungsbedeutsamkeit und ihre Durchsetzbarkeit. In: HAUBRICH, H. u. a. (1996): Alfred-Wegener-Konferenz. Geowissenschaften in Lehrerbildung und Schule. 28-30. Oktober 1996. Terra Nostra. Leipzig. (Schriften der Alfred-Wegener-Stiftung). 35-40
- KANT, E. (1781/1930): Kritik der reinen Vernunft. Berlin. (Verlag von Th. Knauer Nachf.).
- KAPLAN, R. W. (1985): On the Numbers of Extant, Extinct, and Possible Species of Organisms. Biol. Zentralbl. 104. Leipzig. (G. Thieme). 647-653.
- KELLER, E. A. (1988): Environmental Geology. 5. Aufl. Columbus Toronto London Melbourne. (Merrill Publishing Company).
- KEMP, T. S. (1982): Mammal - like Reptiles and the Origin of Mammals. London New York. (Academic Press).
- KEMPER, E. (1987): Das Klima der Kreide-Zeit. Geol. Jb. A 96. 5-185.
- KING, G. M. (1983): First mammal - like reptile from Australia. Nature. 10.11.83. 209-210.
- KIRSCH, M. (1986): Verwandtschaft oder Konvergenz? Praxis der Naturwissenschaften Biologie. 1/35. Jahrgang. 41-47.
- KLAFKI, W. (1985): Neue Studien zur Bildungstheorie und Didaktik. Beiträge zur kritisch-konstruktiven Didaktik. Weinheim Basel.
- KLEIN, S. (1998): Lotterie im Garten Eden. Der Spiegel 10/1998. 184-189.
- KLÖTZLI, F. A. (1993): Ökosysteme. Stuttgart. (G. Fischer-Verlag).
- KÖCK, H. (1992): Geographie - Schlüsselfach mit Schlüsselfunktion. Zum Profil des modernen Geographieunterrichts. Geographie heute 99/1992. 48-49.
- KÖNIG, B. u. K. E. LINSENMAIR (Hrsg.) (1996): Biologische Vielfalt. Verständliche Forschung. Heidelberg. (Spektrum Akademischer Verlag).
- KOENIGSWALD von, W. (1991): Exoten in der Großsäuger-Fauna des letzten Interglazials von Mitteleuropa. Eiszeitalter u. Gegenwart, 41. Hannover, 70-84.
- KOPP, G. (1985): Charakteristik der Muttergesteine in der Unterkreide Südwestmecklenburgs - ein Beitrag zur KW-Perspektivitätsbewertung. (unveröff.).
- KOPP, G. (1988): Panzerechsen im Erdmittelalter: Stegosaurier. Urania 4/88. 28-33.
- KOPP, G. (1988b): Stratigraphische Gliederungsprinzipien des mitteleuropäischen Rotliegenden. (unveröff.).
- KOPP, G. (1997): In: Aktuelles aus der Landesarchäologie, Hamburg. Archäologie in Deutschland, Heft 3, 45.

- KOPP, G. (1998): Mammutrippe als Wurfwanne. In: BUSCH, R. (1998): Verborgene Schätze in den Sammlungen. 100 Jahre Helms-Museum. Neumünster. (Wachholtz Verlag).
- KRÜGER, J. (1996): Die Karte als Modell. Geographie heute. 144/1996. 26.
- KRUMBIEGEL, G. u. B. KRUMBIEGEL (1980): Fossilien der Erdgeschichte. Leipzig. (VEB Deutscher Verlag für Grundstoffindustrie).
- KRUMBIEGEL, G., L. RÜFFLE u. H. HAUBOLD (1983): Das eozäne Geiseltal. NBB. Wittenberg Lutherstadt. (A. Ziemsen Verlag).
- KRUMBIEGEL, I. (1985): Biologische Probleme der Rudimente. Biol. Zentralbl. 104. Leipzig. (G. Thieme Verlag). 523-527.
- KÜHNE, W. G. (1979). Paläontologie und dialektischer Materialismus. Jena. (G. Fischer-Verlag).
- KUHN, K. u. W. PROBST (1980): Biologisches Grundpraktikum. Stuttgart New York. (G. Fischer-Verlag).
- KUHN, O. (1958): Die Lurche und Kriechtiere der Vorzeit. NBB. Wittenberg Lutherstadt. (A. Ziemsen Verlag).
- KUHN, O. (1961): Ein Phyllospondyle aus dem deutschen Kupferschiefer. Neu. Jb. Geol. Pal. MH. Stuttgart. 1-6.
- KUHN, O. (1970): Die säugetierähnlichen Reptilien (Therapsiden). NBB. Wittenberg Lutherstadt. (A. Ziemsen Verlag).
- KUHN, Th. S. (1973): Die Struktur wissenschaftlicher Revolutionen. Frankfurt.
- KUHN-SCHNYDER, E. (1967): Paläontologie als stammesgeschichtliche Urkundenforschung. In: HEBERER G. (Hrsg.): Die Evolution der Organismen. Bd. I. 3. Aufl., Stuttgart. (G. Fischer Verlag). 238-419.
- KUHN-SCHNYDER, E. u. H. RIEBER (1984): Paläozoologie - Morphologie und Systematik der ausgestorbenen Tiere. Stuttgart. (Verlag G. Thieme).
- KUHNT, G. (1994): Regionale Repräsentanz. Beiträge zu einer raumorientierten Maßtheorie. Habilschrift. Math.-Nat.-Fakultät der CAU Kiel.
- LAMBERT, D. (1993): Die Dinosaurier. Die geheimnisvolle Welt der Urzeitriesen. München. (W. Heyne Verlag).
- LAMBSHEAD, J. (1996): Kurzinformation. Inflation in der Tiefsee. 1/96 Abenteuer Natur 127.
- LANGE, E. (1971): Mechanismen der Evolution. NBB. Wittenberg Lutherstadt. (A. Ziemsen Verlag).
- LANGE, E. (1989): Insektiere. Leipzig Jena. (Urania-Verlag).
- LANGEHEINE, R. u. J. LEHMANN (1986): Die Bedeutung der Erziehung für das Umweltbewußtsein. Kiel. (IPN).
- LANIUS; K. (1995): Die Erde im Wandel. Grenzen des Vorhersagbaren. Heidelberg Berlin Oxford. (Spektrum Akademischer Verlag).
- LAPORTE, L. F. (1981): Fossile Lebensräume. Stuttgart. (Ferdinand Enke Verlag).
- LARSON, R. L. (1995): Die Superplume-Episode in der mittleren Kreidezeit. Spektrum der Wissenschaft, Heft 7. 48-52.

