

Wachsende Schwerkraft - Triebfeder der Evolution?

Carl Strutinski, Saarbrücken
cstrutinski@yahoo.com

Zusammenfassung. Spezielle Anpassungsmechanismen von Pflanzen und Tieren innerhalb geohistorisch und räumlich verschiedener Lebensbereiche (baumartige Vegetation an Land, „Fische“ und Faunen der „kambrischen Explosion“ im marinen Bereich) geben Grund zu der Annahme, dass spätestens ab dem ausgehenden Proterozoikum die Schwerkraft der Erde kontinuierlich zugenommen hat. Der Riesenwuchs karbonisch-permischer Libellenarten oder mesozoischer Sauropoden und Flugsaurier wäre unter heutigen Schwerebedingungen nicht möglich und deutet seinerseits auf eine geringere Schwerkraft während der betreffenden geologischen Perioden, wodurch obige Erkenntnisse weiter unterstützt werden. Andererseits wissen wir heute, dass Organismen auf künstlich erhöhte oder erniedrigte Schwerkraft extrem reagieren. Das Zusammenspiel all dieser Daten mündet in der Erkenntnis, eine erhöhte Schwerkraft werde von Organismen als äußerst stressig empfunden, umso mehr, wenn sie sprunghaft erfolgt. Die Reaktion darauf muss sich in einer erhöhten Mutationsrate ausdrücken. Dieser Faktor dürfte die Triebfeder der biologischen Evolution schlechthin darstellen. Gleichzeitig könnte er auch das Aussterben ausgewählter Organismengruppen in der Vergangenheit bewirkt haben. Es ist nicht von der Hand zu weisen, dass sprunghaft erhöhte Schwerkraft im Zusammenwirken mit anderen Ursachen (Flutbasalt-Eruptionen, Meteoriteneinschläge) die meisten Massensterbungen des Phanerozoikums verursacht hat. Eine steigende Schwerkraft weist aber unmissverständlich auf eine wachsende/expandierende Erde hin.

Abstract. Particular adaptation mechanisms of plants and animals at different geological times and in different habitats (arborescent vegetation onshore, “fishes” and “Cambrian explosion fauna” offshore) allow the postulation that, at least since the end of the Proterozoic, gravity of the Earth has increased. The giant dragonflies of the Permo-Carboniferous, as well as the sauropods and pterodactyls of the Mesozoic, could not exist under the conditions of present day gravity and hint at a reduced gravitational acceleration at the respective geological periods. These facts are also in support of an increase of gravity in the course of time. On the other hand it is known that organisms react profoundly to experimentally induced micro- or hypergravity. Taken together, the data suggest that increase of gravity is perceived as highly stressful by organisms, particularly if the increase takes place abruptly. The organisms are assumed to react to it by raised mutation rates. This factor may plainly represent the driving force behind biologic evolution but it may also be the cause of selective extinction of various groups of organism in the past. It is hypothesized that the stepwise increase of gravity in conjunction with other causes (flood basalt volcanism, meteorite impacts) may have provoked most mass extinctions of the Phanerozoic. It is superfluous to say that an increasing gravity hints at a growing/expanding Earth.

Einführung

Die letzten Jahre haben auf allen Gebieten der Naturwissenschaften Erkenntnisse gebracht, deren viele sich schwer mit etablierten Theorien vereinbaren lassen und zumindest veranlassen sollten, diese kritisch zu hinterfragen.

Beispielsweise wird die Einsteinsche Physik schon seit Jahren herausgefordert, wie wir das am Auftreten unorthodoxer Ideen zur Lichtgeschwindigkeit (João Magueijo, 2003) oder zur Gravitation (John W. Moffat, 2008) feststellen. Auch in den Bereichen der Kernchemie und Teilchenphysik sind wir so weit, zu erkennen, dass die über 80 Jahre alte These, der zufolge

der radioaktive Zerfall eines Atomkerns spontan erfolgt und weder durch physikalische noch durch chemische Veränderungen beeinflusst werden kann, nicht mehr haltbar ist. Denn experimentelle Daten zeigen, dass Atomkerne gar wohl in Wechselwirkung mit Neutrinos oder neutrinoähnlichen Teilchen treten und dass diese die jeweiligen Halbwertszeiten beeinflussen können (Fischbach et al., 2011).

Andererseits hält sich eine andere Theorie, die Plattentektonik, ungeachtet vieler Ungereimtheiten schon fast ein halbes Jahrhundert aufrecht. Eine stete Herausforderung an sie war indes von Anfang an die Idee eines wachsenden Erdballs. Es gibt bis nun jedoch kein physikalisches Modell, das diese Hypothese bestätigen könnte. Sie aber einfach abzutun, wäre falsch. Denn wie im Folgenden aufgezeigt werden wird, lassen sich viele der Rätsel der biologischen Entwicklung durch die Annahme einer wachsenden Erde und - damit verbunden - der Schwerkraft besser erklären als mittels der von der Plattentektonik vertretenen Auffassung von der Konstanz der Masse und des Durchmessers unseres Planeten.

