

## **„Lebende Fossilien“ im Tier- und Pflanzenreich. Fiktion oder Realität?**

Erich THENIUS

### **Einleitung**

Im Vortrag soll weder von Dinosauriern, welche durch Computer-Animation zum „virtuellen Leben“ erweckt wurden, noch von angeblichen im über 250 Millionen Jahren alten Steinsalz überlebenden Bakterien die Rede sein, sondern von jetzt lebenden Organismen. Ein Thema, das vor allem für den Evolutionsbiologen von großer Bedeutung ist, aber auch für den Systematiker und für den Phylogenetiker. Zugleich ist aber auch Fossildokumentation wichtig.

### **Definition des Begriffes „lebende Fossilien“**

Erstmals verwendete der berühmte britische Naturforscher Charles DARWIN in seinem grundlegenden Werk „Über den Ursprung der Arten“ („On the origin of species“) im Jahr 1859 den Begriff living fossil. DARWIN verstand unter diesem Begriff rezente, d. h. in der geologischen Jetztzeit lebende Organismen, die eine Art Mittelstellung zwischen zwei heute völlig getrennten systematischen (Groß-)Einheiten einnehmen. Als Beispiele für diese „lebenden Fossilien“ – ein Widerspruch in sich, daher unter Anführungszeichen – nannte DARWIN (1859, 107) das australische Schnabeltier (*Ornithorhynchus anatinus*) und den südamerikanischen Schuppenmolch (*Lepidosiren paradoxa*), einen Lungenfisch.

Das amphibisch lebende Schnabeltier „vermittelt“ durch seine Schlüsselmerkmale (Eierleger wie ein Reptil, Behaarung wie ein Säugetier) (Abb. 1) zwischen Kriechtieren, also Reptilien, und Säugetieren, der südamerikanische Lungenfisch als Kiemen- und Lungenatmer zwischen Fischen (Pisces) und Lurchen (Amphibia). Schnabeltier und Schuppenmolch würden heute wohl eher als „connecting links“ denn als „lebende Fossilien“ bezeichnet werden.

Der Begriff „lebendes Fossil“ hat sich bis heute in der Literatur erhalten, wie etwa ein Blick in das „Paläontologische Wörterbuch“ von LEHMANN (1996) erkennen lässt. „Lebende Fossilien“ sind nach LEHMANN „stammesgeschichtliche Dauertypen, die sich als einzelne Arten mehr oder weniger unverändert erhalten haben“ (1996, 130). Eine Definition, wie sie gegenwärtig im Prinzip gebräuchlich ist, meist aber durch bestimmte Kriterien ergänzt wird. So sind mehrere Punkte zur Definition (klassischer) „lebender Fossilien“ zu berücksichtigen (SCHOPF 1984), was an Hand der rezenten Lungenfische aufgezeigt werden soll:

1. Isolierte Stellung im biologischen System mit einer oder nur wenigen Arten,
2. Schrumpf- oder Reliktverbreitung gegenüber einstiger (welt-)weiter Verbreitung,
3. altertümliche Merkmale durch langsame Evolutionsgeschwindigkeit.

Dies erscheint auch deswegen wichtig, weil Untersuchungen in den letzten Jahren neue Erkenntnisse erbracht haben, welche etwa die Perlboote (*Nautilus*), Quastenflosser (*Lamtimeria*) und die Brückenechsen (*Sphenodon*) betreffen.

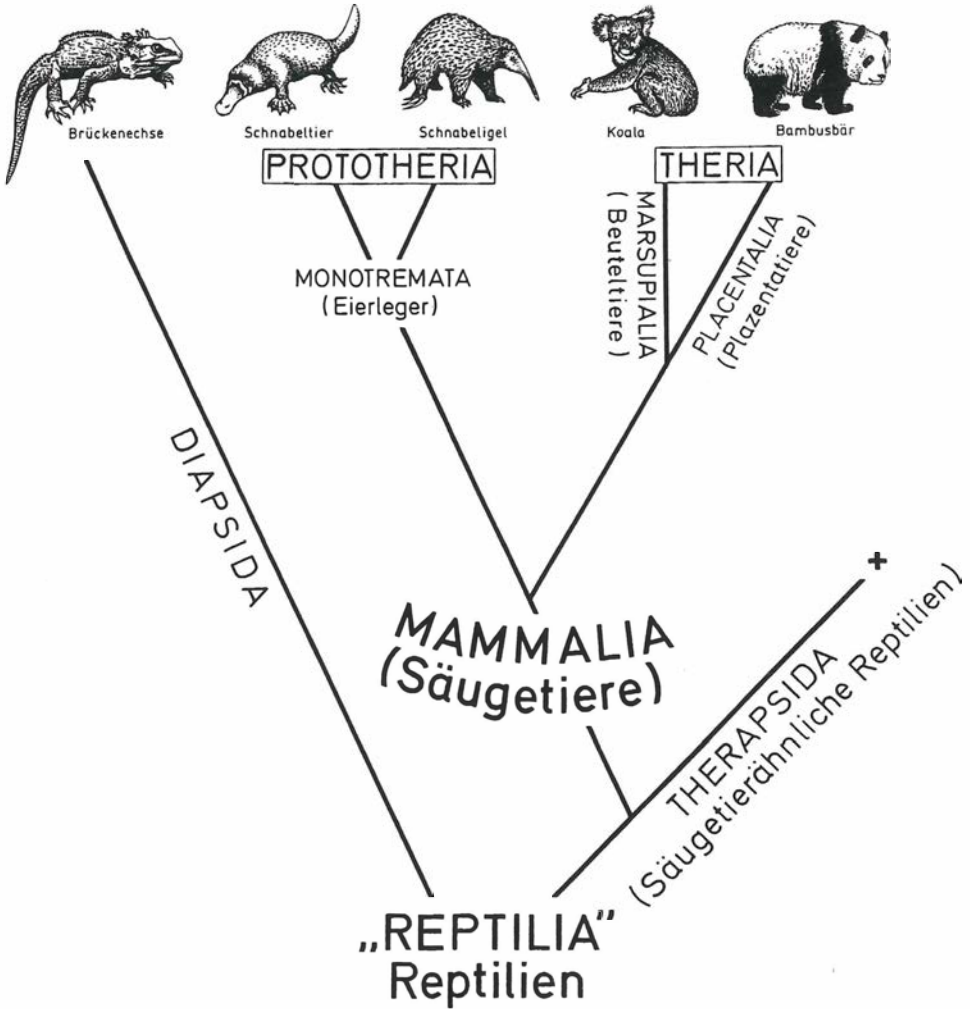


Abb. 1: Das Schnabeltier als „lebendes Fossil“ im Sinne von Charles DARWIN 1859. Beachte „Mittelstellung“ der Eierleger zwischen Reptilien und „höheren“ Säugetieren (Theria). Nach THENIUS (2000).

Die heutigen Lungenfische (Dipnoi = Doppelatmer) stehen im System der Knochenfische (Osteichthyes) ziemlich isoliert (Abb. 2). Meist werden sie – zusammen mit den Quastenflossern – als Sarcopterygii (= Fleischflosser) den Actinopterygii (= Strahlenflosser) gegenübergestellt. Die drei rezenten Gattungen (*Lepidosiren* – Südamerika, *Protopterus* – Afrika und *Neoceratodus* – Australien) (Abb. 3) zeigen mit nur wenigen Arten eine so genannte Gondwana-Verbreitung, d. h. sie sind (als Süßwasserformen) auf die Südkontinente beschränkt, wobei es sich bei *Neoceratodus* um ein echtes Reliktareal handelt. Einst waren Lungenfische, wie Fossilfunde belegen, weltweit verbreitet und zeitweise auch im Meer heimisch. Im Aussehen unterscheidet sich der australische Lungenfisch praktisch nicht von fossilen Formen aus dem jüngsten Erdaltertum (z. B. *Uronemus* im Perm).

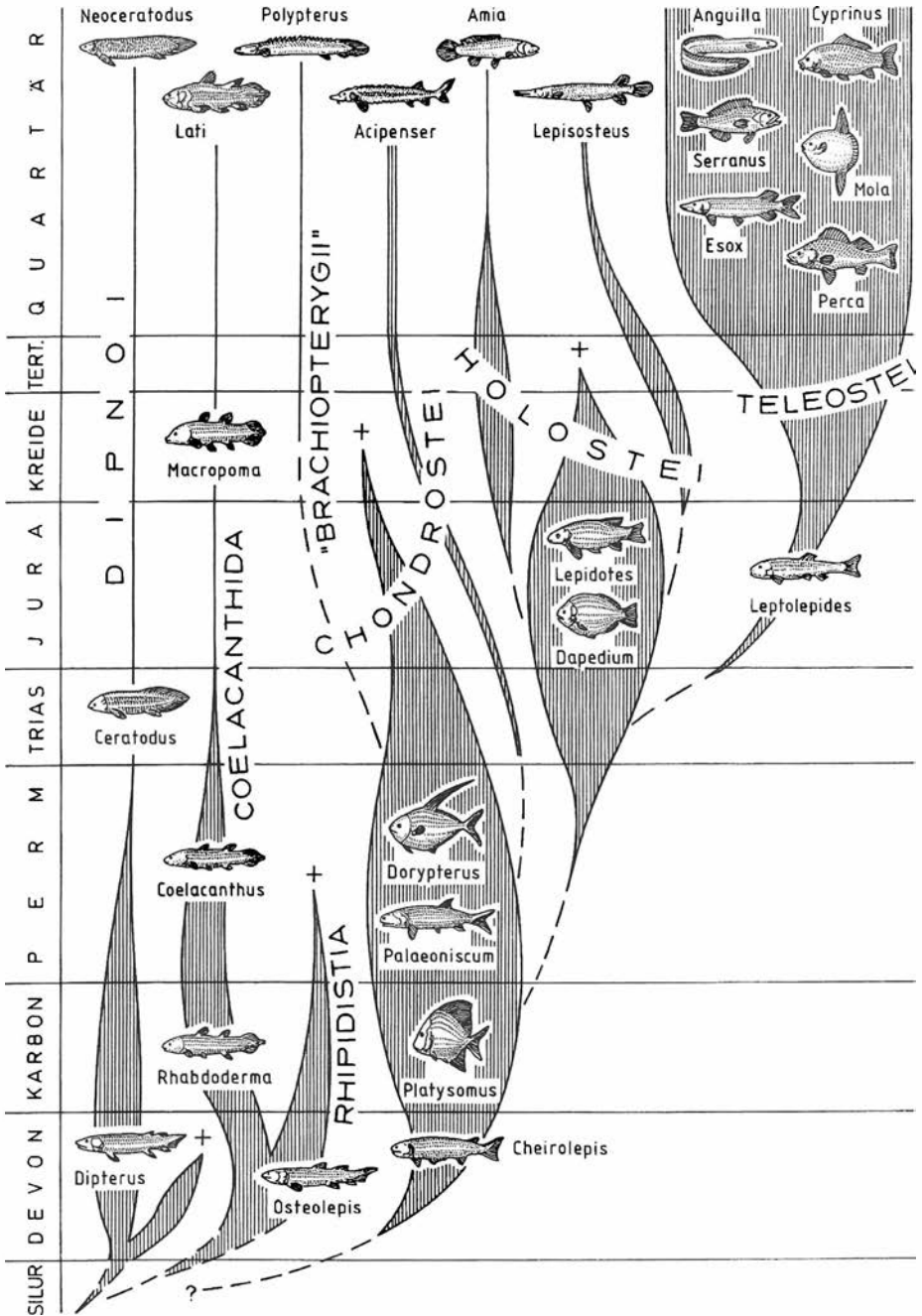


Abb. 2: Stammbaum“ der Knochenfische (Osteichthyes). Die rezenten Lungenfische (Dipnoi) stehen isoliert unter den heutigen Knochenfischen. Die Fleischflosser (Sarcopterygier mit den Dipnoi, Coelacanthida und Rhipidistia) wurden im Lauf der Erdgeschichte sukzessive durch die Knorpel- (Chondrostei) und Knochenganoiden (Holosteii) bzw. die „modernen“ Knochenfische (Teleosteii) abgelöst. Nach THENIUS (2000).

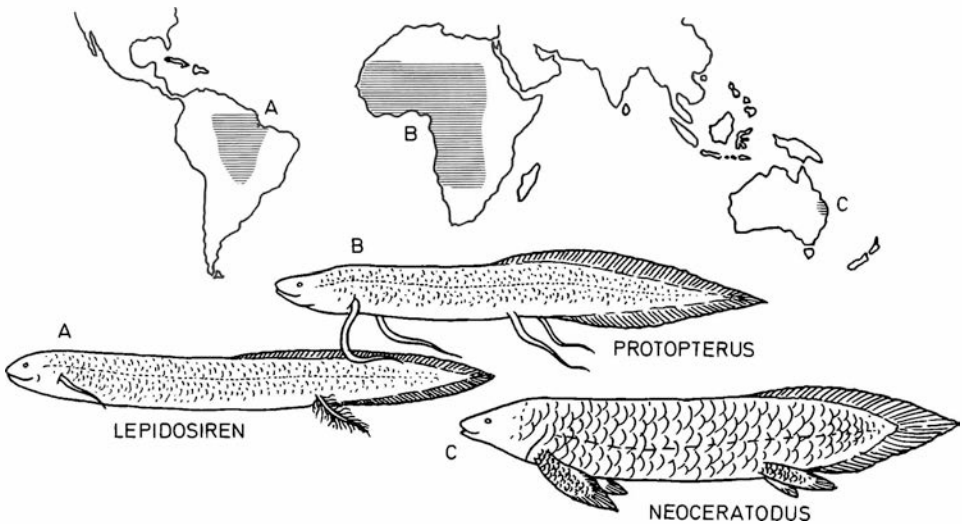


Abb. 3: Die rezenten Lungenfische (Dipnoi) und ihre gegenwärtige (disjunkte) Verbreitung auf den Südkontinenten. Nach THENIUS (1984).