- LASZLO, E. (1992): Der Laszlo-Report. Wege zum globalen Überleben. München. (W. Heyne Verlag).
- LAURIN, M. (1996): A reappraisal of Utegenia, a permo-carboniferous seymouriamorph (Tetrapoda: Batrachosauria) from Kazakhstan. J. of Vertebrate Paleontology 16 (3), September. 374-383.
- LAUSCH, E. (1993): Treibhauseffekt Unbelehrbar in die heiße Zukunft. GEO. 100-118.
- LAUTENSACH, H. (1953): Über die Begriffe Typus und Individuum in der geographischen Forschung. Münch. Geogr. Hefte, 3 (1953). 5-33.
- LEAKY, R. u. R. LEWIN, (1996): *Die sechste Auslöschung. Lebensvielfalt und die Zukunft des Menschen. Frankfurt. (G. Fischer-Verlag).*
- LEARY, P. N. u. M. R. RAMPINO (1990): A multi-causal model of mass extinctions: increase in trace metals in the oceans. In: KAUFMANN, E. G. u. O. H. WALLISER. Extinction Events in Earth History. Lecture Notes in Earth Sciences. 30. 45-56. Proceedings of the Project 216: Global Biological Events in Earth History. Berlin Heidelberg New York. (Springer-Verlag).
- LEBEDEW, O. A. (1984): Erster Fund devonischer Tetrapoden in der UdSSR. (russ.). Abh. d. Akad. d. Wiss. d. UdSSR, 278. No. 6. 1470-1473.
- LEBEDEW, O. A. (1985): Die ersten Vierfüßler: Suche und Funde. (russ.). Priroda, 11, 26-36.
- LEHMANN, U. (1949): Der Ur im Diluvium Deutschlands und seine Verbreitung. Neues Jb. Mineral., Geol. Pläont., Abt. B, Geol.-Paläont., 90, Stuttgart, 163-266.
- LEHMANN, U. (1986): Paläontologisches Wörterbuch. Jena. (Fischer-Verlag).
- LEHMANN, U. u. G. HILLMER (1997): Wirbellose Tiere der Vorzeit. 4. Aufl., Stuttgart. (Enke).
- LEHMANN, U. u. KRAUS, O. (1994): Outline of a phylogenetic system of the „mastodonts“ (Mammalia, Proboscidea). Verh. d. Naturwiss. V. in Hamburg, (NF) 34, Stuttgart, 135-176.
- LESER, H. (1980): Geographie. Das Geographische Seminar Braunschweig. (Georg Westermann Verlag).
- LESER, H. (1996): Physische Geographie. In: HAUBRICH, H. u. a. (1996): Alfred-Wegener-Konferenz. Geowissenschaften in Lehrerbildung und Schule. 28-30. Oktober 1996. Terra Nostra. Leipzig. (Schriften der Alfred-Wegener-Stiftung). 77-79.
- LESER, H. (1997): Geowissenschaften. In: FRÄNZLE, O. u. a. (Handbuch der Umweltwissenschaften. Landsberg am Leck. (Ecomed Verlagsgesellschaft). II-3.1.
- LESER, H. u. a. (1998): DIERCKE Wörterbuch der Allgemeinen Geographie. München. (Deutscher Taschenbuch Verlag Westermann).
- LEVINTON, J. S. (1998): Die explosive Entfaltung der Tierwelt im Kambrium. In: MARKL, J. u. a.: Biologie der Organismen. Heidelberg. (Spektrum Akademischer Verlag). 52-61.
- LEWIN, R. (1995): Die Herkunft des Menschen. 200 000 Jahre Evolution. Heidelberg Berlin Oxford. (Spektrum Akademischer Verlag).

- LEWIN, R. (1996): Die Komplexitätstheorie. München. (Knaur).
- LEWIN, R. (1996a): Patterns in Evolution. The New Molecular View. New York. (Scientific American Library).
- LEWIN, R. (1998): Die Molekulare Uhr der Evolution. Gene und Stammbäume. Heidelberg Berlin. (Spektrum Akademischer Verlag).
- LIENAU, H.-W. u. a. (1998): Die Urzeit. Von der Entstehung des Lebens bis zum Neandertaler. München. (Bechtermünz Verlag).
- LINDIG, W. (1972): Die Kulturen der Eskimos und Indianer Nordamerikas. Frankfurt a. M. (Akademische Verlagsgesellschaft Athenaion).
- LINNÉ, C. v. (1758): Systema naturae. 10. Aufl. Stockholm.
- LISTER, A. M. (1991): Late Glacial mammoths in Britain. In: BARTON, N. u. a. (Ed.): The Late Glacial in north-west Europe. CBA Research Report, Nr. No 77, Oxford. (Alden Press Ltd.).
- LISTER, A. u. P. BAHN (1997): Mammuts. Riesen der Eiszeit. Sigmaringen. (Jan Thorbecke Verlag).
- LOVEJOY, T. E. (1980): A Projection of Species Extinctions. In: Council on Environmental Quality. Washington D. C. (U. S. Government Printing Office). 328-331.
- LOVELOCK, J. (1992): Gaia - Die Erde ist ein Lebewesen. London. (Scherz).
- LOVELOCK, J. (1993): Das Gaia-Prinzip Die Biographie unseres Planeten. Frankfurt a. M. und Leipzig. (Insel-Verlag).
- LUCAS, S. G. (1981): Dinosaur communities of the San Juan Basin: a case lateral variations. In: LUCAS, S. G. u. a.: Advances in San Juan Basin Paleontology, Univ. f. New Mexico Press. Albuquerque, 337-393.
- LÜBKE, H. (1993): Eine jungpaläolithische Geschoßspitze und mesolithische Geweihgeräte aus dem Elbtal bei Hamburg-Billwerder. In: Hammaburg. Neue Folge 10. Neumünster. (Karl Wachholtz Verlag). 71-81.
- LUTGENS, F. K. u. E. J. TARBUCK (1989): Essentials of Geology. Columbus/Ohio. (Merrill Publishing Comp.).
- LYELL, C. (1834): Principles of Geology. London.
- MACDOUGALL, J. D. (2000): Eine kurze Geschichte der Erde. Eine Reise durch 5 Milliarden Jahre. München. (Econ Ullstein List Verlag GmbH und Co. KG).
- MACFADDEN, B. J. (1986): Fossil horses from „Eohippus“ (Hyracotherium) to Equus: Scaling, Cope's law, and the evolution of body size. Paleobiology, 12 (4): 355-369.
- MÄDLER, K. A. (1992): Die Rotliegend-Zechsteinflora von Lieth bei Elmshorn, Schleswig-Holstein. Hannover. Geol. Jahrb., Reihe A. Heft 133. Stuttgart. (E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung). 3-31.
- MAGLIO, V. J. (1973): Origin and evolution of the Elephantidae. Trans. Amer. Phil. Soc., n.s. 63, pt. 3, Philadelphia. 1-159.
- MAISEL, G. (1986): Die Evolution der Pferde. Praxis der Naturwissenschaften Biologie. 1/35. Jahrgang. 34-40.
- MANDELBROT, B. (1986): Die fraktale Geometrie der Natur. Basel.

- MANIA, D. u. V. TOEPFER (1973): Königsau - Gliederung, Ökologie und mittelpaläolithische Funde der letzten Eiszeit. Berlin. (Deutscher Verlag der Wissenschaften).
- MARGULIS, L. (1970): Origin of Eukaryotic Cells. New Haven. (Coun. Yale University Press).
- MARGULIS, L. u. K. V. SCHWARTZ (1989): Die fünf Reiche der Organismen. Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft).
- MARTENS, T. (1988): Die Bedeutung der Rotsedimente für die Analyse der Lebenswelt des Rotliegenden. Z. geol. Wiss., Berlin 16. 933-938.
- MARTIN, P. S. (1984): Prehistoric Overkill: The Global Model. In: MARTIN, P. S. u. R. G. KLEIN (Hrsg.) Quarternary Extinctions: A Prehistorical Revolution. Tucson. (University of Arizona Press).
- MARTIN, T. (1990): Jungpleistozäne und holozäne Skelettfunde von *Bos primigenius* und *Bison priscus* aus Deutschland und ihre Bedeutung für die Zuordnung isolierter Langknochen. Hannover. Eizeitaler und Gegenwart, 40, 1-19.
- MASSONNET, D. (1997): Radar-Interferometrie zur Messung der Erdkrustendynamik. Heidelberg. Spektrum der Wissenschaft, Heft 9. 56-65.
- MATTHEW, W. D. (1915): Climate and evolution. New York.
- MAY, R. M. (1980): Theoretische Ökologie. Weinheim Deerfield Beach (Florida) Basel. (Verlag Chemie).
- MAY, R. M. (1982): Ökosysteme und Biotope. In: Autorenkollektiv: Evolution. Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft). 152-161.
- MAY, R. M. (1996): Wie viele Arten von Lebewesen gibt es? In: Biologische Vielfalt. (Spektrum der Wissenschaft 12). 16-23.
- MAY, R. M. (1997): Vielfalt der Vögel und Säugetiere. Naturw. Rdsch., 50. Jahrgang, Heft 5. 197-198.
- MAYR, E. (1942): Systematics and the Origin of Species. New York. (Columbia University Press).
- MAYR, E. (1963): Animal Species and Evolution. Combridge. (The Belknap Press of Harvard University Press). Deutsch: Artbegriff und Evolution. Hamburg Berlin, (Paul Parey). 1967.
- MAYR, E. (1968): Theory of Biological Classification. Nature. London. November 9. Vol. 220. Nr. 5167. 545-548.
- MAYR, E. (1975): Wie weit sind die Grundprobleme der Evolution gelöst? In: Vorträge anlässlich der Jahresversammlung vom 11.-14.10.73 zu Halle (Saale). Nova Acta Leopoldina. No 218. Band 42. Halle.
- MAYR, E. (1982): Evolution - Einführung. In: Autorenkollektiv: Evolution. Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft). 8-19.
- MAYR, E. (1998): ... Das ist Biologie ... Die Wissenschaft des Lebens. Heidelberg Berlin. (Spektrum Akademischer Verlag).
- McCLANAHAN, L. L., R. RUIBAL u. V. H. SHOEMAKER (1998): Frösche und Kröten in der Wüste. In: MARKL, J. u. a.: Biologie der Organismen. Heidelberg. (Spektrum Akademischer Verlag). 162-169.