1. Gigantismus

Gigantismus im Tierreich wie im Pflanzenreich scheint nichts anderes zu sein, als eine ausnehmend gute Anpassung an vorherrschende Umweltbedingungen, die im Sinne der Verbreitung und Fortpflanzung der eigenen Spezies quasi vollständig ausgeschöpft werden. „Gute“ Umweltbedingungen setzen nicht unbedingt ein von Umwandlung verschontes Umfeld voraus, es genügt vollauf, wenn der Wandel über längere geologische Zeiträume hinweg kontinuierlich und biologisch kompatibel verläuft.

Wie uns die Entwicklung des Lebens lehrt, bringt die Evolution neue Lebensformen immer erst im Kleinformat heraus. Die ersten Säugetiere und die ersten Vögel beispielsweise waren von verhältnismäßig kleinem Wuchs. Dasselbe kann man auch innerhalb von Familien feststellen. Das sich am ehesten anbietende Beispiel ist der Urahne des Pferdes, *Eohippus*, der beiläufig die Größe eines Fuchses hatte, im Gegensatz zu der größten heute lebenden Pferderasse (*Shire-horse*), die eine Höhe von zwei Metern und eine Masse von 1200 kg erreichen kann. Auch der Mensch tendiert dazu, immer höher zu werden, wengleich der Höhenzuwachs bei ihm nicht so bedeutend ist, vergleicht man ihn mit der Höhe unseres Urahnen *Australopithecus africanus* (1,30-1,60 Meter). Doch vollzog sich die Entwicklung beim Pferd im Laufe von rund 55 Millionen Jahren (= 55 Ma), wohingegen der „Weg“ vom *Australopithecus* zum *Homo sapiens* kaum 2 Ma in Anspruch nahm.

Die Tendenz der Lebewesen, im Laufe ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung größere Formen auszubilden, ist als Copesches Gesetz bekannt und kann statistisch belegt werden (Kingsolver, Pfennig, 2004). Jedoch kommt es nur unter bestimmten, ökologisch äußerst günstigen Bedingungen zu ausgesprochenem Riesenwuchs, und das sowohl im Tier- als auch im Pflanzenreich. Davon können bevorzugte Gattungen oder ganze Ordnungen betroffen sein. Ändern sich jedoch die Umweltbedingungen verhältnismäßig schnell infolge von Umweltkatastrophen (heftige vulkanische Tätigkeit, Meteoriteneinschläge u.a.), aber auch bloß infolge qualitativer Sprünge in der Erdentwicklung (z.B. bei relativ raschen Veränderungen der Zusammensetzung der Atmosphäre oder des Meerwassers, Schwankungen des Meeresspiegels oder womöglich bei Veränderung der Erdanziehungskraft), bemerkt man immer wieder den mehr oder weniger schnellen Niedergang der Giganten bis hin zu ihrem völligen Aussterben. Davon sind dann oft auch Kleinformen betroffen, allerdings in weniger dramatischem Ausmaße. Es ist aber offensichtlich, dass es bisher noch nie eine Naturkatastrophe solchen Ausmaßes gegeben hat, die das Leben auf der Erde völlig vernichtet hätte. Es finden sich immer wieder stress-tolerante und opportunistische Organismengruppen im Sinne von Vermeij (1978), die sich nach einem verborgenen, wenn nicht gar

kümmertlichen Dasein an die radikal veränderten äußeren Bedingungen anpassen und die freigewordenen Nischen okkupieren. Aus diesen bilden sich dann die so genannten biotisch kompetenten Spezies (Vermeij, 1978) heraus, die ihrerseits zu Gigantismus tendieren.

Es hat sich allerdings nie ergeben, dass phylogenetisch tiefer stehende Organismengruppen, wenngleich sie ein unscheinbares Dasein führten und schon Massenextinktionen¹ überlebt haben, die auf der Entwicklungsstufe höher platzierten erlöschenden Taxa abgelöst hätten. Auf diese Irreversibilität der Entwicklung hatte schon der belgische Paläontologe Dollo Ende des 19. Jahrhunderts hingewiesen (Dollosches Gesetz). Dieser Aspekt wird zwar im Sinne der Evolutionstheorie als normal betrachtet (darauf beruht die Idee des „phylogenetischen Baumes“), doch wird dabei meist außer Acht gelassen, dass er nur unter der Voraussetzung gelten kann, dass auch unser Planet eine Entwicklung erfährt, zu der diejenige der lebendigen Welt - da von ihr direkt beeinflusst - parallel läuft. Es kann also nicht sein, dass, beispielsweise, die Bärlappe unter den Pflanzen oder die Reptilien unter den Tieren jemals wieder auf der Erde dominant werden könnten. Die äußeren Bedingungen, die in früheren geologischen Epochen die Dominanz dieser Gruppen ermöglichten, gehören für immer der Vergangenheit an.