Bei der Beurteilung der Stellung im System und der stammesgeschichtlichen Zusammenhänge wirkt sich der so genannte Mosaikmodus der Evolution (= Heterobathmie der Merkmale) erschwerend aus, indem sich die einzelnen Merkmalskomplexe nicht synchron, d. h. gleichzeitig, während der Evolution, verändern. So sind beim Schnabeltier als Eierleger, eine echte Kloake, d. h. eine gemeinsame Öffnung für den Darm- und Urogenitaltrakt, keine äußeren Ohrmuscheln, das Hörorgan mit einer Lagena anstelle einer echten Cochlea (= Schnecke) im Innenohr, freie Halsrippen und der Bau des Schultergürtels als „Reptil“-Merkmale, Haare, Milchdrüsen (allerdings keine Zitzen), ein sekundäres Kiefergelenk (= Squamoso-Dentalgelenk), drei Gehörknöchelchen im Mittelohr und der Bau des Gehirns als „Säugetier“-Merkmale entwickelt.

Ein weiteres Problem bei der Beurteilung von „lebenden Fossilien“ ist die sog. Lesrichtung der Merkmalsevolution (GUTMANN & PETERS 1971) und damit das Erkennen rudimentärer Organe. Der bekannte Wiener Paläobiologe Othenio ABEL hat dieses Problem bereits im Jahr 1914 erkannt und mit dem neu eingeführten Terminus Oriment bereichert. Ein Oriment ist ein kleines, im Werden begriffenes Organ bzw. Merkmal, ein Rudiment hingegen ein in Rückbildung befindliches (z. B. Wurmfortsatz des Blinddarmes beim Menschen).

Zur Beurteilung von Merkmalen ist nach HENNIG (1950, 1966) die Unterscheidung plesiomorpher und (syn-)apomorpher Merkmale notwendig. Nur synapomorphe Merkmale belegen die Monophylie, d. h. die Herkunft aus einer Wurzel (Abb. 4).

Nun aber konkret zu den rezenten Lungenfischen. Während die Entdeckung des südamerikanischen Schuppenmolches (*Lepidosiren paradoxa*) durch den österreichischen Forschungsreisenden Johann NATTERER im Jahr 1833 und die spätere Beschreibung durch L. J. FITZINGER vom Naturhistorischen Museum Wien im Jahr 1836 kein besonderes Echo auslöste, war die Entdeckung des australischen Lungenfisches (*Neoceratodus forsteri*) durch Gerard KREFFT vom Sydney-Museum im Jahr 1870 eine richtige wissenschaftliche Sensation. Besitzt doch dieser Fisch ein Gebiss aus Zahnplatten, wie sie bis damals nur fossil bekannt waren. Hatte doch der berühmte Schweizer Ichthyologe Louis AGASSIZ der-

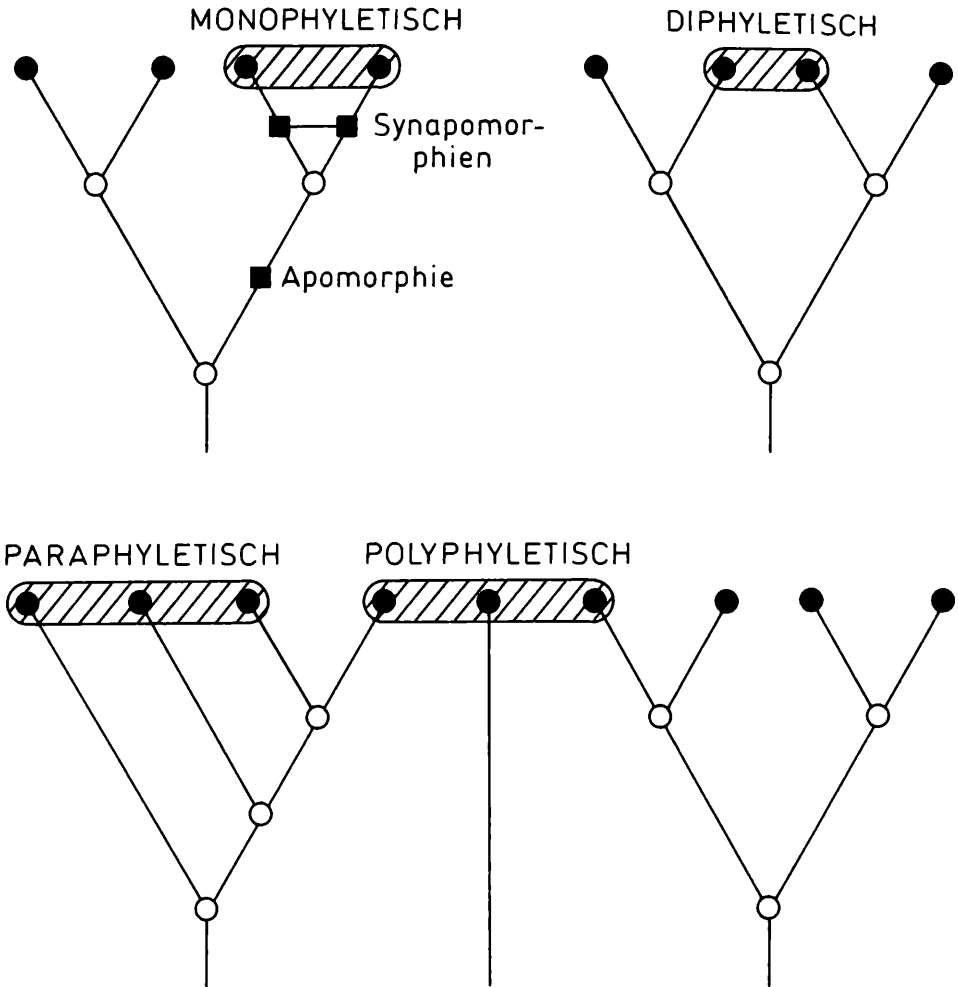


Abb. 4: Möglichkeiten der phyletischen Gliederung durch die Kladistik im Sinne von W. HENNING. Mono-, di-, para- und polyphyletische Gruppen. Monophylie durch gemeinsame Wurzelgruppe mittels Synapomorphien feststellbar.

artige isolierte Zahnplatten, wie sie für Süßwasserablagerungen der germanischen Trias Mitteldeutschlands charakteristisch sind, im Jahr 1838 unter dem Namen *Ceratodus* beschrieben. Und nun tauchte ein lebender Fisch mit einem derartigen Gebiss auf! *Neoceratodus forsteri* zeigt durch die typischen Quastenflossen, die Beschuppung mit Kosminschuppen, das Gebiss und dem allgemeinen Habitus altertümliche Merkmale, wie sie bei Lungenfischen aus der Perm- und Triaszeit bekannt sind. Demgegenüber ist bei *Lepidosiren* und *Protopterus* der Körper aalförmig verlängert, die Schuppen sind weitgehend rückgebildet und die paarigen Flossen (die fast nur als fadenförmige Gebilde entwickelt sind) sowie die stark reduzierten Zahnplatten weichen völlig vom *Ceratodus*-Typ ab. Dazu kommt, dass bei ihnen ein Trockenschlaf in Schleimkokons bzw. -röhren ausgebildet ist, in denen die Fische dank ihrer Lungen Trockenzeiten überdauern können. D. h., nur der australische Lungenfisch erfüllt die Kriterien eines (klassischen) „lebenden Fos-

sils“. *Neoceratodus* ist seit der Unterkreide fossil nachgewiesen. Demnach können weder *Lepidosiren paradoxa* noch die *Protopterus*-Arten als solche bezeichnet werden.

### „Lebende Fossilien“ unter den Wirbeltieren

Als weitere lebende Fossilien werden der rezente Quastenflosser (*Latimeria chalumnae*) von den Komoren (Abb. 5) und die neuerdings als eigene Art, nämlich *L. menadoensis* aus Indonesien (von der Insel Manado Tua vor Sulawesi), bekannt gewordene Form als Angehörige der sog. Hohlstachler (Coelacanthida) besprochen (vgl. WEINBERG 1999). *Latimeria chalumnae* wurde erstmals 1938 vor der südafrikanischen Küste entdeckt (SMITH 1940), aber erst seit 1952 von der Inselgruppe der Komoren nordwestlich von Madagaskar nachgewiesen und konnte dort seither auch in größerer Zahl gefangen werden (SMITH 1956). Der Lebensraum dieses Quastenflossers sind Höhlen in den Abhängen dieser vulkanischen Inseln in einer Tiefe von 120 bis 200 Metern, wie H. FRICKE vom Max-Planck-Institut für Verhaltensforschung durch Tauchboote nachweisen konnte (FRICKE 1988). Den heimischen Fischern waren die Quastenflosser längst unter dem Namen Gombessa bekannt, sie wurden jedoch nicht als Speisefische genutzt.

Die Hohlstachler wurden bis zur Entdeckung der *Latimeria chalumnae* als eine vor mehr als 65 Millionen Jahren ausgestorbene Fischgruppe angesehen. Die Entdeckung dieses rezenten Quastenflossers bedeutete daher eine wissenschaftliche Sensation ersten Ranges. Das Aussehen von *Latimeria chalumnae* entspricht weitgehend dem von *Coelacanthus* aus der Permzeit. Eine Situation, wie wir sie bereits bei *Neoceratodus forsteri* in ähnlicher Weise kennengelernt hatten. Die Hohlstachler zählen wie die Lungenfische zu den ältesten Knochenfischen (s. Abb. 2). Erstmals im Devon nachgewiesen, waren die Hohlstachler im Erdaltertum und im frühen Erdmittelalter durch zahlreiche Arten vorwiegend als Meeresfische weltweit verbreitet. Zur Jura- und Kreidezeit nahm die Artenfülle stetig ab (FOREY 1998), was mit der Entstehung der echten Knochenfische (Teleostei) als Konkurrenten in Zusammenhang stehen dürfte. *Holophagus* zur Jura- und *Macropoma* zur Kreidezeit zählen als Flachmeerbewohner zu den bekanntesten Gattungen der Hohlstachler. Aus der Erdneuzeit konnten bisher keine fossilen Quastenflosser nachgewiesen werden. Der Nachweis von lebenden Quastenflossern in Indonesien ist deswegen bemerkenswert, weil es sich hier um das tatsächliche Reliktareal der

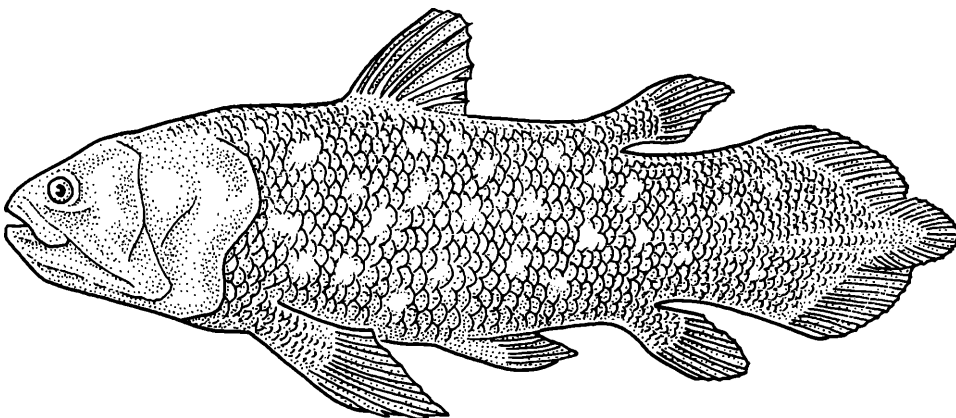


Abb. 5: *Latimeria chalumnae* als rezenter Hohlstachler (Coelacanthida). Beachte Quastenflossen, Beschuppung und Ausbildung der Schwanzflosse.