- McKENZIE, D. P. (1988): Der Mantel. In: Die Dynamik der Erde. Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft). 56-69.
- McKERROW, W. S. (1981): Palökologie - Lebensräume, Vergesellschaftungen, Lebensweisen u. Funktion ausgestorbener Tiere u. ihre Veränderungen im Laufe der Erdgeschichte. Stuttgart. (Kosmos, Franck'sche Verlagsbuchhandlung).
- McMAHON, T. A. u. J. T. BONNER (1985): Form und Leben. Konstruktionen vom Reißbrett der Natur. Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft-Verlagsgesellschaft).
- MEADOWS, D., D. MEADOWS, u. J. RANDERS (1992): Die neuen Grenzen des Wachstums. Stuttgart. (Deutsche Verlags-Anstalt GmbH).
- MEISSNER, R. (1996): Geowissenschaften - Gesellschaft - Schule. GS 100 / April 1996. 3-8.
- MENARD, H. W. (1987): Inseln: Geologie und Geschichte von Land im Meer. Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft Verlagsgesellschaft).
- MENKE, B. (1985): Palynologische Untersuchungen zur Transgression des Eem-Meeres im Raum Offenbüttel / Nord-Ostsee-Kanal. Geol. Jahrb. A 86, 19-26.
- MENNING, M. (1987): Vergleich numerischer Zeitskalen, Vorschlag einer synthetischen Zeitskala, Zeitanalyse im Jungpaläozoikum sowie zur Dauer der „Saalischen Phase“. Potsdam. (Zentralinst. f. Physik d. Erde).
- MENNING, M., u. a. (1986): Möglichkeiten und Grenzen von Biostratigraphie, Isotopengeochronologie und Magnetostratigraphie am Beispiel des Jungpaläozoikums. Z. geol. Wiss., Berlin 14, 2, 133-146.
- MENZDORF, A. (1986): Die Evolution des Kiefergelenks. Praxis der Naturwissenschaften Biologie. 1/35. Jahrgang. 25-33.
- MICHELSEN, G. (1996): Von der Naturerziehung zur Umweltbildung. In: Autorenkollektiv: Zukunft der Umweltbildung in Schleswig-Holstein. ANU S.-H. Neumünster. (Simonsen). 45-59.
- MIKELSKIS, H. (1990): Umweltbildung in Schleswig-Holstein. Kiel. (IPN).
- MILANKOVITCH, M. (1930): Mathematische Klimalehre und astronomische Theorie der Klimaschwankungen. Klimat. I, A.
- MÖBIUS, K. (1877): Die Auster und die Austernwirtschaft. Berlin.
- MONOD, J. (1971): Zufall und Notwendigkeit. München und Zürich. (Piper Verlag).
- MÜLLER, A. (1983): Fauna und Palökologie des marinen Mitteloligozäns der Leipziger Tieflandsbucht (Böhlener Schichten). Altenburger Naturwiss. Forsch., Altenburg 2. 1-152.
- MÜLLER, A. H. (1955): Der Großablauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung. Jena. (G. Fischer Verlag).
- MÜLLER, A. H. (1983): Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. I. Allg. Grundlagen, 4. Aufl. Jena. (Fischer-Verlag).
- MÜLLER, A. H. (1985): Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. III. Vertebraten, Teil 1 Fische u. Amphibien. Jena. (Fischer-Verlag).
- MÜLLER, A. H. (1989): Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. III. Vertebraten, Teil 3 Mammalia. Jena. (Fischer-Verlag).

- MÜLLER, E. (Hrsg.) (1994): Umweltpolitische Eckpunkte. Kiel. (MNU).
- MÜLLER, P. (1980): Biogeographie. Stuttgart. (Ulmer-Verlag UTB).
- MÜLLER, P. (1998): Ökosysteme, Arealssysteme und Evolution. Festvortrag 28 Jahre Geogr. 10 Jahre Ökosystemforschung in Kiel, Verabschiedung von Prof. Dr. O. FRÄNZLE, 17.4.1998. Biologie-Zentrum Uni Kiel.
- MÜLLER-BECK, H. (1995): Urgeschichte. In: BENDA, L.: Das Quartär Deutschlands, Berlin Stuttgart. (Gebr. Borntraeger).
- MÜLLER-KARPE, H. (1998): Geschichte der Steinzeit. Augsburg. (Bechtermünz Verlag).
- MURPHY, J. B. und R. D. NANCE (1995): Gebirgsgürtel und der Superkontinent-Zyklus. In: Geol. u. Plattent. Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft). 52-61.
- MYERS, N. (1992): Tropische Wälder und ihre Arten. In: WILSON, E. O. (Hrsg.): Ende der biologischen Vielfalt? Heidelberg Berlin New York. (Spektrum Akademischer Verlag). 46-53.
- NEEF, E. (1967): Die theoretischen Grundlagen der Landschaftslehre. Gotha.
- NESTLER, H. (1979): Probleme der Biostratigraphie. Z. geol. Wiss. Berlin 7, 1, 157-161.
- NEUMANN-MAYER, U.-P. (1996): Frühling in Europa. Arbeit mit dem Vegetationsindex. Geographie heute 137/1996. 24-31.
- NEUMANN-MAYER, U.-P. (1996a): Norddeutsches Tiefland und Küstenraum. Geographie heute. 144/1996. 4-8.
- NEWIG, J. (1992): Ökologisches Bewußtsein als Teil der Allgemeinbildung. In: KUHNT, G. u. R. ZÖLITZ-MÖLLER (Hg.): Beiträge zur Geoökologie. Kieler Geographische Schriften, Bd. 85. 334-354.
- NICOLAS, A. (1995): Die ozeanischen Rücken. Berlin Heidelberg. (Springer-Verlag).
- NIKLAS, K. J. (1986): Large-Scale Changes in Animal and Plant Terrestrial Communities. In: RAUP, D. M. u. D. JABLONSKI: Patterns and Processes in the History of Life. Dahlem Konferenzen 1986. Berlin Heidelberg. (Springer-Verlag). 383-404.
- NILSSON, T. (1983): The Pleistocene. Stuttgart. (Enke Verlag).
- NORMAN, D. (1991): Dinosaurier. München. (Bertelsmann-Verlag).
- NORMAN, D. (1994): Ursprünge des Lebens. München. (C. Bertelsmann Verlag).
- O. A. (1992): Schnabeltiere auch in Südamerika. Naturwisse. Rdsch., 45. Jahrg. H 11, 435.
- O. A. (1997): Biodiversität. Naturw. Rdsch., 50. Jahrgang, Heft 3, 102-103.
- ÖTTL, H. (1997): Kartierung der Erde mit Radar-Interferometrie. Heidelberg (Spektrum der Wissenschaft, Heft 9). 65-68.
- OLSON, E. C. (1971): Vertebrate Paleozoologie. New York. (Wiley-Interscience).
- OLSZAK, G. (1984): Zur Zyklizität plattentektonischer Bewegungen. Z. geol. W. Berlin 12 (1984). 23-35.
- PADIAN, K. u. L. M. CHIAPPE (1998): Der Ursprung der Vögel und ihres Fluges. Spektrum der Wissenschaft. April 98. 38-48.