Wenngleich die Hypothese der Plattentektonik grundsätzlich die Evolution unseres Planeten nicht ausschließt, hat sie doch Schwierigkeiten, anzuerkennen, dass das ein in eine Richtung wirkender (unidirektionaler) Prozess ist. Die Annahme kontinentaler Platten, die sich wiederholt aufspalten um sich periodisch zu neuen Großkontinenten zu vereinigen, wie auch von ozeanischen Platten, die immer wieder neu entstehen, um schließlich subduziert zu werden, fußt auf dem Prinzip der Zyklizität. Es wird davon ausgegangen, dass diese Art von Perpetuum mobile seit Beginn des Proterozoikums und bis heute, also seit rund 2,5 Milliarden Jahren, praktisch unverändert funktioniert. Um einen Plattentektoniker zu zitieren:

„The ever-changing distribution of continents and ocean basins on Earth is fundamental to the environment of the planet“ (Dalziel, 1997).

Das Proterozoikum ist aber die Periode, gegen deren Ende die Biosphäre sich rasant zu entfalten begann; und es ist nicht einsehbar, wieso sich diese Entwicklung unter den Bedingungen einer zyklischen Wiederkehr von schon Dagewesenem abspielen konnte.

1.1. Höhepunkte in der Entwicklung der Baumwelt

Die älteste baumartige Flora ist seit dem Oberdevon bekannt und erlebte ihren ersten Höhepunkt im Oberkarbon. Sie gehörte fast ausnahmslos den farnähnlichen Pflanzen und Farnen an (*Pteridophyta*) und entwickelte sich in Sumpflandschaften zu 20 bis 40 Meter hohen Bäumen. Die wichtigsten Gattungen gehörten den Klassen der *Lycopodiopsida* (Bärlapppflanzen), *Equisetopsida* (Schachtelhalme) und *Polypodiopsida* (Farne) an (Abb. 1). Unter den Bärlapppflanzen sind besonders *Lepidodendron* und *Sigillaria* zu nennen. Es waren bis 40 Meter hohe baumartige Gewächse. Einige Autoren geben für *Lepidodendron* sogar 54 Meter Höhe und Stammdurchmesser von bis zu zwei Metern an (Junker, 1998), womit dieser Baum heutige Eichen- und Buchenwälder überragen und beinahe die Höhen der Riesen-Lebensbäume und Kanadischer Hemlock-Tannen erreichen würde. Trotzdem waren *Lepidodendron* und *Sigillaria* von der Substanz her ziemlich „schwachbeinige“ Riesen. Wohl deshalb werden sie gelegentlich als „Riesen-Kräuter“ (*giant herbs*) bezeichnet. Vor allen Dingen besaßen sie keine echten Wurzeln. Stattdessen waren sie mit Stigmarien ausgerüstet,

¹ Unter Fußnote 44 erläutere ich, weshalb ich den Begriff Massenextinktion dem eingedeutschten Massenaussterben vorziehe.

waagrecht wachsenden, dichotom verzweigten Sprossen, die zudem innen hohl waren und eine Art tellerförmige Stützen bildeten, welche aber der durch Wurzeln vermittelten Stabilität bei weitem nicht nahe kamen. Holz wurde nicht oder fast nicht gebildet. Der Stamm bestand größtenteils aus einer dicken Rinde, die Hohlräume aufwies und unter heutigen Bedingungen bei der beträchtlichen Höhe der Bäume kaum einen entsprechenden Halt bieten könnte. Die Kronen waren bemerkenswert schwach ausgebildet oder wurden einfach nur durch einen Blattschopf vertreten. Es wird angenommen, dass diese „Riesen-Kräuter“ relativ schnell



Abb. 1. Ein Wald während des Karbons. Links Calamites-Stämme, Mitte rechts Farne mit Wurzelumkleidung, rechts Lycopodienbaumstamm und Jungbaum (Autor: Mary Parrish, Abteilung Paläobiologie, Smithsonian Institution)

emporschossen, aber in ihrer Lebens- und Wachstumsfähigkeit dennoch begrenzt waren und kaum mehr als 10-15 Jahre alt werden konnten (Junker, 1998).

Die Schachtelhalme wurden im Oberkarbon unter anderen durch Repräsentanten der Ordnungen *Sphenophyllales* und *Calamitales* vertreten. Bei den *Sphenophyllales*, die im Oberdevon erstmals erschienen und bis in die untere Trias fort dauerten, knickten die Sprosse der Pflanzen wegen fehlender Festigungsgewebe sehr leicht ab. Erst im Verlaufe der weiteren Evolution nahmen sekundäres Dickenwachstum und Holzbildung zu.