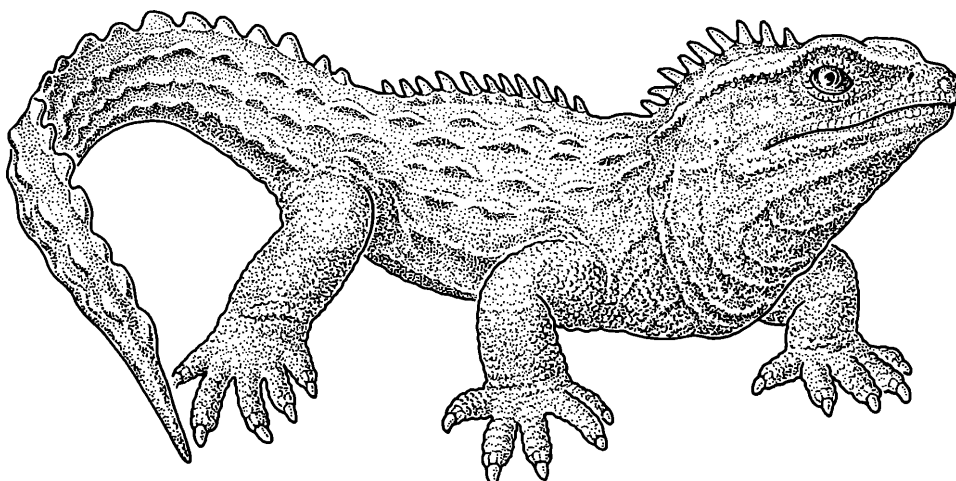


Abb. 6: Die Brückenechse (*Sphenodon punctatus*) oder Tuatara von Neuseeland als Angehörige der Sphenodonta.

Coelacanthiden handelt. Sie dürften in der Erdneuzeit von Flachmeerformen zu Tiefwasserformen geworden sein.

Unter der 2. Gruppe von Quastenflossern, nämlich den sog. Rhipidistia, sind die Ahnenformen der Landwirbeltiere (Tetrapoda) zu suchen. Diese haben sich zur Devonzeit aus den Rhipidistia, die im jüngsten Erdaltertum ausgestorben sind, entwickelt.

Von den Tetrapoden sei hier nur die Brückenechse (*Sphenodon punctatus*) Neuseelands erwähnt, die ursprünglich – entsprechend ihres Aussehens – als Agame und damit als Angehörige der Eidechsen (Lacertilia) angesehen worden war (Abb. 6). Anatomische Untersuchungen zeigten jedoch, dass die Brückenechse im Bau des Schädels durch den Besitz eines unteren knöchernen Schläfenbogens völlig von dem der Eidechsen abweicht. Bis vor wenigen Jahren wurde *Sphenodon* als Angehörige der Schnabelköpfe oder Rhynchocephalia angesehen, die durch Fossilfunde nur aus der Triaszeit bekannt geworden sind. Untersuchungen durch den US-Paläontologen R. L. CARROLL im Jahr 1985 ergaben jedoch, dass die Brückenechse kein Vertreter der Rhynchocephalia ist, sondern einer eigenen Kategorie, nämlich den Keilzählern (Sphenodonta) zuzuordnen ist, einer während der Trias- und Jurazeit weit verbreiteten Reptilgruppe, deren Angehörige sich seither kaum verändert haben. Gegenwärtig ist die Brückenechse auf einige Inseln vor der jeweiligen Nordküste Neuseelands beschränkt. Neueste molekulargenetische Untersuchungen haben jedoch gezeigt, dass noch eine weitere Art, nämlich *Sphenodon guentheri* existiert, was durch deren Isolation erklärt werden kann.

*Sphenodon punctatus* besitzt ein Scheitelauge (Parietalorgan) mit Spuren von Netzhaut und Linse, was zweifellos ein altertümliches Merkmal ist und auch für die Zahnreihen am Gaumen gilt. Ein Tympanicum (Deckknochen im Ohrbereich) und eine Mittelohrhöhle fehlen jedoch. Gleiches gilt für ein äußeres Kopulationsorgan. Die Stoffwechselforgänge verlaufen bei der Tuatara – wie die Brückenechse von den Maoris genannt wird – sehr langsam, die Lebenserwartung ist recht groß.

Die Brückenechse ist – entgegen den meisten sonstigen rezenten Reptilien – ein Dämmerungs- und Nachttier mit großen Augen. Bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts war sie

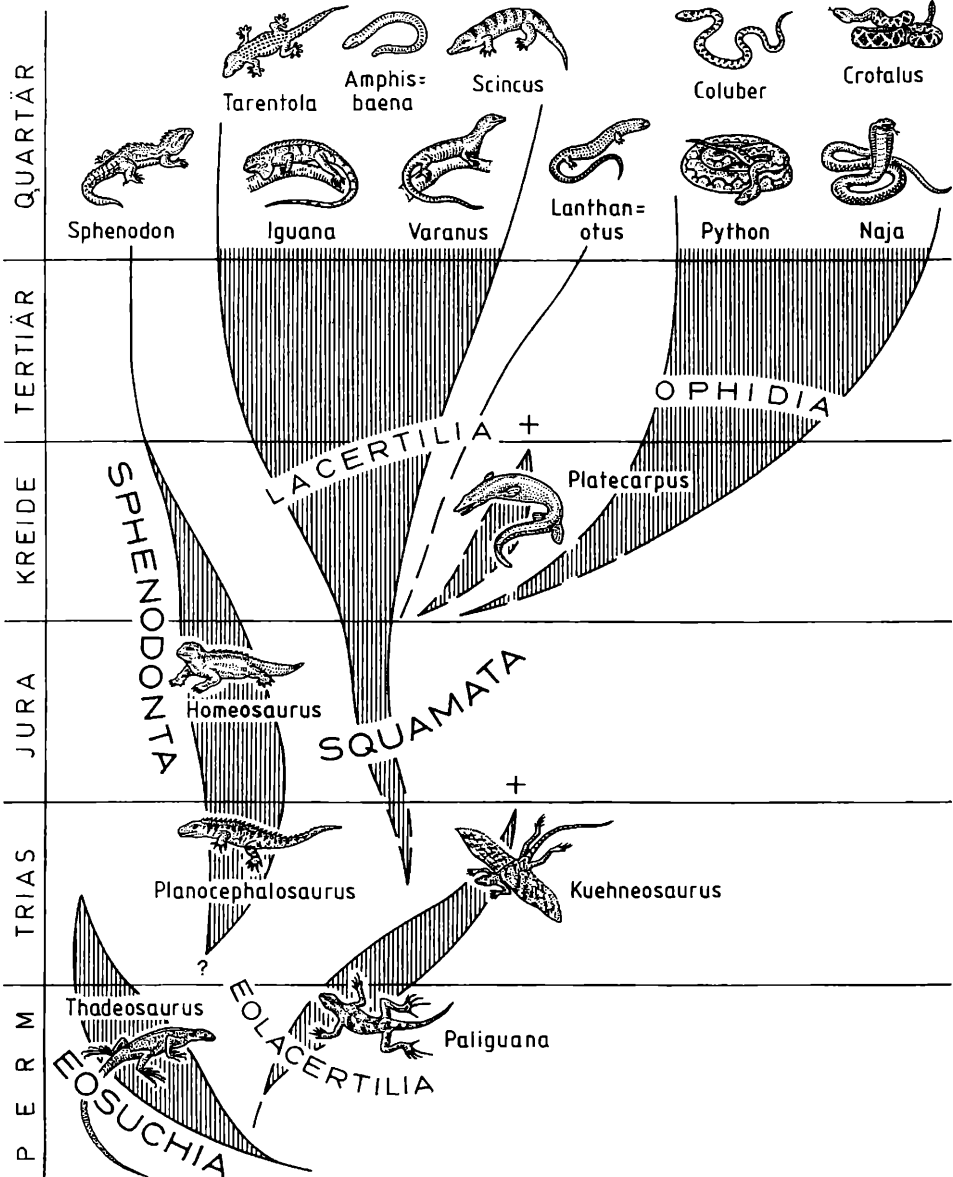


Abb. 7: Die Evolution der Schuppenkriechtiere mit den Brückenechsen (Sphenodonta), den Eolacertilia, Eidechsen (Lacertilia) und Schlangen (Ophidia). Die gemeinsamen Stammformen dürften unter den Eosuchia der Permzeit zu suchen sein. Nach THENIUS (2000).

noch auf dem Festland Neuseelands heimisch. Durch eingeschleppte Feinde bzw. Konkurrenten (z. B. Katzen, Füchse, Ratten) ist sie auf Neuseeland selbst ausgerottet worden. Der Rückgang der einst auch auf der Nordhalbkugel vorkommenden Brückenechsen dürfte auf die Konkurrenz durch die Eidechsen, die sich seit der Kreidezeit arten- und formenreich entwickelt haben, zurückgehen (Abb. 7).



## „Lebende Fossilien“ unter den Wirbellosen

Nun aber zu den Wirbellosen („Evertebrata“), und zwar zunächst zu den Weichtieren (Mollusca), zu denen als bekannteste Vertreter die Schnecken (Gastropoda), Muscheln (Bivalvia) und die Kopffüßer (Cephalopoda) mit den Tintenfischen zählen.

Als klassische „lebende Fossilien“ gelten die Perlboote (Gattung *Nautilus*), die mit einigen wenigen Arten im westlichen Pazifik von Südjapan über die Philippinen, Neuguinea und Neukaledonien bis zu den Fidschi-Inseln sowie bis zur tropischen Küste Australiens verbreitet sind (Abb. 8). Zwei, darunter „*N. scrobiculatus*“, werden in jüngster Zeit als Angehörige einer eigenen Gattung (*Allonautilus*) klassifiziert (WARD & SAUNDERS 1997). Die Perlboote sind die einzigen rezenten Vertreter der Kopffüßer mit einem kalkigen Außenskelett (die Schale des zu den Tintenfischen gehörigen Papierbootes, *Argonauta argo*, ist kein Wohngehäuse, sondern eine Brutpflegeschale, die von zwei Armen (Tentakel) der weiblichen Tiere ausgeschieden werden). Die übrigen, als Tintenfische bezeichneten Kopffüßer besitzen ein Innenskelett (z. B. Schulp bei der Gattung *Sepia*, Gladius beim Kalmar, *Loligo*), sofern es nicht völlig rückgebildet ist, wie bei den Kraken (Gattung *Octopus*).

Das Exoskelett bei *Nautilus* ist planspiral, d. h. in einer Ebene aufgerollt und gekammert. Man unterscheidet zahlreiche Gaskammern mit einem zentralen, häutigen Strang (= Siphon) und die Wohnkammer mit den übrigen Weichteilen. Das Gehäuse ist zugleich ein hydrostatischer Apparat, der den Tieren das Schweben im Wasser ermöglicht.

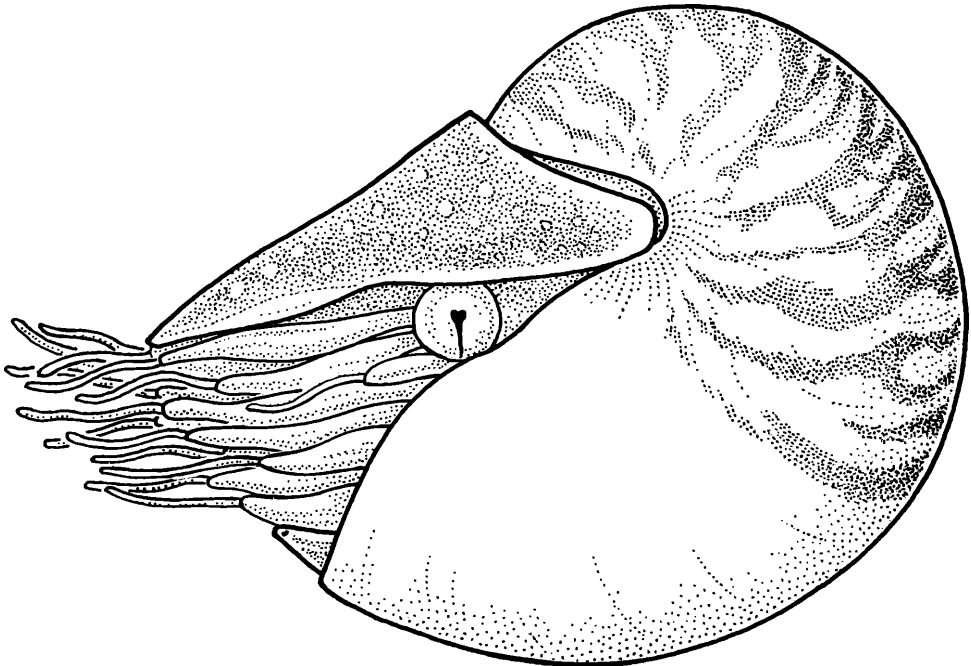


Abb. 8: Das Perlboot (*Nautilus pompilius*) aus dem Westpazifik. Außengehäuse mit Wohn- und Gaskammern als hydrostatischer Apparat. Beachte Kopfkappe, zahlreiche Cirren und das Lochkamerauge.