- PANCHEN, A. L. (1984): Carboniferous Tetrapods, in A. HALLAM: Atlas of Palaeobiogeography. Amsterdam. (Elsevier). 118-125.
- PATURI, F. R. u. a. (1991): Die Chronik der Erde. Dortmund. (Chronik Verlag).
- PFLUG, H. D. (1984): Die Spur des Lebens. Berlin. (Springer-Verlag).
- PFLUG, H. D. (1989): Evolution im Spiegel der Erdgeschichte, Einführung In: PFLUG, H. D. u. a.: Fossilien: Bilder frühen Lebens. Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft). 7-19.
- PFLUG, H. D. u. E. REITZ (1986): Evolutionary Changes in the Proterozoic. In: WALLISER, O. H.: Global Bio-Events, Critical Approach, Proceedings of the First Internat. Meeting of the JGCP Projekt 216: Global Biol. Events in Earth History. Berlin Heidelberg New York. (Springer Verlag, Lectures Notes in Earth Sciences, 8). 95ff.
- PINTER, N. u. M. T. BRANDON (1997): Der Beitrag der Erosion zur Gebirgsbildung. Spektrum der Wissenschaft, Heft 9. 82-88.
- PIOTROWSKI, J. A. u.a. (1997): Regionalisierung der Durchlässigkeitsbeiwerte mit unscharfen (fuzzy) Zahlen: Der Natur näher? Grundwasser – Zeitschrift der Fachsektion Hydrogeologie 1/97. 3-10.
- PRANGE, W. (1993): Das Perm von Lieth bei Elmshorn, 1843-1993. Neumünster. Die Heimat. Nr. 9. 100. Jahrg. 257-266.
- PRANGE, W. (1995): Hundert Jahre geologische Untersuchungen am Nord-Ostsee-Kanal. Die Heimat, 102 (1/2), 2-11. Husum.
- PRIGGE, H. (1965): Führer durch die Geologische Abteilung des Helms-Museums. 2. Aufl., Hamburg-Harburg.
- PRIGOGINE, J. (1985): Vom Sein zum Werden. Zeit und Komplexität in den Naturwissenschaften. 4. Aufl., München. (Piper und Co. Verlag).
- PROBST, E. (1991): Deutschland in der Steinzeit. München. (Bertelsmann-Verlag).
- Rat von Sachverständigen für Umweltfragen (1994): Umweltgutachten 1994. Für eine dauerhaft- umweltgerechte Entwicklung. Stuttgart.
- RAUP, D. M. (1976): Species diversity in the Phanerozoic. Paleobiology. V. 2. 286-291.
- RAUP, D. M. (1992): Krisen der Vielfalt in erdgeschichtlicher Vergangenheit. In: WILSON, E. O. (Hrsg.): Ende der biologischen Vielfalt? Heidelberg Berlin New York. (Spektrum Akademischer Verlag). 69-75.
- RAUP, D. M. u. D. JABLONSKI (1986): Patterns and Processes in the History of Life. Report of the Dahlem Workshop. Berlin. 1985. Berlin (Springer-Verlag).
- RAUP, D. M. u. J. J. SEPKOSKI (1984): Periodicity of extinctions in the geologic past. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 81. 801-805.
- RAUP, D. M. u. J. J. SEPKOSKI (1986): Periodic Extinction of Families and Genera. Science 231 (1986). 833-836.
- RAUP, D. M. u. S. M. STANLEY (1978): Principles of Paleontology. 2. Aufl., San Francisco. (W. H. Freeman and Company).

- RAY, G. C. (1992): Ökologische Vielfalt in Küstenzonen und Meeren. In: WILSON, E. O. (Hrsg.): Ende der biologischen Vielfalt? Heidelberg Berlin New York. (Spektrum Akademischer Verlag). 54-68.
- REHFELD, K. (1996): Die Ediacara-Welt, Analysen und Spekulationen. Naturw. Rdsch., 49. Jahrgang. Heft 10/1996. 394-397.
- REHFELD, K. (1998): Brutfürsorge bei Ammoniten und Kraken. Naturw. Rdsch., 51. Jahrgang. Heft 1/1998. 30-31.
- REIGBER, Ch. u. G. GENDT (1996): Geodätische Messungen der Plattentektonik. Spektrum der Wissenschaft, 1, 115-117.
- REMANE, A. (1940): Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. Lief. 34 von: GRIMPE u. WAGLER: Tierwelt der Nord- und Ostsee. Leipzig. (Akad. Verlagsges.).
- REMANE, A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig. (Akad. V.-Gesells. Geest u. Portig).
- REMANE, A., W. STORCH u. U. WELSCH (1986): Systematische Zoologie. Stuttgart New York. (G. Fischer-Verlag).
- RENNE, P. R. u. a. (1995): Synchrony and Causal Relations Between Permian-Triassic Boundary Crises and Siberian Flood Volcanism. Science, Vol. 269, 8 September. 1413-1416.
- RENSCH, B. (1947): Neue Probleme der Abstammungslehre. Stuttgart. (Enke-Verlag).
- RENSCH, B. (1950): Verteilung der Tierwelt im Raum. In: Handbuch der Biologie Hrsg. L. v. BERTALANFFY. Lieferung 23/24. Potsdam. (Akademische Verlagsgesellschaft Athenaion). 125-172.
- RENSCH, B. (1972): Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart. (Enke Verlag).
- RENSING, L. u. A. DEUTSCH (1990): Ordnungsprinzipien periodischer Strukturen. Biologie in unserer Zeit, 20. 314-321.
- RICH, P. V., G. F. van TETS a. F. KNIGHT (1990): Kadimakara Extinct Vertebrates of Australia. Princeton, New Jersey. (Princeton University Press).
- RICHTER, D. (1996): Gesellschaftswissenschaften contra Geowissenschaften? GS 100 / April 1996. 9-14.
- RICHTER, R. (1928): Aktuopaläontologie und Paläobiologie, eine Abgrenzung. Senckenbergiana 10. 285-292.
- RIDLEY, M. (1992): Evolution. Basel Boston Berlin. (Birkhäuser Verlag).
- RIEDL, R. (1980): Biologie der Erkenntnis. Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Vernunft. Berlin u. Hamburg. (Verlag Paul Parey).
- RIEDL, R. (1984): Evolution und Erkenntnis. München Zürich. (Piper-Verlag).
- RIEPPPEL, O. (1992): Unterweg zum Anfang. dtv Wissenschaft. München. (Deutscher Taschenbuch Verlag).
- ROBINSON, S. B. (1967): Bildungsreform als Revision des Curriculum. Neuwied.
- ROBINSON, P. L. (1971): A problem of faunal replacement on Permo-Triassic continents. Palaeontology. 14. 131-153.