Calamites war ein bis 30 Meter hoher Baum. Wie bei allen *Equisetopsida* besaß die Pflanze eine aufrechte, innen hohle Markröhre, die einem waagrecht wachsenden Rhizom entsprang. Die Markröhre war verholzt. Im Gegensatz zu *Lepidodendren* und *Sigillarien* wurde die Festigkeit des „Stammes“ also durch sekundäres Holz und weniger durch die Rinde gewährleistet. Doch ist inzwischen belegt, dass es ein sehr lockeres, großlumiges Holz war (Rößler, 2006).

Unter den echten Farnen der Karbon- und Permzeit ist die Gattung *Psaronius* erwähnenswert. Der Stamm dieses Baumfarns konnte 15-20 Meter hoch werden. Seine Festigkeit verdankte er dem Umstande, dass er an der Basis wurzelumkleidet war.

Der Grund für das Aussterben der ersten Baumriesen gegen Ende des Karbons wird von vielen Autoren auf einen Klimawandel zurückgeführt. Das sehen Autoren wie beispielsweise Kerp (1996) differenzierter. Nach Kerp dürften die an sehr stabile ökologische Verhältnisse angepassten Pflanzen der karbonischen Wälder der sich im allerjüngsten Westphal und im Stefan vergrößernden *Sedimentations-* und *Klimadynamik* nicht länger gewachsen gewesen sein.

Ab dem oberen Karbon erschienen die ersten Nacktsamer (*Gymnospermae*), die Cordaiten. Es waren vermutlich bis zu 30 Meter hohe Bäume, die einen schlanken Stamm und eine stark verzweigte Krone aufwiesen. Gemeinsam mit anderen Ordnungen der Nacktsamer (*Coniferales*, *Ginkgoales*, *Cycadales* und *Bennettitales*) sollten sie das Bild der mesophytischen Baumvegetation prägen. Die Gymnospermen haben ein aus Tracheiden bestehendes Hydrosystem, das gleichfalls durch die stark ausgeprägte sekundäre Holzbildung auch die stützende Rolle des Stammes übernimmt. Man kann davon ausgehen, dass der Stamm der ersten Nacktsamer im Vergleich zu den Pteridophyten, die die karbonischen Sumpf- und Moorwälder bevölkerten, eine größere Festigkeit hatte. Diese wird am besten durch die Dichte des Holzes² zum Ausdruck gebracht. Bei den heute lebenden Nadelbäumen schwankt sie im Allgemeinen zwischen 0,40 und 0,60 g/cm³. Nichtsdestotrotz ist das Holz der Koniferen relativ leicht und wird deshalb in der Technik als „Weichholz“ bezeichnet.

Von einigen Ausnahmen abgesehen (z. B. Pappel, Linde, Erle), haben die ab der mittleren Kreide auftretenden bedecktsamigen Laubbäume (*Angiospermae*) ein dichteres Holz, das so genannte „Hartholz“. Die Mittelwerte der Dichte liegen hier bei 0,60-0,75 g/cm³, können aber bei einigen Harthölzern sogar 1 g/cm³ übersteigen (Pockholz, Bongossi). Die Laubbäume sind, zum Unterschied von den Nadelbäumen, durch ein gefäßgestütztes Hydrosystem charakterisiert, das sich zur Wasserleitung spezialisierter Röhren (Tracheen) bedient. Dadurch kann ein größerer Teil des Holzes Stützfunktionen übernehmen. Daran sind, neben den Tracheiden, besonders die Holzstrahlen beteiligt. Ihre Größe und Häufigkeit bestimmt zu einem großen Teil die Bruchfestigkeit der Bäume. Nach Kollmann (1982) liegt der Volumenanteil der Holzstrahlen bei Nadelbäumen zwischen 4 und 12%, während er bei Laubbäumen in der Regel bei 20 % liegt und sogar bis 50% ansteigen kann.

Wenngleich sich infolge Lithifizierung die Dichte eines Sigillarien- oder Calamitenstammes nicht mehr ermitteln lässt, kann anhand der oben angeführten Merkmale davon ausgegangen werden, dass die Dichte der Stämme von Bäumen und baumähnlichen Pflanzen, entwicklungsgeschichtlich betrachtet, zugenommen hat. Der Wuchstyp „Baum“ entstand im Zuge einer besseren Anpassung an die Umwelt, größerer Konkurrenzfähigkeit in Bezug auf beschränkte Ressourcen (im Besonderen Sonnenlicht) und eines wirksameren Umsatzes dieser Ressourcen im Sinne längerer Lebensdauer und effizienterer Fortpflanzung. All diese Aspekte werden zufriedenstellend durch das so genannte WBE-Modell (West et al., 1997) erklärt, das die Größe der Organismen vom Aufbau ihrer lebensnotwendigen Leitungsbahnen (Blutgefäße, Tracheen in Tieren; Gefäßbündel in Pflanzen) eingeschränkt sieht.