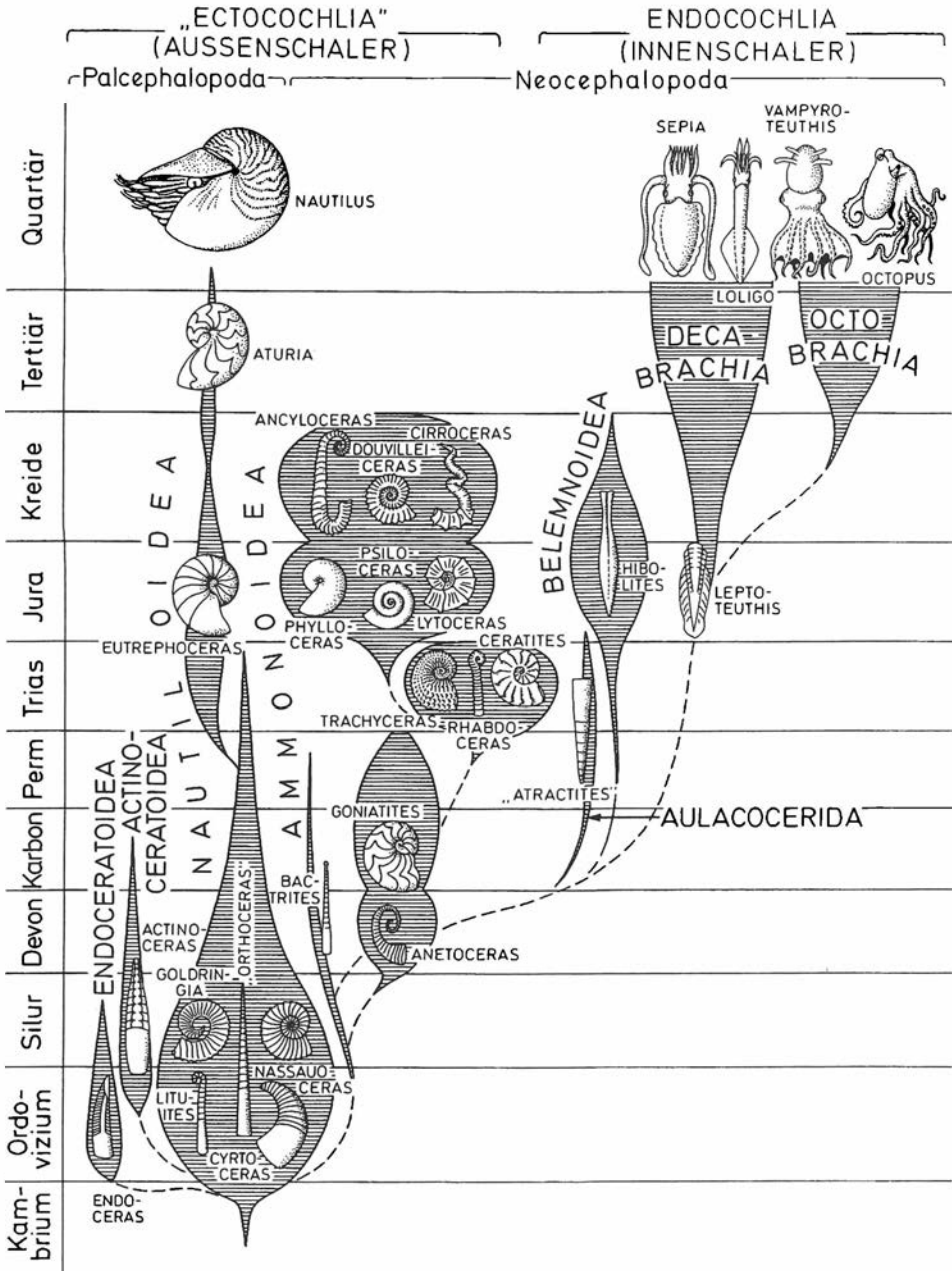


Abb. 9: Die Perlboote (*Nautilus*) und ihre Verwandten (Ammoniten und Tintenfische) unter den Kopffüßern (Cephalopoda). Letztere stehen einander näher (Neocephalopoda) als den Nautiloidea. Das planspirale Außengehäuse wurde bei den Nautiloidea und Ammonoidea unabhängig voneinander erworben. Nach Thenius (2000).

Durch das Außenskelett ähnelt *Nautilus* den (ausgestorbenen) Ammoniten (Ammonoidea), die im Paläo- und Mesozoikum arten- und formenreich verbreitet waren, jedoch am Ende der Kreidezeit völlig ausstarben. Trotz der äußeren Ähnlichkeit von Perlbooten und Ammoniten, die zum Begriff Ectocochlia (Außenschaler) geführt haben, bestehen gravierende Unterschiede (Ammoniten stets mit randständigem Siphon, Septen komplizierter, Radula aus spitzen Zähnchen, Unterkiefer zum Aptychus umgewandelt), die zeigen, dass das planspirale Gehäuse bei beiden Kopffüßergruppen unabhängig voneinander aus funktionellen Gründen erworben wurde und weiters, dass die Ammoniten den Tintenfischen (Coleoidea) verwandtschaftlich näher stehen als den Perlbooten. Letztere werden daher als Palcephalopoden den beiden ersteren Gruppen (= Neocéphalopoda) gegenübergestellt (Abb. 9).

Die Merkmale vom Perlboot (*Nautilus pompilius*) sind: gekammertes, planspirales Außengehäuse mit zentralem Siphon, zahlreiche Cirren als Tentakel, Kopfkappe, zwei hornige Kiefer, Radula mit breiten Zähnchen, einfaches Nervensystem, Lochkamera-Augen, Rhinophoren als Geruchsorgane, vier Kiemen und ein aus zwei Lappen bestehendes Trichterrohr. Ein Tintenbeutel fehlt.

Als ursprüngliche Merkmale können das Außenskelett, Lochkamera-Augen, einfaches Nervensystem und das aus zwei Lappen bestehende Trichterrohr angesehen werden.

Die Perlboote leben in einer Meerestiefe von 100 bis 300 Metern und können bis zu 600 m Tiefe tauchen, ohne dass das Gehäuse implodiert. Die Tiere sind vorwiegend nachtaktive Bodenbewohner, die sich hauptsächlich von Krebsen ernähren. Die heutigen Perlboote produzieren nur wenige große, dotterreiche Eier.

Das heutige Verbreitungsgebiet ist ein Schrumpfareal. Im Paläo- und Mesozoikum waren die Nautiloidea arten- und formenreich verbreitet. Der Nautilus-Typ existierte bereits im jüngeren Erdaltertum. Im Mesozoikum nahm die Artenfülle zwar deutlich ab, dennoch waren Perlboote auch noch zur Tertiärzeit weltweit in (sub-)tropischen Meeren heimisch.

Die Perlboote erfüllen die Kriterien für klassische „lebende Fossilien“ mit einigen wenigen, auf Schrumpfareale beschränkte Arten, die im biologischen System isoliert stehen. Sie waren einst formen- und artenreich weltweit verbreitet und haben sich seit dem Mesozoikum nur unwesentlich verändert sowie altertümliche Merkmale bewahrt.

Von den übrigen Weichtieren seien die Napfschaler (Monoplacophora) mit *Neopilina*, ferner die Pleurotomarien als Schnecken (Gastropoda) und die Nussmuscheln (*Nucula*) als Angehörige der Muscheln (Bivalvia) erwähnt.

Besonders bemerkenswert sind die Napfschaler, die als rezente Tiefseebewohner erst im Jahr 1952 entdeckt wurden. Fossile Gegenstücke sind längst aus dem Alt-Paläozoikum (z. B. *Pilina*, *Tryblidium*) bekannt gewesen, doch hielt man diese Weichtiergruppe (Tryblidiacea) für ausgestorbene Angehörige der Schnecken (Abb. 10).

Die im Jahr 1952 durch die Besatzung des Forschungsschiffes Galathea der dänischen Tiefsee-Expedition vor der Küste von Costa Rica im Pazifik mit einem Schleppnetz aus einer Tiefe von 3570 Metern gedredeten Exemplare erinnern an kleine, dünnchalige Napfschnecken, wie man sie von Felsküsten der Brandungszone (z. B. *Patella vulgaris*) her kennt. Wie die spätere anatomische Untersuchung durch die dänischen Wissenschaftler LEMCHE & WINGSTRAND (1959) jedoch zeigten, bestehen beträchtliche Unterschiede nicht nur zu Napfschnecken. Der wohl gravierendste ist, dass gegenüber dem hufeisenförmig gekrümmten Haftmuskeleindruck an der Innenseite der Schale von Patellen,

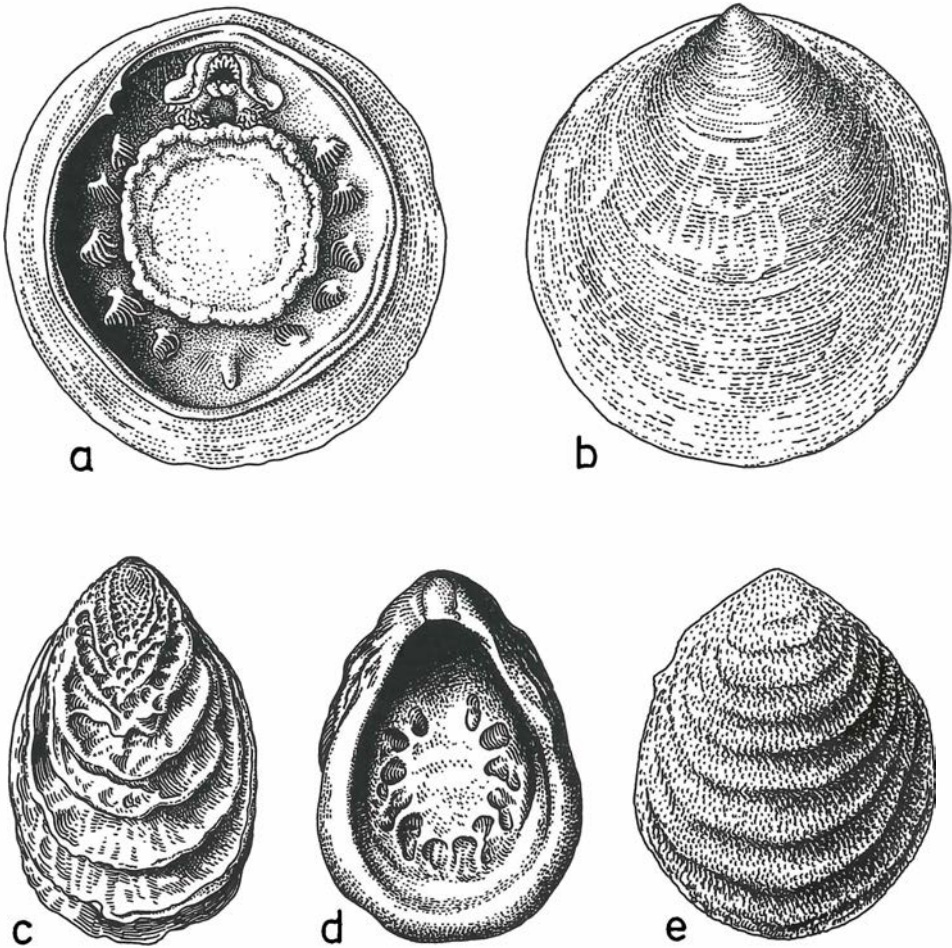


Abb. 10: Rezente (a, b: *Neopilina galathea*) und fossile (c, d: *Tryblidium*, e: *Pilina*) Napfschaler (Monoplacophora). Beachte paarig angeordnete Muskeleindrücke bzw. Kiemen. Nach MÜLLER (1981), umgezeichnet.

paarig angeordnete Muskeleindrücke vorhanden sind, die auf eine Segmentierung der Muskulatur hinweisen, wie sie in ähnlicher Weise bei den Käferschnecken (z. B. *Chiton*) ausgebildet ist. Diese besitzen jedoch keine einheitliche Außenschale, sondern ein aus acht, gelenkig miteinander verbundenen Kalkplatten bestehendes Außenskelett, so dass auch eine Zuordnung zu den Käferschnecken (Polyplacophora) auszuschließen ist.

Derartige paarige Muskeleindrücke an einer einheitlichen Schale waren für den schwedischen Weichtierforscher N. H. Ohdner in einer Publikation von WENZ (1940) ausschlaggebend, die fossilen Tryblidiaceen als eigene Weichtiergruppe (Monoplacophora) den übrigen Mollusken, wie etwa Schnecken, Käferschnecken, Muscheln und Kopffüßer gegenüberzustellen. Die rezenten Tiefseeformen, die als *Neopilina galathea* beschrieben wurden, bestätigen die Sonderstellung dieser Weichtiere, indem auch für andere Organe (z. B. Nervensystem, Gefäßsystem, Kiemen, Exkretionsorgane) eine paarige Ausbildung nachgewiesen werden konnte. *Neopilina galathea* ist ein rezenter Ange-

höriger der Napfschaler, die man seit fast 400 Millionen Jahren für ausgestorben hielt. Man kann sich vorstellen, welche Sensation die Entdeckung dieser rezenten Napfschaler für die Zoologen bedeutete.

Seit 1952 sind Napfschaler nicht nur aus der Tiefsee des östlichen Pazifik, sondern auch aus dem Indik und Atlantik (z. B. *Vema*, *Laevipilina*, *Rokopella*) bekannt geworden.