- RÖDDER, G., F.-K. ZIEGLER u. E. FALK (1993): Wie viele Arten? Der Stand der Forschung gegen Ende des Jahrhunderts. *Paläont. Z.*, 67, 1/2. Stuttgart. (Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung). 215-222.
- ROGER, J. (1965): Die Auffassung des Typus bei Buffon und Goethe. *Die Naturwissensch.* 52, H 12. 313-319.
- RUDLOFF, v. H. (1993): Klima-Katastrophe?. *Geographie Heute.* 21-26.
- RUST, A. (1943): Die alt- und mittelsteinzeitlichen Funde von Stellmoor. Neumünster. (Wachholtz-Verlag).
- RUST, A. (1962): Vor 20 000 Jahren - Rentierjäger der Eiszeit. Neumünster. (Wachholtz-Verlag).
- SAHNI, A. (1984): Cretaceous-Paleocene Terrestrial Faunas of India: Lack of Endemism During Drifting of the Indian Plate. *Science*, Vol. 226. 26. Octob., No 4673. 441-443.
- SANDER, B. (1948): Einführung in die Gefügekunde der geologischen Körper. Wien u. Innsbruck. (Springer Verlag).
- SCHAEFER, M. (1992): Ökologie. Wörterbücher der Biologie. Jena. 3. Aufl. (G. Fischer-Verlag).
- SCHÄFER, P. u. a. (1995): Global and environmental change: the northern North Atlantic. *Geologische Rundschau*, 84. 3-10.
- SCHÄFER, P. u. E. FOIS-ERICKSON (1986): Triassic Bryozoa and the Evolutionary Crisis of Paleozoic Stenolaemata In: WALLISER, O. H.: Global Bio-Events, Critical Approach, Proceedings of the First Internat. Meeting of the JGCP Projekt 216: Global Biol. Events in Earth History. Berlin Heidelberg New York. (Springer Verlag, Lectures Notes in Earth Sciences, 8). 251-255.
- SCHAEFER, R. G. u. D. H. WELTE (1995): Entstehung der fossilen Energie- und Chemierohstoffe - ein interdisziplinärer Forschungsschwerpunkt. *Praxis der Naturwissenschaften Biologie.* 5/44. Jg. 1995. 11-15.
- SCHÄFER, W. (1962): Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee. Frankfurt a. M. (Kramer).
- SCHERTZ, E. (1936): Zur Unterscheidung von *Bison priscus* (Boj.) und *Bos primigenius* Boj. an Metapodien und Astragalus, nebst Bemerkungen über einige diluviale Fundstellen. - *Senckenbergiana*, 18, Frankfurt a. M. 37-71.
- SCHEVEN, J. (1982): Daten zur Evolutionslehre im Biologieunterricht. 2. Aufl. Neuhäusen-Stuttgart. (Häussler-Verlag).
- SCHIDLOWSKI, M. (1988): Die Geschichte der Erdatmosphäre. In: *Die Dynamik der Erde.* Heidelberg (Spektrum der Wissenschaft). 182-193.
- SCHINDEWOLF, O. H. (1950): Grundfragen der Paläontologie. Stuttgart. (Schweizerbart).
- SCHIRMER, W. (ed.) (1995): Quarternary field trips in Central Europe. Internat. Union for Quarternary research, XIV Internat. Congress August 3-10, Berlin, Germany, München. (Verlag Dr. Friedrich Pfeil).
- SCHISCHKIN, M. A. (1988): Über den Umbau der Wirbelsäule bei fossilen Amphibien. (russ.). *Paläontol. Z.*, No. 1, 62-74.

- SCHLEICH, H. (1986): Reflections upon the Changes of local Tertiary Herpetofaunas to Global Events. In: WALLISER, O. H.: Global Bio-Events, Critical Approach, Proceedings of the First Internat. Meeting of the JGCP Projekt 216: Global Biol. Events in Earth History. Berlin Heidelberg New York. (Springer Verlag, Lectures Notes in Earth Sciences, 8). 431ff.
- SCHLESER, G. H. (1995): Pflanzliche Reaktionen auf erhöhte atmosphärische Kohlendioxidgehalte. Praxis der Naturwissenschaften Biologie. 5/44. Jg. 1995. 16-22.
- SCHMIDT, H. (1986): Warum starben die Dinosaurier aus? Theoriengeschichte und die Problematisierung von wissenschaftlichen Methoden. Praxis der Naturwissenschaften Biologie. 1/35. Jahrg., 12-24.
- SCHMIDT, H. (1989): Die Erde und das Leben. In: Praxis der Naturwissenschaften Biologie. Köln. (Aulis Verlag Deubner & Co KG).
- SCHMIDT-SINNS, D. (1974): Umweltschutz als fachübergreifendes Curriculum. Bonn. (Bundeszentrale für politische Bildung, Heft 99).
- SCHMIDT-WULFFEN, W. (1994): „Schlüsselprobleme“ als Grundlage zukünftigen Geographieunterrichts. Praxis Geographie 3/1994. 13-15.
- SCHMINCKE, H. U. (1986): Vulkanismus. In: Die Dynamik der Erde. Darmstadt. (Wissenschaftliche Buchgesellschaft).
- SCHMITHÜSEN, A. (1968): Allgemeine Vegetationsgeographie. Lehrbuch der Allg. Geographie, Bd. IV. Berlin. (De Gruyter).
- SCHNEIDER, J. (1982): Entwurf einer biostratigraphischen Zonengliederung mittels der Spiloblattinidae (Blattodea, Insecta) für das kontinentale euramerische Permokarbon. Leipzig. (Freiburger Forsch.-H.), C. 27-47.
- SCHÖNWIESE, C.-D. (1992): Solare Einflüsse auf die Lufttemperaturvariationen der Erde. Bericht Nr. 92. Inst. Meteorol. Geophys. Univ. Frankfurt/M.
- SCHÖNWIESE, C.-D. (1994): Klimatologie. UTB. Stuttgart. (Verlag Eugen Ulmer).
- SCHOLLE, P. A. u. a. (1995): The Permian of Northern Pangea. Berlin Heidelberg New York. (Springer Verlag).
- SCHÜRING, J. (1995): Besiedlung des Festlandes schon im Ordovizium? Naturw. Rdsch., 48. Jahrg., H 10, 398-399.
- SCHÜTT, G. u. H. HEMMER (1978): Zur Evolution des Löwen. (*Panthera leo* L.) im europäischen Pleistozän. N. Jb. Geol. u. Pal., Mh. (4). Stuttgart. 228-255.
- SCHULTZ, J. (1995): Die Ökozonen der Erde. Die ökologische Gliederung der Geosphäre. 2. Aufl. Stuttgart. (Ulmer-Verlag).
- SCHWARZBACH, M. (1988): Das Klima der Vorzeit. Stuttgart. (Enke-Verlag).
- SCHWENKE, H. u. W. SCHRAMM (1974): Die Ostsee als Ökosystem. In: MARGAARD. L. u. G. RHEINHEIMER: Meereskunde der Ostsee. Berlin Heidelberg New York. (Springer-Verlag). 203-214.