Auch steht fest, dass die Entwicklung eines aus Xylem bestehenden Stützgewebes der Widerstandsfähigkeit der Baumpflanzen gegenüber Schwerkraft, Wind oder Belastung durch Schnee diene. Doch stellt sich die Frage, weshalb die Dichte des Holzes zugenommen hat und sich nicht, wie eine einmal erworbene Anpassung, einfach um den günstigsten Mittelwert eingependelt hat. Der Baustoff Lignin hat sich relativ früh bewährt und das Chlorophyll der Blätter ebenfalls. Große Veränderungen hat es da nicht mehr gegeben. Weshalb trifft das nicht auch für die Holzdicke zu?

² Die im Folgenden angegebenen Intervalle bezüglich der Dichte von Nadel- und Laubhölzern stützen sich auf die Daten von Niemz (2005).

Ogleich Autoren wie Swenson & Enquist (2007) sich dem Problem der Dichte des Holzes widmen, unternehmen sie keinen Versuch, dieses erdgeschichtlich zu deuten. Es fällt auf, dass zum Beispiel Enquist in vielen Hinsichten die entwicklungsbedingt tiefer gestellte Stufe der Nacktsamer im Vergleich zu den Bedecktsamern hervorhebt, die geringere Holzdichte jedoch nicht als ein Merkmal niederer Entwicklung gelten lässt. So führen Swenson und Enquist die unterschiedlichen Holzdichten der Koniferen und der Laubhölzer bloß auf Anpassung an (heutige) geographische Breiten und Höhenlagen und die damit im Zusammenhang stehende mehr oder minder hydraulisch „stressige“ Umwelt zurück.

Es scheint erwiesen zu sein, dass neue Evolutionslinien erstmals in den Tropen, also in niedrigen Breiten auftreten und sich dann von hier polwärts ausbreiten (Jablonski, 2000). Jedoch wäre es irreführend anzunehmen, dass sich die Gymnospermen aufgrund früh erworbener hydrodynamisch günstiger Merkmale bevorzugt die hohen Breiten und die Hochlagen ausgesucht hätten. Es ist eher so, dass das Erscheinen der Bedecktsamer und ihre stürmische Entwicklung die Nacktsamer Stück für Stück in unwirtlichere Lebensbereiche *abgedrängt* hat. Würde man die Sachlage nicht so betrachten, käme man möglicherweise zu dem Schluss, dass Nacktsamer unter Umständen „moderner“ wären als Bedecktsamer.

Ich stelle hier die Hypothese auf, dass die Zunahme der Dichte des Holzes in engem Zusammenhang mit der erdgeschichtlichen Entwicklung gesehen werden muss. Dabei ist zu bedenken, dass es sich hier keinesfalls um einen langwierigen Prozess der Anpassung handelt in dem Sinne, dass z.B. Pteridophyten und anschließend Gymnospermen nicht in der Lage gewesen wären, ihre „Hölzer“ gänzlich an die Umweltfaktoren anzupassen, und dass das möglicherweise erst den Laubhölzern gelungen wäre (oder auch nicht). Es gibt keinen triftigen Grund anzunehmen, dass die Wälder des Karbons nicht völlig an die äußeren Bedingungen angepasst gewesen wären. Das gleiche gilt für die Gymnospermen während der ersten Hälfte des Mesophytikums. Gerade der Riesenwuchs ist ein Zeichen dafür, dass die Anpassung optimal war. Und abgesehen von einigen wenigen Baumriesen der Gegenwart, kann man ruhig sagen, dass die „Riesen-Kräuter“ des Karbons den Nadelholz- und Laubholzwäldern der nachfolgenden Epochen an Höhe in keiner Weise nachstanden. Welches könnte dann der Urgrund gewesen sein, der eine ständige Dichtezunahme des Holzes verursacht haben könnte? Kerp sprach von einer Sedimentations- und Klimadynamik, die das Aussterben der „Riesen-Kräuter“ verursacht haben könnte. Das wären allerdings auch nur Folgeerscheinungen dieses Urgrundes. Wenn wir uns nun aber vorstellen, dass ein für heutige Umstände recht labiles Gefüge wie das der „Riesen-Kräuter“ bis 40-50 Meter hoch wachsen konnte, ist der Gedanke nicht abzuweisen, dass um jene Zeit die Schwerkraft geringer, möglicherweise bedeutend geringer als heute war. Solche Erwägungen sind im Zusammenhang mit der Pflanzenwelt bis jetzt kaum gemacht worden, zum Mindesten sind sie mir unbekannt. Ausgehend von heute maximal erreichten Baumhöhen von 120 Metern wurden allerdings Berechnungen gemacht, die besagen, dass Bäume auf dem Mars, entsprechend der dort herrschenden Marsbeschleunigung von $g_{Mars} = 3,71 \text{ m/s}^2$ bei sonst gleichen Bedingungen wie auf der Erde, Höhen von etwa 320 Metern erreichen würden (Janik, 2007). In den hier analysierten Fällen ist es nicht die Baumhöhe, sondern die Baumfestigkeit, die sich verändert hat. Doch bliebe der Grund derselbe: *ein mehr oder weniger stetiges Anwachsen der Schwerkraft*, die auch eine erhöhte Sedimentations- und Klimadynamik nach sich gezogen hat, so wie es Kerp annimmt. Ein Umstand, der meine Annahme unterstützen könnte, ist die durch Experimente erwiesene Tatsache, dass unter Bedingungen erhöhter Schwerkraft sowohl die Entwicklung des primären als auch des sekundären Xylems stimuliert wird (Nakabayashi et al., 2006). Beide dienen der Erhöhung der mechanischen Widerstandsfähigkeit der Stützstrukturen von Pflanzen.