Sind diese Napfschaler nun tatsächlich „Ur-Mollusken“ wie man ursprünglich an Hand der so genannten metameren Gliederung von Organsystemen bei *Neopilina* angenommen hatte und wie sie vermutlich bei den Vorfahren aller Weichtiere vorhanden waren (Herkunft von Gliederwürmern – Annelida) oder ist es nur eine so genannten Pseudometamerie, die erst nachträglich (Abstammung von Plathelminthes also Plattwürmern) entstand? Heute ist man eher letzterer Ansicht und demnach ist die *Neopilina* weder „Ur-Mollusk“ noch ein Modell für die Ahnenformen sämtlicher Weichtiere. Dennoch sind die rezenten Monoplacophoren als „lebende Fossilien“ zu bezeichnen.

Die gilt auch für die Schlitzbandschnecken (Pleurotomarien), altertümliche Meeres-schnecken, die gegenwärtig gleichfalls in der Tiefsee vorkommen. Bis zur Entdeckung der ersten Schalen lebender Schlitzbandschnecken im Jahr 1856, war man der Meinung, die Pleurotomarien seien am Ende Kreidezeit, vor etwa 65 Millionen Jahren ausgestorben. Ihre Entdeckung bedeutete für die Zoologen eine ähnliche Sensation wie jene von *Neopilina* fast 100 Jahre später.

Die heutigen Schlitzbandschnecken, die man wegen einiger Unterschiede als eigene Gattungen (z. B. *Entemnotrochus*, *Mikadotrochus*) von *Pleurotomaria* aus der Jura- und Kreidezeit abtrennt, sind Angehörige der Archaeogastropoden, die als ursprünglichste Schnecken gelten. Zahlreiche altertümliche Merkmale (z. B. Schlitzband der Schale, Perlmutter-schicht, Larven nicht planktonisch lebend, sondern lecitotroph, d. h. mit einem Dottersack ausgestattet) sind charakteristisch.

Auch unter den Muscheln gibt es heute etliche altertümliche Formen, von denen nur die Nussmuschel (*Nucula nucleus*) und die Gattung *Neotrignonia* aus den Meeren vor Australien erwähnt seien.

Als nächste Gruppe seien die Armfüßer (Brachiopoda) genannt, unter denen die „Zungenmuschel“ (*Lingula anatina* = *unguis*) als klassisches „lebendes Fossil“ gilt. Die Armfüßer besitzen zwar wie die Muscheln eine zweiklappige Schale, doch es ist keine linke und rechte Klappe wie bei diesen, sondern ein Rücken- und ein Bauchschild. Grundsätzliche anatomische Unterschiede bestätigen, dass die Armfüßer keine Weichtiere, sondern eine eigene Gruppe der Wirbellosen sind.

Angehörige der Armfüßer sind seit dem ältesten Erdaltertum (Kambrium) bekannt. Sie waren im Paläozoikum und im Mesozoikum mit 10.000 bis vielleicht 30.000 Arten arten- und formenreich weltweit verbreitet. Im Meso- und Känozoikum wurden sie mehr und mehr durch die Muscheln (als effizientere Filtrierer) verdrängt und sind gegenwärtig nur noch durch annähernd 300 Arten vertreten, die bis auf einige wenige Formen in der Tiefsee leben.

Zu den nicht in der Tiefsee lebenden Armfüßern zählt die bereits genannte „Zungenmuschel“. Sie lebt im sandigen Schlamm, in dem sie sich mittels eines kontrahierbaren Stieles, der zwischen den beiden Schilden austritt, in einer selbstgegrabenen senkrechten „Röhre“ bewegen kann. Fossile Schalen von *Lingula* sind mit Sicherheit bereits aus dem Silur, also vor mehr als 400 Millionen Jahren bekannt, weshalb *Lingula* auch als älteste Gattung unter den Tieren gilt, eine Feststellung, die bereits Charles DARWIN 1859

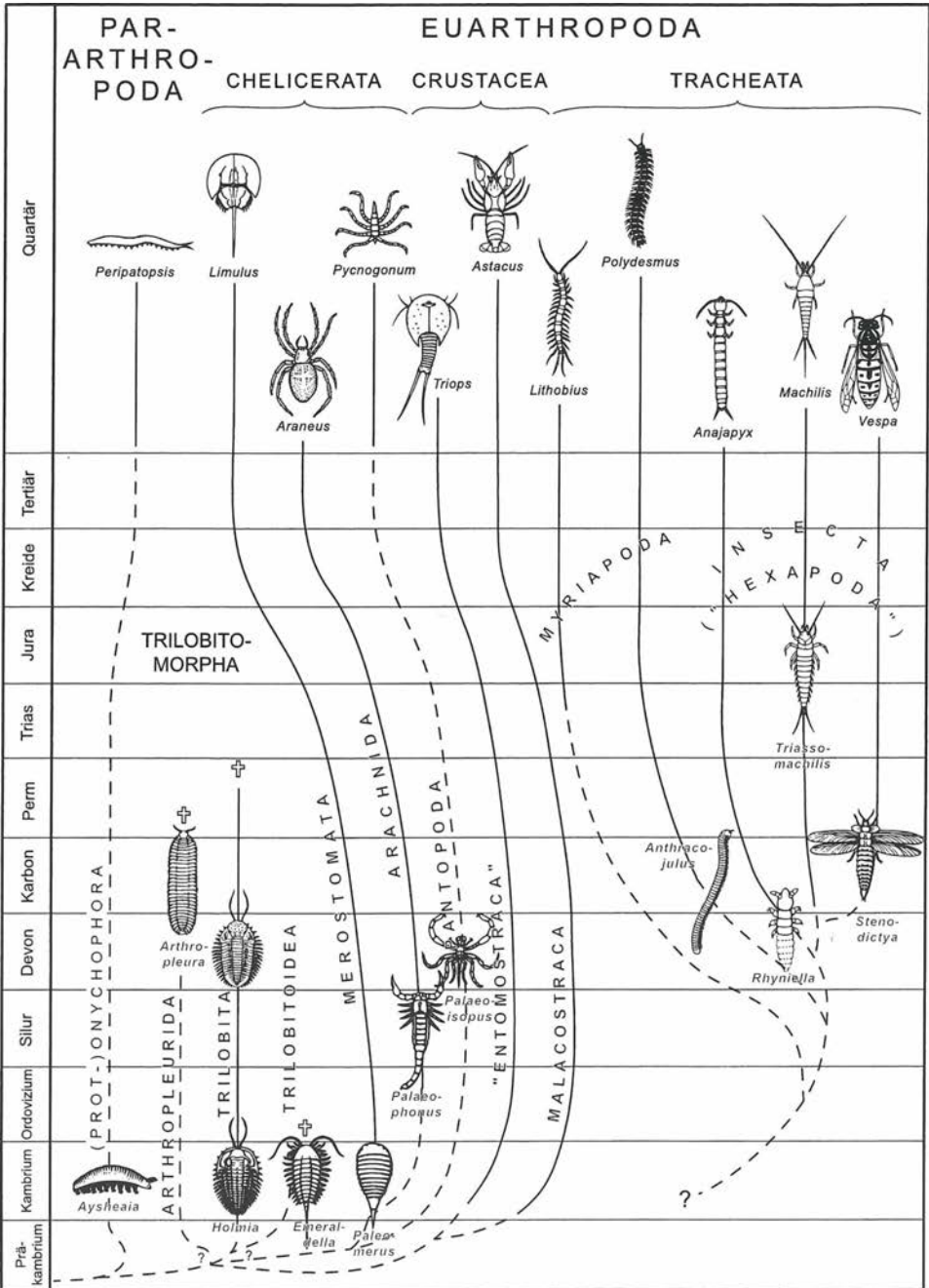
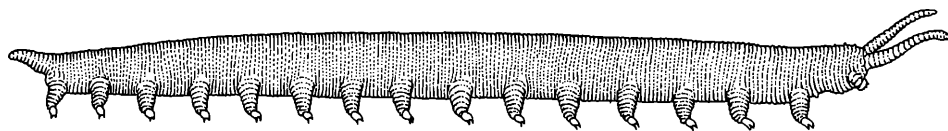
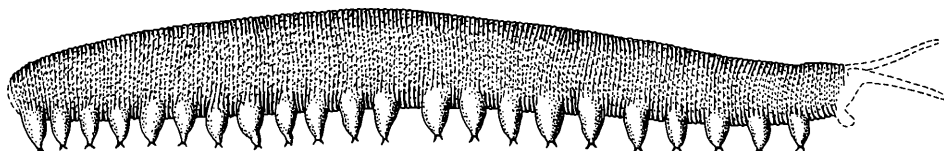


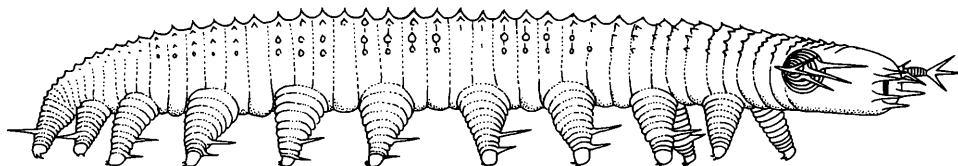
Abb. 11: Die Großgliederung der Gliederfüßer (Arthropoda). Die Stummelfüßer (Prot-) Onychopora sind seit dem Kambrium bekannt. Sie werden den eigentlichen Gliederfüßern (Euarthropoda) als Par- (oder Prot-)Arthropoda gegenübergestellt. Nach Thenius (2000).



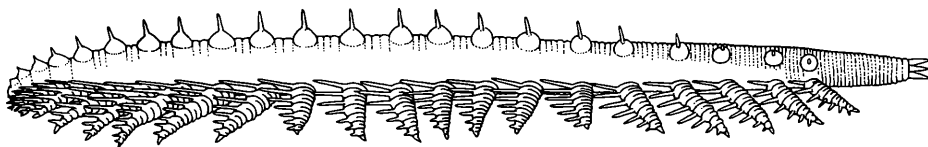
PERIPATOIDES



HELENODORA



AYSHEAIA



XENUSION

Abb. 12: Rezente (*Peripatopsis*) und fossile Stummelfüßer (*Helenodora*-Karbon). *Aysheaia* und *Xenusion* aus dem Kambrium werden als Protonychophora klassifiziert. Nach Thenius (2000).

machte. *Lingula anatina* ist ein typischer Flachwasserbewohner, der im Gezeitenbereich bis etwa 40 Meter Tiefe lebt und gegenüber Salzgehaltsschwankungen sehr tolerant ist. Dies dürfte entscheidend zum Überleben beigetragen haben. Die übrigen (rezenten) Armfüßer sind durchwegs echte Meeresbewohner, die in Meeren mit normalem Salzgehalt vorkommen.

Damit wollen wir uns der artenreichsten Großgruppe unter den Tieren überhaupt, nämlich den Gliederfüßern (Arthropoda) zuwenden, von denen Krebse, Insekten und Spinnen zu den bekanntesten zählen. Von ihnen seien die Schwertschwänze (mit *Limulus* als bekanntester Gattung) und die „Urzeit-Krebse“ (z. B. *Triops*) als „lebende Fossilien“ bzw. altertümliche Gliederfüßer genannt.

Zuvor aber noch zu einigen Formen, deren Stellung im biologischen System lange diskutiert wurde, die jedoch bereits durch ihre Merkmalskombination und ihr hohes

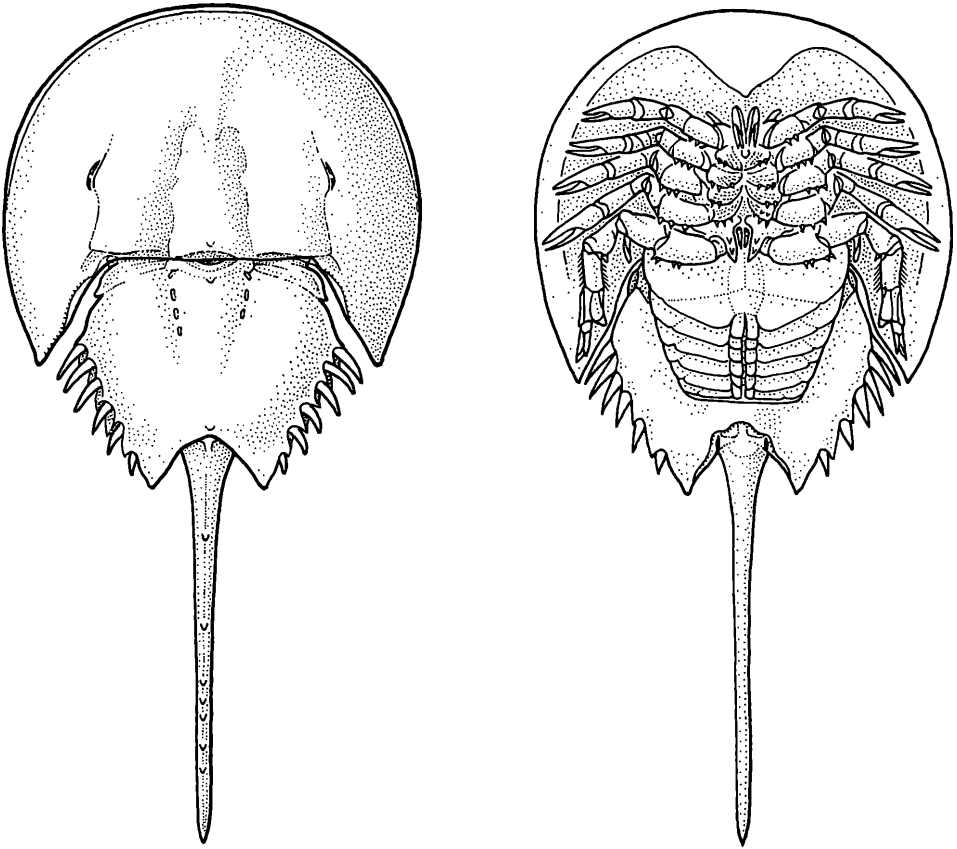


Abb. 13: Der Schwertschwanz (*Limulus polyphemus*) von der Atlantikküste Nordamerikas als Angehöriger der sog. Xiphosura. Beachte Dreigliederung des Panzers, Medianaugen, Cheliceren und Blattkiemen.

erdgeschichtliches Alter bemerkenswert sind. Es sind Angehörige der Stummelfüßer (Onychophora) die wegen ihres Aussehens zunächst als Nacktschnecken, aber auch als Raupen bzw. nackte Tausendfüßer klassifiziert wurden. Merkmale, wie sie sonst nur bei Gliederfüßern vorkommen zeigen jedoch, dass es sich um altertümliche Arthropoden handelt, die man heute als Protarthropoda oder Pararthropoda den eigentlichen Gliederfüßern (Euarthropoda) gegenüberstellt (Abb. 11).