- SEDLAG, U. u. E. WEINERT (1987): Biogeographie, Artbildung, Evolution, Wörterbuch der Biologie. Jena. (Fischer-Verlag).
- SEIBOLD, E. (1993): Warum in der Tiefsee bohren? Die Geowissenschaften. 11. Jahrg., Nr. 4. 130-136.
- SEPKOSKI, J. J. (1984): A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinction. *Paleobiology*. 246-267.
- SEPKOSKI, J. J. (1986): Global Bioevents and the Question of Periodicity. In: WALLISER, O. H.: Global Bio-Events, Critical Approach, Proceedings of the First Internat. Meeting of the JGCP Projekt 216: Global Biol. Events in Earth History. Berlin Heidelberg New York. (Springer Verlag, Lektures Notes in Earth Sciences, 8).
- SEPKOSKI, J. J. (1990a): Evolutionary faunas. In: BRIGGS, D.E.G. und CROWTHER, P. R. (Eds.): *Palaeobiology. A Synthesis*. Oxford. (Blackwell Sci. Publ.). 37-41
- SEPKOSKI, J. J. (1990b): Mass Extinctions: Periodicity. In: BRIGGS, D. E. G. u. P. R. CROWTHER (Eds.): *Palaeobiology. A Synthesis*. Oxford. (Blackwell Sci. Publ.). 171 - 179.
- SEPKOSKI, J. J. (1991): A model of onshore-offshore change in faunal diversity. *Paleobiology*, 17, 58-77.
- SEPKOSKI, J. J. (1992): Phylogenetic and ecologic pattern in the phanerozoic history of marine biodiversity. In: ELDREDGE, N. (Ed.): *Systematics, Ecology and the Biodiversity Crisis*. New York. (Columbia Univ. Press.). 77-100.
- SEWERTZOFF, A. N. (1931): *Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution*. Jena. (G. Fischer-Verlag).
- SHELDRAKE, R. (1993): *Das Gedächtnis der Natur*. Bern München Wien. (Scherz-Verlag, 4. Aufl.).
- SIEGFRIED, P. (1983): *Fossilien Westfalens - Eiszeitliche Säugetiere*. Münsterische Forsch. Geol. Pläont. 60, Münster.
- SIEWING, R. (1980): *Allgemeine Zoologie*. Stuttgart New York. (G. Fischer-Verlag, 3. Aufl.).
- SIEWING, R. (1982): *Evolution*. Stuttgart New York. (G. Fischer-Verlag).
- SIMON, W. u. H. J. LIPPOLT (1967): Geochronologie als Zeitgerüst der Phylogenie. In: HEBERER, G.: *Die Evolution der Organismen*. Bd. I. Stuttgart. (G. Fischer-Verlag). 161-237.
- SIMONS, P. (1994): *Pflanzen in Bewegung*. Basel Boston Berlin. (Birkhäuser-Verlag).
- SIMPSON, G. G. (1944): *Tempo and Mode in Evolution*. New York. (Columbia Univ. Press).
- SIMPSON, G. G. (1951): *Zeitmaße und Ablaufformen der Evolution*. Göttingen.
- SIMPSON, G. G. (1952): How many species? *Evolution* 6,3, 342. Lancaster, Pa.
- SIMPSON, G. G. (1953): *Life of the Past*. New Haven, Conn. (Yale Univ. Press).
- SIMPSON, G. G. (1960): The History of Life. In: TAX, S. (ed.): *Evolution after DARWIN*. Bd. 1. Chicago. Univ. Chicago Press.

- SIMPSON, G. G. (1965): *The Geography of Evolution. Collected Essays.* Philadelphia. (Chilton).
- SIMPSON, G. G. (1968): Kosmische Aspekte der organischen Evolution. *Naturw. Rdsch.*, H 10. 425-434.
- SIMPSON, G. G. (1984): *Fossilien.* Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft).
- SLOAN, R. E. u. a. (1986): Gradual Dinosaur Extinction and Simultaneous Ungulate Radiation in the Hell Creek Formation. *Science*, Vol. 232. 2 May. 629-633.
- SMITH, A. G. (1981): Phanerozoic Equal-Area Maps. *Geol. Rundsch.*, B. 70, 1. 91-127.
- SMITH, A. G.; HURLEY, A. U. a. BRIDEN, J. C. (1981): *Phanerozoic paleocontinental world maps.* Cambridge. (Univ. Press.).
- SOERGEL, W. (1913): *Elephas trogontherii* POHL. und *Elephas antiquus* FALC., ihre Stammesgeschichte und ihre Bedeutung für die Gliederung des deutschen Diluviums. *Palaeontographica* 60, 6-7.
- SPERLING, W. (1981): *Geographieunterricht und Landschaftslehre, Teil 1. Beihefte zum BIB-Report Bd. 20.* Duisburg. (Verlag für pädagogische Dokumentation).
- SPINAR, Z. V. (1983): Paleogeography and its significance for the phylogeny of some European fossil frogs. *Věstník Ustředního ústavu geologického*, 58, 1. 53-56.
- SPINAR, Z. V. (1984): *Paleontologie obratlovců.* (tsch.). Praha. (Academia).
- SPRINGHORN, R. (1996): Didaktische Möglichkeiten der Paläontologie zur Umstrukturierung und Aufwertung des schulischen Geographieunterrichts. In: HAUBRICH, H. u. a. (1996): *Alfred-Wegener-Konferenz. Geowissenschaften in Lehrerbildung und Schule.* 28-30. Oktober 1996. Terra Nostra. Leipzig. (Schriften der Alfred-Wegener-Stiftung). 53-58.
- SPRINGHORN, R. (1997): *Leben und Sterben im Muschelkalkmeer.* *Geographie heute.* 150/1997. 36-39.
- STANLEY, S. M. (1979): *Macroevolution.* San Francisco. (Freeman a. Co.).
- STANLEY, S. M. (1982): *Macroevolution and the fossil record.* *Evolution* 36: 460-473.
- STANLEY, S. M. (1986): *Earth and Life Through Time.* New York. (W. H. Freeman and Company).
- STANLEY, S. M. (1989a): *Krisen der Evolution. Artensterben in der Erdgeschichte.* Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft).
- STANLEY, S. M. (1989b): *Massensterben im Meer.* In: PFLUG, H. D. u. a.: *Fossilien: Bilder frühen Lebens.* Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft). 140-149.
- STANLEY, S. M. (1994): *Historische Geologie. Eine Einführung in die Geschichte der Erde und des Lebens.* Heidelberg Berlin Oxford. (Spektrum Akademischer Verlag).
- STEINER, G. (1977): *Zoomorphologie in Umrissen.* Jena. (G. Fischer-Verlag).
- STEPHAN, H.-J. (1995): 1. Schleswig-Holstein. In: L. BENDA: *Das Quartär Deutschlands.* Berlin Stuttgart. (Gebrüder Borntraeger). 1-13.