Die dargestellte Sichtweise bringt uns die Hypothese einer expandierenden Erde nahe. Wenn wir davon ausgehen, dass wir es dabei nicht bloß mit einer Volumen-, sondern auch mit einer

Massezunahme zu tun haben, kommen wir nicht umhin auf einen Anstieg der Gravitationskraft zu schließen. Dieser könnte in mehreren Schüben erfolgt sein und die Erklärung dafür liefern, weshalb die Riesen-Pteridophyten plötzlich auf „wackligen Füßen“ standen und allmählich durch die mechanisch widerstandsfähigeren Nadelhölzer ersetzt wurden. Das Zeitintervall dieses Florenwandels, der unter dem Namen „Kollaps des karbonen Regenwaldes“ bekannt ist, umfasst das Obere Pennsylvanium (Sahney et al., 2010). Aus wohl ähnlichem Grunde begann später, gegen Ende des Mesophytikums, auch der langsame Niedergang der Nadelhölzer. Der Zeitpunkt entspricht demjenigen des Erscheinens der Blütenpflanzen.

Es ist offenkundig, dass eine Erde mit gleich bleibender Schwerkraft keine Ansätze einer plausiblen Erklärung für die Zunahme der Holzdichten bietet.

1.2. Der Gigantismus der Dinosaurier

Die Literatur zu diesem Thema könnte man von der Masse her auch als gigantisch betrachten, weshalb sie selbst für Spezialisten unübersichtlich geworden ist. Die Größe vieler mesozoischer Reptilien hat die Vorstellungskraft der Wissenschaftler, wie auch der Laien, regelrecht beflügelt. Eines der größten interdisziplinären Projekte, die sich mit diesem Riesenwuchs beschäftigten, lief in letzter Zeit unter dem Namen „Biology of the Sauropod Dinosaurs: The Evolution of Gigantism“, koordiniert von Prof. Dr. Martin Sander vom Steinmann-Institut für Geologie, Mineralogie und Paläontologie der Universität Bonn. Wie schon der Titel besagt, bestand das Ziel des Projektes darin, die Lebensumstände der Sauropoden zu ergründen, einer Dinosauriergruppe, die es nach Ermessen vieler Wissenschaftler „gar nicht hätte geben dürfen“ (<http://www.sauropod-dinosaurs.uni-bonn.de/>).

Es ist bekannt, dass die größten Dinosaurier die pflanzenfressenden Sauropoden waren. Die meisten davon hatten Massen zwischen 15 und 50 Tonnen. Darüber hinaus gab es jedoch auch einige Arten wie *Argentinosaurus* oder *Amphicoelias* (Carpenter, 2006), von denen angenommen wird, dass sie 80-120 Tonnen auf die Waage brachten. Das ist das Zehnfache eines ausgewachsenen Elefanten, des größten heute lebenden Landtieres³.

Wenngleich Elefanten nicht so schwerfällig sind, wie es den Anschein hat, muss man sich dennoch die Frage stellen, wieso sich Sauropoden mit ihrer bis zu zehnfach größeren Masse bewegen konnten.

Zwar hat Hokkanen (1986) versucht auf physikalischer Grundlage zu beweisen, dass Landtiere mit Massen von 100 Tonnen und mehr lebens- und bewegungsfähig wären, doch sind die angenommenen Größen, die er seinen Berechnungen zugrunde legt, alles andere als gesichert. Zudem hat er wohl übersehen, dass der Stützapparat nicht nur aus Knochen, sondern auch aus Sehnen und Bändern besteht, von Muskeln ganz zu schweigen. Demgegenüber hatte schon Roland T. Bird, ein amerikanischer „Fossilienjäger“ der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts, sich rhetorisch gefragt, ob Dinosaurier wirklich in der Lage waren, sich zu Lande fortzubewegen (Bird, 1944). Kurz darauf hatte ein Außenseiter in Sachen Paläontologie, jedoch erfahrener Spezialist auf dem Gebiete der Antriebstechnik und Erfinder der nach ihm benannten Kort-Düse, in einem unscheinbaren und deshalb völlig unbeachteten Büchlein folgendes geschrieben:

³ Hierzu muss jedoch bemerkt werden, dass es viele Unbekannte hinsichtlich der Beschaffenheit der Gewebe bei Dinosauriern gibt. Unter einer verminderten Schwerkraft wäre zu erwarten, dass auch die Dichte dieser Gewebe, einschließlich der Knochen, entsprechend niedriger war, in welchem Falle die genannten Zahlen zu hoch liegen würden.