Zu den bekanntesten rezenten Gattungen zählen *Peripatus* und *Peripatopsis*. Diese in der Tropenzone und den gemäßigten Breiten der südlichen Halbkugel heimischen Stummelfüßer leben in feuchten Biotopen (Laub, moderndes Holz u. dgl.), da ihre Stomata (Atemöffnungen) keine Verschlussmöglichkeiten zum Gasaustausch und damit keinen Verdunstungsschutz besitzen. Es sind richtige Landbewohner, die äußerlich durch die Querringelung an Ringelwürmer, durch ihre Gliedmaßen mit Klauen (Lobopodien) jedoch eher an Gliederfüßer erinnern (Abb. 12). Stummelfüßer sind bereits aus dem Kambrium (z. B. *Aysheaia*, *Xenusion*) bekannt. Diese – wegen verschiedener Unterschiede gegenüber den heutigen Stummelfüßern als Prot-Onychophora bezeichneten – Arten waren Meeresbewohner.



Erst mit *Helenedora* aus dem Oberkarbon sind Angehörige der Onychophora nachgewiesen, die vermutlich Landbewohner waren. Sie unterscheiden sich kaum von den rezenten Stummelfüßern. Die Onychophoren sind eine altertümliche Tiergruppe, die sich seit dem jüngeren Erdaltertum kaum verändert hat und die nach der Merkmalskombination meist als Zwischenform zwischen Ringelwürmern (Annelida) und „echten“ Gliederfüßern (Euarthropoda) angesehen wurden. Sie besitzen jedoch hochspezialisierte Merkmale (z. B. mächtige Speicheldrüsen), die mit dieser Deutung nicht in Einklang zu bringen sind.

Auf Grund etlicher altertümlicher Merkmale, der isolierten Stellung im System, der Beschränkung auf Schrumpfareale und ihres hohen erdgeschichtlichen Alters sind es jedoch richtige „lebende Fossilien“

Nun aber zu den Schwertschwänzen und damit zu den eigentlichen Gliederfüßern. Von der Atlantikküste Nordamerikas, von der Fundy-Bay im Norden über den Golf von Mexiko bis nach Yucatan, sind die zu bestimmten Jahreszeiten, besonders im Flachwasser der Delaware- und der Chesapeake-Bay, massenhaft auftretenden Schwertschwänze seit langem bekannt. Die meist als Pfeilschwanzkrebse oder „horseshoe crabs“ (Hufeisenkrabben) bezeichneten Gliederfüßer wurden ursprünglich als Angehörige der Krebse (Crustacea) angesehen. Einzelne (Schlüssel-)Merkmale wie die so genannten Cheliceren („Scherenbeine“) zeigten jedoch, dass es keine Krebstiere, sondern Gliederfüßer aus der Verwandtschaft der Spinnenartigen i. w. S. (Chelicerata) sind. Die bekannteste Art ist *Limulus polyphemus* (benannt nach dem Augenpaar in der Mitte des Kopfpanzers) (Abb. 13). Es handelt sich durchwegs um Flachwasserbewohner, mit kiementragenden Blattfüßen zur Atmung anstelle von Fächerlungen. Die nächsten Verwandten von *Limulus polyphemus* leben einerseits im Golf von Bengalen bis zu den Philippinen (*Carcinoscorpius rotundi*), andererseits an den Küsten von China, Südjapan und Neuguinea (*Tachypleus tridentatus* und *T. gigas*). D. h., die Schwertschwänze (Limulida), wie sie wegen des Schwanzstachels (= Telson) genannt werden, sind gegenwärtig disjunkt verbreitet. Es ist ein richtiges Schrumpfareal, denn früher waren sie weltweit verbreitet und noch zur Tertiärzeit auch in Europa heimisch.

Die charakteristische Dreigliederung des Panzers in Kopf- und Rumpfschild sowie Telson ist durch teilweise Verschmelzung ursprünglich beweglich miteinander verbundenen Körpersegmenten entstanden (Abb. 13). Es ist der so genannte *Limulus*-Typ, der durch Fossilfunde erstmals im jüngeren Erdaltertum nachgewiesen ist (*Palaeolimulus*). Seit dieser Zeit hat sich das Aussehen der Schwertschwänze kaum verändert (z. B. *Psammolimulus*-Trias, *Mesolimulus* – Jura). Vorfahren der Limuliden sind bereits aus dem Kambrium bekannt (Abb. 14).

*Limulus polyphemus* und seine rezenten Verwandten sind die einzigen lebenden Vertreter der so genannten Merostomata („Schenkelmünder“), die mit den Limuliden und den nur fossil bekannten Eurypteriden („Riesenskorpione“) im Erdaltertum weltweit verbreitet waren. Die gegenwärtig auf Schrumpfareale beschränkten Schwertschwänze zeigen etliche altertümliche Merkmale und sind zugleich Schulbeispiele für eine langsame Evolution, die der US-Paläontologe und Evolutionsforscher SIMPSON (1944) als Brachytelie bezeichnet hat. Es sind klassische „lebende Fossilien“, die sich seit mehr als 250 Millionen Jahren morphologisch, also gestaltlich, nur geringfügig verändert haben.

*Limulus polyphemus* ist gegen Umweltverschmutzungen sehr resistent. Die Schwertschwänze belegen – zusammen mit den Asselspinnen (Pycnogonida) – weiters die Herkunft der sonst landbewohnenden Spinnenartigen von marinen Ahnenformen.

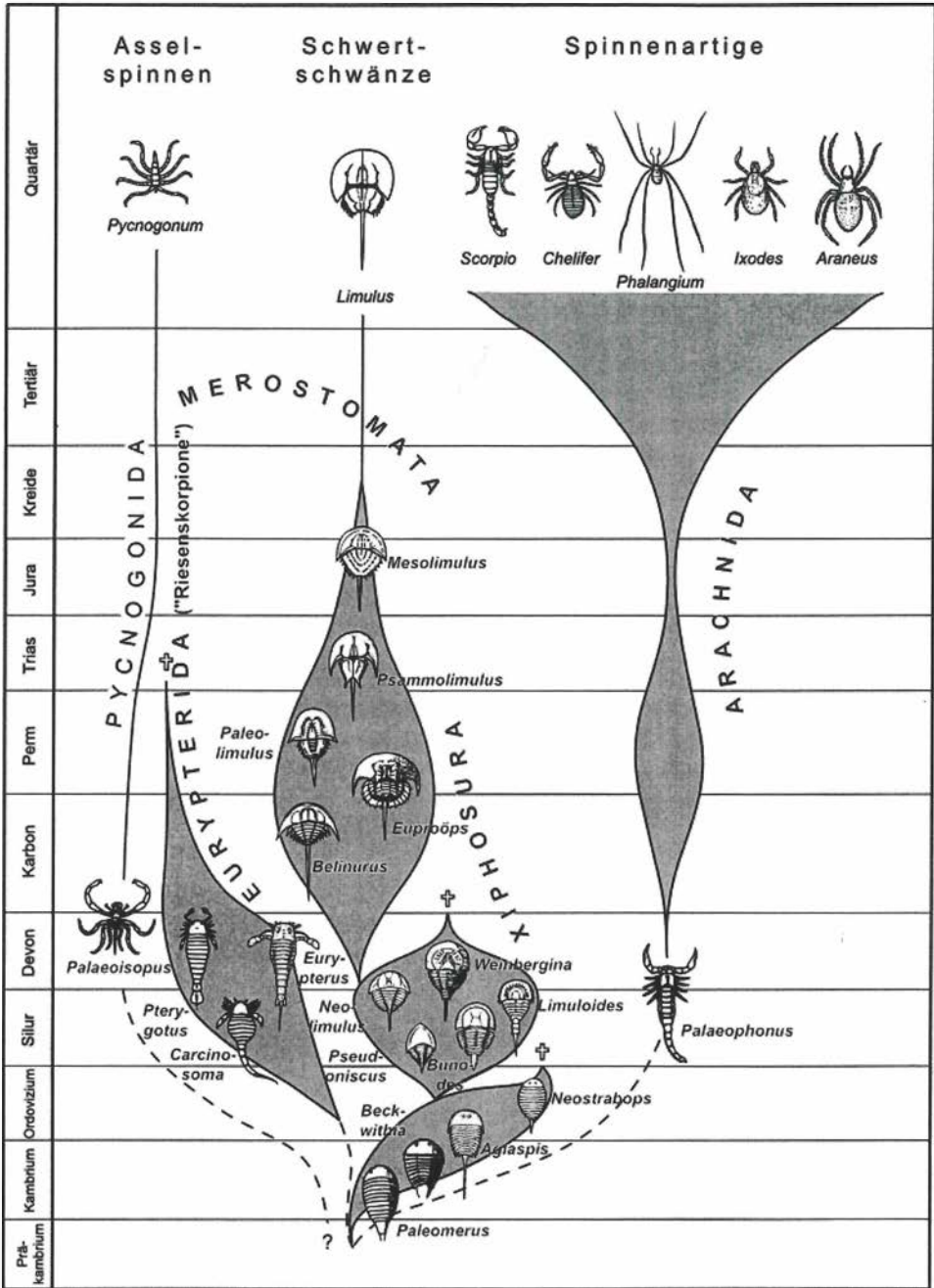


Abb. 14: Die Evolution der Spinnenartigen i. w. S. (Chelicerata) (Schema). Die rezenten Schwertschwänze als einzige Überlebende der so genannten Merostomata. Nach Thenius (1965), umgezeichnet.

Auf die meist als „Urzeitkrebse“ bezeichneten Rückenschaler oder Notostraca (z. B. *Triops cancriformis*) sei hier nur kurz hingewiesen. Es sind Kleinkrebse, die sich nach Regenfällen in ephemeren Gewässern aus sog. „Dauereiern“ entwickeln und in wenigen Tagen fortpflanzen. Sie produzieren neuerlich solche Dauerstadien, welche sehr lange Trockenzeiten überdauern können. Fossilfunde, dieser seit dem Ober-Karbon bekannten Krebse, aus der Triaszeit sind von ihren rezenten Gegenstücken kaum verschieden und daher auch als *Triops cancriformis minor*, also nur als Unterart der rezenten Form (TRUSHEIM 1937; vgl. KELBER 1999) beschrieben worden. Die Gattung *Triops* ist auch gegenwärtig weltweit verbreitet, sodass man sie kaum als klassisches „lebendes Fossil“ bezeichnen kann. Es sind altertümliche Elemente und man spricht besser von „Urzeitkrebsen“.