- STODIEK, U. u. H. PAULSEN (1996): Mit dem Pfeil dem Bogen ...“. Texte zur Ausstellung. Oldenburg. (Isensee Verlag).
- STORCH, G. (1984): Die alttertiäre Säugetierfauna von Messel - ein paläobiographisches Puzzle. *Naturwissenschaften*, 71. (Springer-Verlag). 227-233.
- STORCH, G. (1989): Die Säuger von Messel: Wurzeln auf vielen Kontinenten. In: PFLUG, H. D. u. a.: *Fossilien: Bilder frühen Lebens*. Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft Verlagsgesellschaft). 190-204.
- STORCH, V. u. U. WELSCH (1989): *Evolution*. 6. Aufl. München. (Deut. Taschenbuchverlag).
- STRAKA, H. u. B. FRIEDRICH (1995): *Ausbreitungsökologie*. Blätter aus dem Botanischen Garten der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel. Heft 5. 2. Aufl., Kiel. (Botan. Inst. u. Botan. Garten der CAU zu Kiel).
- STRASBURGER, E. u. a. (1983): *Lehrbuch der Botanik*. Stuttgart New York. (G. Fischer-Verlag).
- STRAUCH, F. (1996): Paläontologie als zukunftsrelevante Disziplin in Bildung und Ausbildung. In: HAUBRICH, H. u. a. (1996): *Alfred-Wegener-Konferenz. Geowissenschaften in Lehrerbildung und Schule*. 28-30. Oktober 1996. *Terra Nostra*. Leipzig. (Schriften der Alfred-Wegener-Stiftung). 45-48.
- TANNER, W. (1997): Altern und Tod, ein genetisch festgelegtes Programm? (*Naturw. Rdsch.* 50. Jhg. Heft 5). 175-183.
- TANSLEY, A. G. (1935): The use and abuse of vegetation concepts and terms. *Ecology* 16. 284-307.
- TEICHERT G. (1990): The Permian-Triassic boundary revisited. In: KAUFMANN, E. G. u. O. H. WALLISER. *Extinction Events in Earth History. Lecture Notes in Earth Sciences*. 30. 199-238. *Proceedings of the Project 216: Global Biological Events in Earth History*. Berlin Heidelberg New York. (Springer-Verlag).
- THENIUS, E. (1962): Die Großsäuger der Pleistozäns von Mitteleuropa - eine Übersicht. *Z. f. Säugetierkunde*, 27, Hamburg - Berlin. 65-83.
- THENIUS, E. (1977): *Meere und Länder im Wechsel der Zeiten*. Berlin. (Springer Verlag)
- THENIUS, E. (1980): *Grundzüge der Faunen- und Verbreitungsgeschichte der Säuger*. Jena. (Fischer-Verlag).
- THENIUS, E. (1982): Zur stammes- und verbreitungsgeschichtlichen Herkunft des Bamsbären. *Zeitschr. f. geol. Wiss.* Berlin 10. 7.
- THENIUS, E. u. N. VÁVRA (1996): *Fossilien im Volksglauben und im Alltag*. Frankfurt/M. (Kramer).
- THOMPSON, D'ARCY (1917): *On growth and form*. Cambridge. (Cambridge University Press).
- TISCHLER, W. (1979): *Einführung in die Ökologie*. Stuttgart New York. (G. Fischer-Verlag).
- TODE, A. (1982): *Der altsteinzeitliche Fundplatz Salzgitter - Lebenstedt, Teil 1, Archäologischer Teil*. Köln Wien. (Böhlau Verlag).
- TRÖGER, K.-A. (1984): *Abriß der Historischen Geologie*. Berlin. (Akademie-Verlag).

- TRÖGER, K.-A. (1986): Probleme der bio- und lithostratigraphischen Altersbestimmung im Paläozoikum und im Mesozoikum. Z. geol. Wiss., Berlin 14, 1. 61-71.
- TOEPFER, V. (1963): Tierwelt des Eiszeitalters. Leipzig. (Akad. Verlagsges. Geest und Portig K.-G.).
- TROLL, C. (1964) mit einer farbigen Karte von C. TROLL und K.H. PAFFEN: Karte der Jahreszeiten-Klimate der Erde. Erdkunde. 18, 5-28.
- TROMMER, G. (1997): Didaktik. In: FRÄNZLE, O. u. a. (1997): Handbuch der Umweltwissenschaften. Landsberg am Leck. (Ecomed Verlagsgesellschaft). II-3.11.
- TROMNAU, G. (1973): Das Jungpaläolithikum im Kreise Harburg. Harburger Jahrbuch XIII, 1968/72, 18-33.
- TROMNAU, G. (1979): Rentierjäger der Späteiszeit in Norddeutschland. Hildesheim. (Verlag August Lax).
- TSCHULOK, S. (1922): Deszendenzlehre. Jena. (Fischer-Verlag).
- ULFIG, A. (1997): Lexikon der philosophischen Begriffe. Wiesbaden. (Fourier Verlag).
- VAKHRAMEEV, V. A. u. a. (1978): Paläozoische und mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie dieser Zeit. Jena. (G. Fischer-Verlag).
- VALDE-NOWAK, u. a. (1987): Upper Paleolithic boomerang made of mammoth tusk in Southern Poland. Nature 329, 436-438.
- VALENTINE, J. W. u. D. H. ERWIN (1987): Interpreting great developmental experiments: the fossil record. In: RAFF, R. A. u. E. C. RAFF (Hrsg.): Development as an Evolutionary Process. New York. (Alan R. Liss Inc.). 71-107.
- VALENTINE, J. W. u. MOORES (1974): Plate Tectonics and the History of Life in the Ocean. Sc. Am., 230, April 1974. 80-89.
- VALENTINE, J. W., T. C. FOIN and D. PEART (1978): A provincial model of Phanerozoic marine diversity. Paleobiology 4. 55-66.
- VERNADSKI, W. J. (1929): La biosphère. Paris. (Alcan).
- VERNADSKI, W. J. (1930): Geochemie in ausgewählten Kapiteln. Leipzig.
- VESTER, F. (1993): Unsere Welt - ein vernetztes System. 8. Aufl. München. (Deutscher Taschenbuch Verlag, dtv.).
- VICKERS-RICH, P. u. T. H. RICH (1993): Australiens Polar-Dinosaurier. Heidelberg. Spektrum der Wissenschaft, 9. 56-62.
- VINK, G. E., W. J. MORGAN, u. P. R. VOGT (1955): Hot Spots: Heiße Flecken auf der Erde. In: Geodynamik und Plattentektonik. Heidelberg New York Oxford. (Spektrum Akademischer Verlag). 144-153.
- VOGEL, K. (1984): Lebensweise und Umwelt fossiler Tiere. Heidelberg. (Quelle u. Meyer Verlag).
- VOIGT, W. (1973): Homologie und Typus in der Biologie. Jena. (Fischer-Verlag).
- WALLISER, O. H. (Hrsg.) (1986): Global Bio-Events. A Critical Approach. Proceedings of the First International Meeting of the JGCP Project 216: „Global Biological Events in Earth History“. Lecture Notes in Earth Sciences. 8. Berlin Heidelberg New York London Paris Tokyo. (Springer-Verlag).

- WANG, ZIQIANG (1993): Evolutionary ecosystem of Permian-Triassic redbeds in North China: A historical record of global desertification. In: LUCAS, S. G. u. MORALES, M.: The nonmarine Triassic New Mexico Mus. nat. Hist. and Sei, Bull. 3, 471-476. Albuquerque.
- WEGENER, A. (1929): Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. 4. Auf., Braunschweig. (Vieweg).
- WEGEWITZ, W. (1940): Ein Rengeweihebeil aus Hamburg-Neuland. Die Kunde, Nr. 10. 190-193.
- WEGEWITZ, W. (1988): Rund um den Kiekeberg Vorgeschichte einer Landschaft an der Niederelbe. In: Hammaburg Neue Folge 8. Neumünster. (Karl Wachholtz Verlag). 11-37.
- WEGMANN, K. u. a. (1990): Humboldt-Umwelt-Lexikon. München. (Humboldt-Taschenbuchverlag Jacobi KG).
- WELLNHOFER, P. (1985): Kein Vogelahn aus der Trias. Naturwiss. Rundschau. 38. Jahrg. H. 8. 343-344.
- WELLNHOFER, P. (1992): Fraglicher Urvogel. Naturwissensch. Rundschau. 45. Jahrg. H 3/1992. 107-108
- WELLNHOFER, P. (1992a): Bedeutende Fossilfunde bei Korbach. Naturwiss. Rdsch., 45. Jahrg. H. 3, 108-109.
- WELLNHOFER, P. (1993): Die große Enzyklopädie der Flugsaurier. München. (Mosaik Verlag).
- WELLNHOFER, P. (1997). Ein Juravogel aus China? und Angebliche Jura-Vögel aus China sind kreidezeitlich. Spektrum der Wissenschaft Digest: Saurier und Urvögel. Heidelberg. (Spektrum d. Wissens. Verlagsges. mbH). 45-47.
- WELLNHOFER, P. (1997a): Archaeopteryx In: Digest: Saurier und Urvögel. Heidelberg. (Spektrum der Wissenschaft Verlagsgesellschaft mbH). 28-43.
- WELLS, J. W. (1963): Coral growth and geochronometry. Nature 197, 948-950.
- WERNEBURG, R. (1983): Stegocephalen (Rhachitomi, Amphibia) aus dem hohen Unterrotliegenden (Oberhöfer Schichten) des Thüringer Waldes. Leipzig. Freiburger Forsch.-H., (384). 111-129.
- WERNEBURG, R. (6, 1986): Branchiosaurier aus dem Rotliegenden (Unterperm) der CSSR. Z. geol. Wiss., Berlin 14, 673-686.
- WERNEBURG, R. (1988): Paläobiogeographie der labyrinthodonten Amphibien im Oberkarbon und Rotliegenden Mitteleuropas. Z. geol. Wiss. Berlin 16, 9. 929-932.
- WESSON, R. (1991): Die unberechenbare Ordnung. Chaos, Zufall und Auslese in der Natur. München. (Artemis u. Winkler Verlag).
- WESTPHALEN, K. (1985): Lehrplan - Richtlinien - Curriculum. Stuttgart. (Ernst Klett Verlag).
- WHITE, J. D., D. N. MOTTERSHEAD u. S. J. HARRISON (1992): Environmental Systems. London Glasgow New York. (Chopman u. Hall).
- WHITTAKER, R. H. (1970): Communities and Ecosystems. New York. (Macmillan).