„Wenn man die Skelette der riesenhaften Saurier betrachtet, so kommt einem unbefangenen Beobachter wohl sogleich der Gedanke, dass solche Tiere sich heute kaum aufrecht halten und bewegen könnten [...] Es kann wohl behauptet werden, dass ein derartiges Tier nur unter einer wesentlich kleineren Schwerkraft überhaupt lebensfähig war.“ (Kort, 1949).

Um seine Idee zu veranschaulichen, hat Kort sich eine Graphik ausgedacht, die ich beiliegend wiedergebe (Abb. 2). Darin sind Tiere verschiedener Größe und unterschiedlicher Baupläne untereinander gestellt, wobei jeweils das Verhältnis der Körperlänge (L) zur Körperhöhe (h) eingetragen ist. Beim Riesen unserer Tage, dem Elefanten, ist das Verhältnis am kleinsten ($L/h = 1,33$). Andererseits kann unschwer festgestellt werden, dass der Bauplan des mesozoischen Dinosauriers, der mindestens doppelt so groß wie ein Elefant war, am besten demjenigen des Wiesels, also eines der kleinsten heute lebenden Säugetiere, entspricht (die Verhältnisse L/h sind entsprechend groß: 2,36 bzw. 2,42). Daraus folgt, dass ein Dinosaurier unter heutigen Bedingungen nicht bewegungsfähig wäre, es sei denn, er hätte die Ausmaße eines Wiesels. Der Umkehrschluss ist, dass die Realität der Existenz der Dinosaurier eine bedeutend kleinere Schwerkraft während des Mesozoikums voraussetzt.

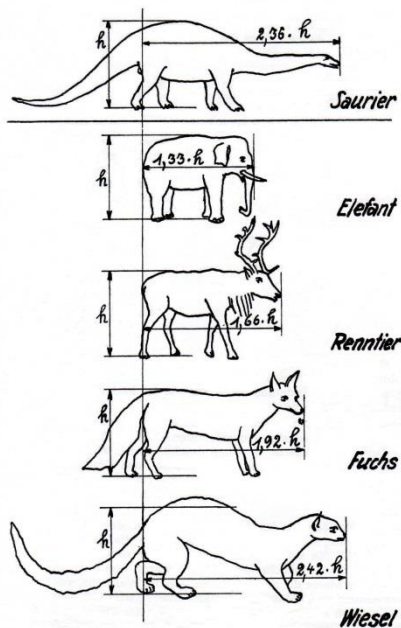


Abb. 2. Korts "Maßstabeffekt".

Höhenangeglichene Bilder einiger heute lebender Säugetiere, mit Sichtbarmachung des Verhältnisses zwischen Länge und Höhe für verschiedene Dimensionen. Zum Vergleich ist auch ein Sauropode abgebildet und man sieht wie er aus der Reihe fällt, d.h., dass er mit seinem Länge/Höhe Verhältnis unter der heute herrschenden Schwerkraft die Dimensionen eines Wiesels haben müsste um lebensfähig zu sein. Weitere Details im Text. (Aus Kort, 1949)

From Kort (1949)

Nach Korts Berechnungen hätte die Erdbeschleunigung (g) während des Mesozoikums um 40 Prozent kleiner als heute sein müssen. Das käme einem mittleren Wert von $g = 5,90 \text{ m/s}^2$ gleich. Korts Schätzung wurde später durch Hurrell (1994; 2011) bestätigt, dessen Berechnungen größtenteils auf dynamischer Ähnlichkeit beruhen.

Dass Kort mit regem Interesse die Entwicklungen auf dem Gebiete der Geowissenschaften verfolgte, beweist die Tatsache, dass er Kontakte zu Wegener geknüpft hatte, die leider durch dessen Tod frühzeitig unterbrochen wurden.