### „Lebende Fossilien“ unter den Pflanzen

Zum wohl bekanntesten „lebenden Fossil“ zählt der ostasiatische Tempelbaum (*Ginkgo biloba*). Dieser ist der einzige rezente Vertreter der Ginkgogewächse (Ginkgophyta), einer im Mesozoikum fast weltweit verbreiteten Pflanzengruppe innerhalb der so genannten Nacktsamer (Gymnospermae). Heute ist dieser, durch seine Beblätterung überaus charakteristische Baum (Abb. 15) als Kulturbaum vor allem wegen seiner großen Widerstandskraft gegenüber Umweltverschmutzung in aller Welt verbreitet. Als Wildform soll er zur Zeit seiner Entdeckung in China nur im Grenzgebiet zweier Provinzen (Anhui und Zhejiang) heimisch gewesen sein. Es war somit ein richtiges Reliktareal, von dem aus er bereits im 11. Jahrhundert als Kulturbaum nach Japan (dort wegen der Früchte als „Silberaprikose“ bezeichnet) und dann erst 1730 nach Europa gelangte. Die Früchte („Nüsse“) spielten neben den Blättern in der chinesischen Medizin seit Jahrhunderten eine Rolle als Heilmittel gegen Husten und Asthma, Wurmbefall, Bluthochdruck und Angina pectoris. Aber erst nach dem 2. Weltkrieg erzielten Ginkgo-Extrakte in der westlichen Medizin,

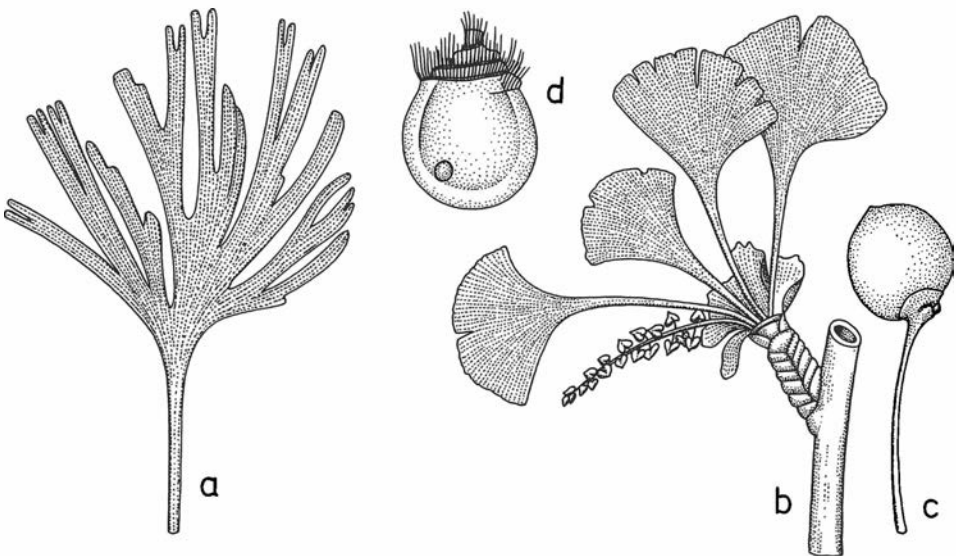


Abb. 15: Ginkgogewächse (Ginkgophyta): a: *Baiera muensteriana* – Jura, b: *Ginkgo biloba*, rezent mit Kurztrieb und männlicher Blüte, c: Samen, d: Spermatozoid. Nach Ehrendorfer (1998), umgezeichnet.

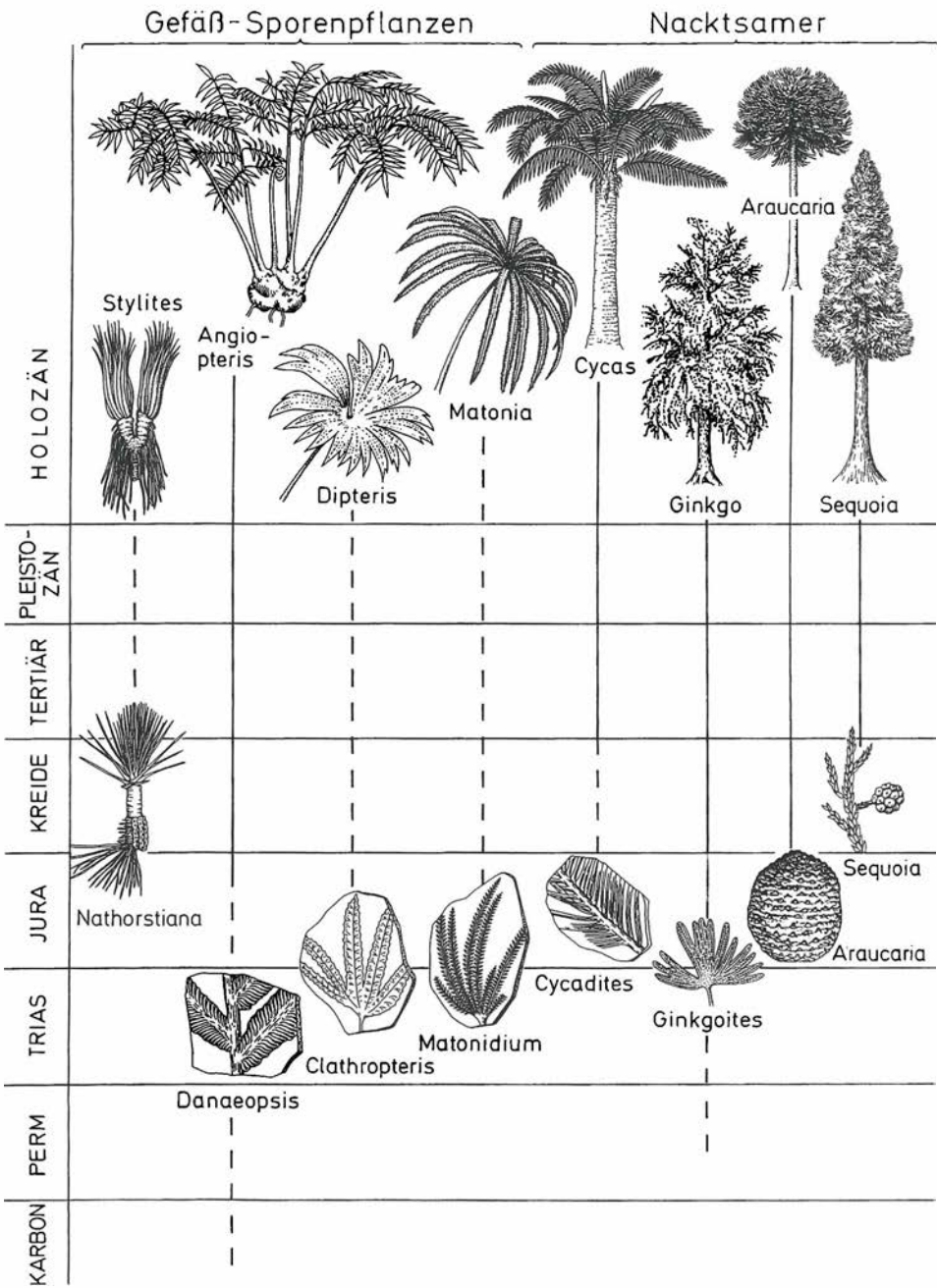


Abb. 16: „Lebende Fossilien“ und sonstige altertümliche Elemente unter den Kormophyten (Gefäßsporenpflanzen). Außer etlichen Farnen und dem Ginkgo gelten vor allem die Taxodiaceen mit den Mammutbäumen (z. B. *Sequoia*) als „lebende Fossilien“. Nach Thenius (1965), ergänzt umgezeichnet.

vor allem bei Durchblutungsstörungen, den Durchbruch. Der Ginkgobaum selbst besitzt eine große Resistenz gegenüber Schadstoffen, Insektenfraß und Pilzkrankheiten, was vermutlich auch zu seinem Überleben bis zur Gegenwart beigetragen hat.

*Ginkgo biloba* erinnert durch seine Wuchsform an Koniferen, durch die spatelförmige Beblätterung aber an Laubbäume. Bei der Fortpflanzung dieser zweihäusigen, also getrennt geschlechtlichen Art, erfolgt die Befruchtung der Eizelle nicht durch einen Pollenschlauch, sondern – wie bei den Palmfarnen (Cycadeen) – durch frei bewegliche und mit einem spiralförmigen Geißelband ausgestattete Samenzellen (= Spermatozoide).

Die Ginkgophyten sind seit der Permzeit mit dem „Ur-Ginkgo“ *Sphenobaiera digitata* und mit der Gattung *Trichopitys* bekannt. Bereits im Jahr 1828 hat der berühmte französische Paläobotaniker Adolph BRONGNIART das erste fossil bekannt gewordene Blatt eines Ginkgogewächses aus dem Perm des Mansfelder Kupferschiefers in Thüringen als *Baiera digitata* beschrieben, ohne jedoch die Zugehörigkeit zu den Ginkgogewächsen erkannt zu haben. Kennzeichnend für diese Art und auch für die Ginkgophyten des Erdmittelalters (z. B. *Baiera*, *Arctobaiera*, *Ginkgodium*, *Ginkgoites*) sind die zerschlitzen Blätter. Die Ginkgogewächse waren damals häufig und fast weltweit verbreitet. Seit dem Ende des Mesophytikums (Unterkreide) ist ein ständiges Schrumpfen des Verbreitungsgebietes bis zur Gegenwart festzustellen. Noch zur jüngsten Tertiärzeit war *Ginkgo* (mit *G. adiantoides*) in Europa und Nordamerika heimisch.

Ginkgophyten existierten demnach Millionen von Jahren bevor die ersten Angiospermen (Bedecktsamer) mit den Blütenpflanzen in Erscheinung traten. Es ist eine ähnliche Situation wie zwischen den Quastenflossern und den „modernen“ Knochenfischen (Teleostei).

*Ginkgo biloba* ist zweifellos ein „lebendes Fossil“, was durch die isolierte Stellung im System, durch die Beschränkung auf ein Reliktareal (zur Zeit der Entdeckung), die weltweite Verbreitung der Ginkgophyten im Erdmittelalter und durch altertümliche Merkmale (z. B. Beblätterung, Befruchtung durch Spermatozoide) bestätigt wird.

Von den übrigen Nacktsamern haben unter den Koniferen (Zapfenträger) vor allem die Mammutbäume (Nordamerikas) mit den Gattungen *Sequoia* und *Sequoiadendron* durch ihren Riesenwuchs frühzeitig das allgemeine Interesse auf sich gezogen (Abb. 16). Nicht umsonst stehen die heutigen waldbildenden Bestände in Nationalparks der USA (Sequoia- und Yosemite-Nationalpark am Westhang der Sierra Nevada [mit *Sequoiadendron giganteum*] und Red-Wood-Nationalpark der Coast Range mit *Sequoia sempervirens*) in Kalifornien. Die Sequoien zählen neben der Borstenkiefer (*Pinus aristata*) zu den langlebigen Holzgewächsen der Erde. Bei einem gefällten Mammutbaum (*Sequoia sempervirens*) sollen 6200 Jahresringe gezählt worden sein, für einen Riesenmammutbaum (*Sequoiadendron giganteum*) ist ein Alter vor weit über 3000 Jahren belegt. Die Mammutbäume sind Angehörige der Sumpfzypressengewächse (Taxodiaceae), die ihren Namen der im Südosten der USA beheimateten Sumpfzypresse (*Taxodium distichum*) verdanken. *Taxodium distichum* ist im Gegensatz zu den Mammutbäumen ein Charakterbaum der Sümpfe und Flussniederungen der südlichen atlantischen und der Golfstaaten der USA. Er wächst an zeitweise oder dauernd unter Wasser stehenden Stellen und entwickelt so genannte Atemknien, die als senkrechte Auswüchse der Wurzeln über die Wasseroberfläche ragen. Sie dienen der Durchlüftung der Wurzeln. Die Sumpfzypresse ist im Gegensatz zu den nordamerikanischen Mammutbäumen (z. B. *Sequoia sempervirens*) nur sommergrün. Reste von Taxodiaceen zählen in den tertiärzeitlichen Braunkohlen der nördlichen Hemisphäre zu den häufigsten Fossilfunden, auch wenn über die

gattungsmäßige Zuordnung nicht immer Einhelligkeit besteht, was jedoch für die Rekonstruktion der Braunkohlenwälder von Wichtigkeit ist (Trockenwald- oder „cypress swamp“-Theorie).

Im Jahr 1941 beschrieb der japanische Botaniker MIKI aus tertiärzeitlichen Braunkohlen Japans und der Mandschurei bisher der Gattung *Sequoia* zugeordnete Zweig- und Zapfenreste wegen gewisser Unterschiede als neue fossile Gattung *Metasequoia* (*M. disticha* und *japonica*). Umso größer war die Überraschung, als wenige Jahre später chinesische Botaniker eine auf ein kleines Areal an der Grenze der Provinzen Szetschuan (= Sichuan) und Hupeh (= Hubei) beschränkte Sumpfyypressenart entdeckten, die zunächst der Gattung *Glyptostrobus* zugeordnet wurden. Erst 1948 erkannten HU & CHENG, dass es sich um eine Art der bis damals nur fossil bekannten *Metasequoia* handelte, die sie als *M. glyptostroboides* beschrieben. *Metasequoia* war zur Tertiärzeit, ähnlich den Mammutbäumen, auf der Nordhalbkugel weit verbreitet. Das heutige Verbreitungsgebiet ist ein typisches Reliktareal. Auch *Glyptostrobus* ist gegenwärtig mit *G. lineatus*, der Wasserfichte, auf ein Schrumpfareal beschränkt. Die hier erwähnten Sumpfyypressengewächse mit den Gattungen *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Metasequoia*, *Glyptostrobus* und *Taxodium* gelten allgemein als „lebende Fossilien“. Es sind – um mit FERGUSON (1997) zu sprechen – sog. Paläoendemiten, die auf Relikt- oder Schrumpfareale beschränkt, vom Aussterben bedroht sind. Es sei denn, sie werden wie *Metasequoia glyptostroboides* in aller Welt kultiviert.