- WILDER SMITH, A. E. (1978): Die Naturwissenschaften kennen keine Evolution. Basel Stuttgart. (Schwabe u. Co. Verlag).
- WILLMANN, R. (1997): Lebt Europas Urpferd? Abenteuer Natur, 5. 40-43.
- WILLMANN, R. (1997): Paläontologie als Evolutionsforschung, Artbildung und Evolutionsfaktoren bei fossilen Organismen. In: KÖNIG, V. u. H. HOHMANN: Bausteine der Evolution. Symposium Übersee-Museum Bremen 1995. Gelsenkirchen/Schwelm. (Edition Archaea). 9-30.
- WILSON, E. O. (1992): Der gegenwärtige Stand der biologischen Vielfalt. In: WILSON, E. O. (Hrsg.): Ende der biologischen Vielfalt? Heidelberg Berlin New York. (Spektrum Akademischer Verlag). 19-36.
- WILSON, E. O. (1995): Wir werden einsam sein. Spiegel-Gespräch mit Evolutionsbiologe Edward O. Wilson über Artenvielfalt, Ameisen und Menschen. Der Spiegel 48/1995. 193-204.
- WILSON, E. O. (1997): Der Wert der Vielfalt. München. (Piper).
- WIRTZ, P. (1997): Wieviel Tierarten gibt es? Kosmos, Heft 4. 13.
- WOLDSTEDT, P. u. K. DUPHORN (1974): Norddeutschland und angrenzende Gebiete im Eiszeitalter. Stuttgart. (Enke-Verlag).
- WOODBURNE, M. O. u. W. G. ZINSMEISTER (1982): Fossil land mammal from Antarctica. Science, 1982. 218. No. 4569. 284-286.
- WUKETITS, F. M. (1997): Wer zählt die Arten, nennt die Namen...? Kosmos, Heft 5. 58-61.
- WUKETITS, F. M. (1997a): Geburt und Tod der Arten. Kosmos, Heft 6. 54-57.
- YORK, D. (1995): Die Frühzeit der Erde. In: Plattentektonik. Heidelberg. Spektrum der Wissenschaft. 62-69.
- ZHANG, F., LI, Y. and WANG, X. (1984): A new occurrence of Permian seymouriamorphs in Xinjiang, China. Peking. Vertebrata Palasiatica, 22 (4). 294-304.
- ZIEGLER, B. (1992): Allgemeine Paläontologie. Einführung in die Paläobiologie Teil 1. Stuttgart. (E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung).
- ZIMMERMANN, W. (1967): Methoden der Evolutionswissenschaft. In: HEBERER, G.: Die Evolution der Organismen Bd. I. Stuttgart. (G. Fischer-Verlag). 61-160.
- ZIMMERMANN, W. (1969): Geschichte der Pflanzen. Stuttgart. (Thieme-Verlag).

Danksagung

Das Zustandekommen dieser Arbeit, habe ich meinem Mentor Herrn Prof. Dr. W. Hassenpflug zu verdanken, der mir mit seinen klaren Orientierungen und konstruktiven Anregungen stets hilfreich zur Seite stand. Es ist mir ein besonderes Bedürfnis, ihm an dieser Stelle meinen herzlichen Dank dafür auszusprechen, daß er mir in dem zurückliegenden Jahrzehnt die Möglichkeit eingeräumt hat, Lehraufträge wahrzunehmen und fachwissenschaftliche sowie -didaktische Themen an der Erziehungswissenschaftlichen Fakultät der Universität Kiel im Fachbereich Geographie zu bearbeiten.

Für die Weitung meines Gesichtskreises in geographischer und pädagogischer Hinsicht an dieser Fakultät danke ich den Herren Prof. Dr. J. Newig und Prof. Dr. K. Westphalen.

Die Herren Prof. Dr. E. F. Grube (Hamburg) und Prof. Dr. R. Busch (Hamburger Museum für Archäologie und die Geschichte Harburgs) standen für fachliche Problem Diskussionen, insbesondere zur Thematik Eiszeit und Großsäuger in dankenswerter Weise zur Verfügung. Ferner gilt mein Dank Herrn Prof. Dr. U. Lehmann (Hamburg) für seine positive Stellungnahme zu meiner jungpleistozänen Säugerbearbeitung.

Für Diskussionen und Hinweise zu paläontologischen Themen bin ich Herrn Dr. K. Gürs (Landesamt für Natur und Umwelt des Landes Schleswig-Holstein, Flintbek) zu besonderem Dank verpflichtet. Herrn Dr. B. Lapp (Bordesholm) danke ich für Hinweise zu geochemisch-hydrologischen Fragen. Frau Dr. E. Beyer und Herrn Dr. H. Beyer (Köthen) bin ich für Diskussionen zu pädagogischen Fragen dankbar.

Viel Mühe wendete mein Freund R. Hanke (Berlin) für die Durchsicht der Arbeit auf - seine formalen und inhaltlichen Hinweise waren mir sehr hilfreich, wofür ich ihm sehr dankbar bin. Frau Fastenrath (Kiel) danke ich für ihre Mithilfe beim Schreiben des Literaturverzeichnisses.

Für das große Verständnis und Engagement mit umfangreicher technischer und organisatorischer Hilfe möchte ich an dieser Stelle meiner Frau Petra herzlichen Dank sagen.

In diese Danksagung möchte ich alle nicht namentlich aufgeführten Damen und Herren gleichfalls mit einbeziehen.

„Ich erkläre hiermit, daß ich die vorliegende Arbeit ohne unzulässige Hilfe Dritter und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe; die aus fremden Quellen direkt oder indirekt übernommenen Gedanken sind als solche kenntlich gemacht.

Bei der Auswahl und Auswertung sowie bei der Herstellung des Manuskriptes habe ich Unterstützungsleistungen von folgenden Personen erhalten: entfällt.

Weitere Personen waren an der geistigen Herstellung der vorliegenden Arbeit nicht beteiligt. Insbesondere habe ich nicht die Hilfe eines Promotionsberaters in Anspruch genommen. Dritte haben von mir weder unmittelbar noch mittelbar geldwerte Leistungen für Arbeiten erhalten, die im Zusammenhang mit dem Inhalt der vorgelegten Dissertation stehen.

Die Arbeit wurde bisher weder im Inland noch im Ausland in gleicher oder ähnlicher Form einer anderen Prüfungsbehörde vorgelegt.“

Bordesholm, den 30.01.2000