Über etliche weitere „lebende Fossilien“ und altertümliche Pflanzen unter den Kormophyten und ihr erdgeschichtliches Alter orientiert die Abb. 16.

## Über Massenaussterben und Überlebensstrategien

Abschließend noch einige Bemerkungen zu der Frage, wieso zahlreiche Arten bzw. ganze Gruppen von Organismen im Laufe der Erdgeschichte ausgestorben sind, während andere – etwa die Vorfahren „lebender Fossilien“ – überlebten.

In der Paläontologie unterscheidet man das Verschwinden einzelner Arten, also so genanntes Hintergrundausterben, von jenen Ereignissen, die als Massenaussterben bezeichnet werden. Letztere haben auch zur Unterscheidung von Erdzeitaltern geführt, wie etwa das Massenaussterben an der Perm-Triasgrenze zwischen Paläo- und Mesozoikum oder jenes an der Kreide-Tertiärgrenze zwischen Meso- und Känozoikum. An der Perm-Triasgrenze verschwinden 75 bis 90 Prozent der Meerestiere und etwa 70 Prozent der Landwirbeltierfamilien.

An der Kreide-Tertiärgrenze sterben die Dinosaurier (mit den Saurischiern und den Ornithischiern) und die Flugsaurier als Landbewohner, die Ammoniten, Belemniten, Rudisten (Hippuritoida) und die Inoceramen sowie die Maasechsen (Mosasaurier) als Meerestiere aus.

Hier seien jeweils nur zwei Beispiele unter den Landtieren (Reptilien) und den Meeresbewohnern (Kopffüßer) und deren unterschiedliches Schicksal an der Kreide-Tertiärgrenze erwähnt und die vermutlichen Ursachen diskutiert. Zunächst zu den Reptilien. Während die Dinosaurier am Ende der Kreidezeit völlig ausstarben, überlebten die Panzerechsen (Crocodylia) die Kreide-Tertiärgrenze.

Als vermutliche Ursachen für das Massenaussterben an der Kreide-Tertiärgrenze werden derzeit im wesentlichen zwei, allerdings heftig diskutierte Hypothesen vertreten:

Die Impakt-Hypothese und die Vulkanismus-Hypothese. Im Jahr 1980 stellte der Nobelpreisträger für Physik Luis ALVAREZ gemeinsam mit seinem Sohn Walter sowie mit F. ASARO & H. V. MICHEL die Impakthypothese auf, wonach der Einschlag eines riesigen Asteroiden (Meteorit) als Ursache des Massenaussterbens am Ende der Kreidezeit verantwortlich sei, d. h. ein außerirdisches Ereignis. Der Grund für diese Annahme war der Nachweis einer stark erhöhten Iridiumkonzentration in der so genannten Grenztonschicht bei Gubbio in Italien welche die kalkigen Ablagerungen der Kreide- und der Tertiärzeit trennt. Diese nur 1–2 cm mächtige Grenzschicht unterscheidet sich bereits durch die Schwarzfärbung von den hellen Sedimenten im Liegenden und im Hangenden und ist ein so genannter Kondensationshorizont. Die zeitliche Dauer ist unbekannt. Diese Grenzschicht konnte seither weltweit nachgewiesen werden (RAMPINO & HAGGERTY 1996). Auch geschockte Quarze finden sich und in den Hangendpartien treten Rußpartikelchen auf, die durch ausgedehnte Waldbrände verursacht worden sind. Als Einschlagstelle wird der Chicxulub-Krater in Yukatan angesehen. Das Aussterben der genannten Tiergruppen erfolgte nicht durch den Einschlag des Himmelskörpers selbst, sondern durch die Folgeerscheinungen, indem Aerosole die Sonneneinstrahlung für längere Zeit verhinderten und zu einem „atomaren Winter“ führten und besonders die Plankton- (= Schweb-)organismen betroffen haben (POPE et al. 1994). D. h. zugleich, dass die Photosynthese und damit die Primärproduktion unterbrochen war.

Bestätigt wird ein „atomarer Winter“ durch das Aussterben des (Phyto-)Planktons, also der (pflanzlichen) Schweborganismen im Meer und im Süßwasser. Damit war zugleich die Nahrungskette unterbrochen.

Die Vulkanismus-Hypothese beruht auf der in jüngster Kreidezeit stark erhöhten vulkanischen Tätigkeit, die zu mehrere hundert Meter mächtigen Flutbasalten (z. B. Dekkan-Trapp in Nordwestindien) mit einem Volumen von zwei Millionen Kubikkilometern geführt hat (COURTILLOT 1999). Gleiches gilt für Perm-Triasgrenze, wo noch mächtigere Basaltergüsse in Sibirien und Südamerika nachgewiesen sind. Auch dieser erhöhte Vulkanismus soll zu einem „atomaren Winter“ und damit zur Unterbrechung der Photosynthese geführt haben.

Damit kommen wir zurück zur oben gestellten Frage, wieso manche Organismen derart einschneidende Umweltkatastrophen überlebt haben. An Hand der bekanntesten Beispiele sei dies zu erklären versucht: Die Dinosaurier verschwanden an der Kreide-Tertiärgrenze mit den noch zur Oberkreide häufigen Hadrosauriern und den Ceratopsiern unter den Ornithischia ebenso wie mit diversen Raubdinosauriern (Theropoda) unter den Saurischia. Demgegenüber überlebten die Panzerechsen (Crocodylia) die Kreide-Tertiärgrenze. Letztere konnten als wechselwarme Reptilien auch längere Zeit überleben, während die Dinosaurier als Warmblüter direkt (als Pflanzenfresser) oder indirekt (als Fleischfresser) vom „atomaren Winter“ betroffen waren. In den beiden vergangenen Jahrzehnten haben sich die Hinweise für eine Warmblütigkeit der Dinosaurier mehr und mehr verstärkt, sodass sich heute die meisten Paläontologen der durch BAKKER (1972) eingeleiteten neuen Betrachtungsweise über die Biologie der Dinosaurier angeschlossen haben. D. h., die Endothermie (Warmblütigkeit) als evolutiver Fortschritt ist den Dinosauriern eigentlich zum Verhängnis geworden. Die Krokodile (Eusuchia) hingegen konnten als weniger fortschrittliche Reptilien überleben.

Unter den Kopffüßern (Cephalopoda) sind die Ammoniten (Ammonoidea) mit dem Ende der Kreidezeit plötzlich verschwunden, während die Perlboote (Nautiloidea) überlebten. Wie WARD (1993) nachweisen konnte, waren Ammoniten noch zur jüngsten Krei-

dezeit häufig. Im Bau des Gehäuses bestehen zwischen Ammoniten und Nautiliden keine grundsätzlichen Unterschiede. Diese liegen vielmehr in der Art der Fortpflanzung. Die Perlboote produzieren nur wenige, große dotterreiche Eier, die benthonisch leben, bei den Ammoniten hingegen sind die überaus zahlreichen Eier winzig, und die sich aus ihnen entwickelnden Schlüpflinge (so genannte Ammonitellen) sind Planktonorganismen, was ihre Ausbreitung begünstigt. Diese planktonische Lebensweise führte jedoch durch den „atomaren Winter“ zum Aussterben der Ammoniten, während die Perlboote dank ihrer Fortpflanzungsstrategie den „atomaren Winter“ überlebten. Die hier besprochenen Beispiele lassen erkennen, welche Ursachen zum Überleben geführt haben dürften. Es sind jedoch keineswegs die einzigen Überlebensstrategien.

Eine ausführliche Darstellung des Vortragsthemas sowie weitere Literaturhinweise finden sich im Buch des Verfassers: „Lebende Fossilien“ Oldtimer der Tier- und Pflanzenwelt, 2. Aufl., pp. 228, F. Pfeil-Verlag, München, 2000.

## Literatur

- ABEL O., 1914: Orimente und Rudimente. Mitt. naturwiss. Ver. Univ. Wien 12, 79–82.
- ALVAREZ L. W., ALVAREZ W., ASARO F. & MICHEL H. V., 1980: Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science* 208, 1095–1108.
- BAKKER R. T., 1972: Anatomical and ecological evidence of endothermy in dinosaurs. *Nature* 238, 81–85.
- COURTILLOT V., 1999: Das Sterben der Saurier. XIV, pp. 136, Enke, Stuttgart.
- DARWIN Ch., 1859: On the origin of species by means of natural selection. IX, pp.502, Murray, London.
- EHRENDORFER F., 1998: Systematik und Evolution, allgemeine Grundlagen, Samenpflanzen, Pflanzengeographie bzw. Geobotanik. In: SITTE P., ZIEGLER H., EHRENDORFER F. & BRESINSKY A., 34. Aufl. von STRASBURGER, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. G. Fischer, Stuttgart.
- FERGUSON D. K., LIU Y. & ZETTER R., 1997: The Paleoendemic plants of East Asia. In: JABLONSKI N. G. (ed.): The changing face of East Asia during the Tertiary and Quaternary. 359–371, Hongkong.
- FOREY P. L., 1998: History of the coelacanth fishes. XIII, pp. 419, Chapman & Hall, London.
- FRICKE H. 1988: Coelacanths. The fish that time forgot. *Nation. Geogr. Magaz.* 173, 824–838.
- GUTMANN W.F. & PETERS D. St., 1971: Über die Lesrichtung von Merkmals- und Konstruktionsreihen. *Z. zool. Syst. u. Evol.forschung.* 9, Hamburg.
- HENNIG W., 1950: Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- HENNIG W., 1966: Phylogenetic systematics. Univ. Illinois Press, Urbana.
- HU H. H. & CHENG W. C., 1948: On the new family Metasequoioaceae and on *Metasequoia glyptostroboides*. *Bull. Fan Mem. Inst. Biol. (II)* 1, 153–156.
- KELBER K.-P., 1999: *Triops cancriformis* (Crustacea, Notostraca). In: HAUSCHKE, N. & WILDE V. (Hg.): Trias, 383–394, Pfeil, München.
- LEHMANN U., 1996: Paläontologisches Wörterbuch. 4. Aufl., Enke, Stuttgart.
- LEMICHE H. & WINGSTRAND K. G., 1959: The anatomy of *Neopilina galathea* Lemche, 1957. *Galathea Report* 3, 9–71.



- MIKI S., 1941: On the change of flora in eastern Asia since Tertiary period I. *Japan. J. Botan.* 11, 237–303.
- MÜLLER A. H., 1981: *Lehrbuch der Paläozoologie II, Teil 2.* G. Fischer, Jena.
- POPE K. O., BAINES K. H., OCAMPO A. C. & IVANOV B. A., 1994: Impact winter and the Cretaceous-Tertiary extinctions. Results of a Chicxulub asteroid impact model. *Earth & Planet. Sci. Letters* 128, 719–725.
- RAMPINO M. R. & B. M. HAGGERTY, 1996: Impact crisis and mass extinction: A working hypothesis. *Geol. Soc. Amer., spec. Paper* 307, 11–30.
- SCHOPF T. J. M. (1984): Rates of evolution and the notion of living fossils. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* 12, 215–292.
- SIEWING R. (Hg.), 1985: *Lehrbuch der Zoologie. Systematik.* 3. Aufl., XXXI, pp. 1107, G. Fischer, Stuttgart.
- SIMPSON G. G., 1944: *Tempo and mode in evolution.* pp. 237, Columbia Univ. Press, New York.
- SMITH J. L. B., 1940: A living coelacanth fish from South Africa. *Trans. Roy. Soc. S.-Africa* 28, 1–106.
- SMITH J. L. B., 1956: *Old Fourlegs: The story of the Coelacanth.* Longman Green, London.
- THENIUS E., 1984: Die Plattentektonik und ihre Bedeutung für die Geo- und Biowissenschaften. *Verh. naturw. Ver. Hamburg n. F.* 27, 5–42, Hamburg.
- THENIUS E., 2000: *Lebende Fossilien. Oldtimer der Tier- und Pflanzenwelt. Zeugen der Vorzeit.* 2. Aufl., pp. 228 S., Pfeil-Verlag, München.
- TRUSHEIM F., 1937: Triopsiden (Crust., Phyll.) aus dem Keuper Frankens. *Paläont. Z.* 19, 198–216.
- WARD P. D., 1993: *Der lange Atem des Nautilus.* pp. 200, Spektrum, Akad. Verlag, Heidelberg.
- WARD P. D. & SAUNDERS W. B., 1997: Allonautilus, a new genus of living nautiloid cephalopod and its bearing on phylogeny of the Nautilida. *J. Paleont.* 71, 1054–1064.
- WEINBERG S., 1999: *Der Quastenflosser.* pp. 271, Argon, Berlin.
- WENZ W., 1940: Ursprung und frühe Stammesgeschichte der Gastropoden. *Arch. Molluskenkde.* 72, 1–10.

**Autor:**

o. Prof. emer. Erich THENIUS, Institut für Paläontologie, Universität Wien, Althanstraße 14, A-1090 Wien.