Von anderen Autoren ist verschiedentlich auf die Beziehung zwischen anatomischen Merkmalen und Masse der Riesensaurier einerseits und deren Fortbewegungsmöglichkeiten andererseits hingewiesen worden. So vertritt beispielsweise Ebel (in Ebel et al., 1998) die Ansicht, dass die Dornfortsätze bei den Wirbeltieren deren Bewegungsweise verraten. Stark

verlängerte Dornfortsätze gewisser Wirbelsäulenabschnitte deuten unmissverständlich auf eine Fortbewegung zu Lande, während normale, über die ganze Wirbelsäule gleichförmig ausgebildete Dornfortsätze eher eine aquatische Lebensweise anzeigen. Und da die meisten Saurischier⁴, zu denen auch die Sauropoden zählen, normale Dornfortsätze hatten (Abb. 3), zieht Ebel den Schluss, dass sie amphibisch lebten, zumindest keine ausgesprochenen Landtiere sondern „Ufertiere“ waren. So hätten sie, bei ihrer Körpermasse, vom Auftrieb des Wassers profitiert, einer Eigenschaft, die heute den größten Säugetieren der Erde, den Blauwalen, zugute kommt. Dass Riesensaurier schwimmen und sich dabei in seichtem Wasser durch die Beine leicht abstützen konnten, dafür sprechen immer mehr Erkenntnisse. So werden immer häufiger ichnofossile Spuren entdeckt, die darauf schließen lassen, dass sowohl Dinosaurier des Jura (Coombs, 1980; Lockley & Wright, 2003; Mickelson et al., 2005) als auch der Kreide (McAllister, 1989; Lee & Huh, 2002; Li et al., 2006; Ezquerro et al., 2007) in küstennahen Gewässern schwimmen konnten. Das betrifft übrigens nicht nur Saurischier sondern auch Ornithischier.

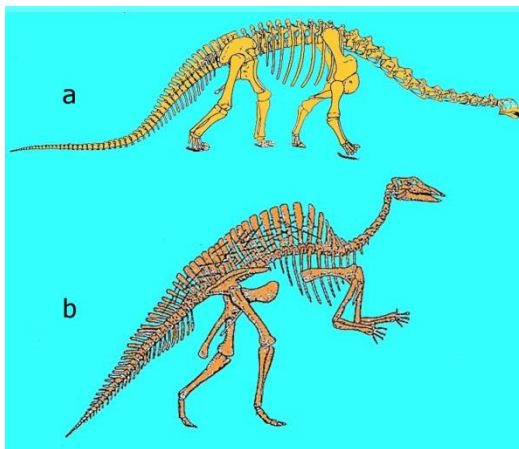


Abb. 3. Unterschied zwischen der Wirbelsäule eines Saurischiers (a. *Camarasaurus*, Oberjura) und eines Ornithischiers (b. *Ouranosaurus*, Unterkreide). Die Beispiele können als Sonderfälle betrachtet werden, dadurch dass der Saurischier extrem kurze, der Ornithischier dagegen extrem lange Dornfortsätze aufweist (aus: <http://www.ebel-k.de/dinosaurier/dino1n1.png>, Autor: Klaus Ebel)

In letzter Zeit wurde auch die These aufgestellt, dass die Dinosaurier Vogel-Lungen hatten und über Luftsäcke in den Knochen verfügten (Wedel, 2003), die ihre angenommenen Massen um bis zu 20% überhöht erscheinen lassen und ihrer Fortbewegung zu Lande dienlich waren. Andererseits unterstreichen zum Beispiel Seymour und Lillwhite (2000), dass die aufrechte Haltung des langen Halses der Sauropoden unter den herrschenden Schwerebedingungen mit unwahrscheinlich hohem Blutdruck von bis zu 700 mm Hg gekoppelt gewesen sein musste⁵, einer unhaltbaren Annahme, weshalb sie die These vertreten, dass Sauropoden ihren Hals in mehr oder weniger waagerechter Position hielten, was wiederum die Fortbewegung zu Lande belastet hätte.

Wenngleich die Dinosaurier, zwecks besserer Unterstützung ihrer großen Körpermassen, den aufrechten Gang angenommen hatten, konnten sie wohl kaum laufen. Nach Christian (2000) waren sie vermutlich nur zu Gangarten in der Lage, „bei denen immer mindestens zwei oder sogar drei Füße gleichzeitig den Boden berührten“. Entsprechend verschiedener Methoden zur Ermittlung der normalen Ganggeschwindigkeit lag diese für Sauropoden und andere große vierbeinige Dinosaurier zwischen 3 und 4 km/h, während der Raubsaurier *Tyrannosaurus* es auf höchstens 7 km/h brachte (Christian, 2001). Auch bei diesem langsamen Gang waren die

⁴ Die Dinosaurier teilen sich in zwei Ordnungen auf, die *Saurischia* (Echsenbeckensaurier) und die *Ornithischia* (Vogelbeckensaurier).

⁵ Zum Vergleich: die Giraffe, das mit seinen 5,50 Metern höchste heute lebende Tier, hat zwar einen doppelt bis dreifach so hohen Blutdruck wie der Mensch, also 280-400 mm Hg, der aber von den angenommenen 700 mm Hg weit entfernt ist.

Gliedmaßen stark gefordert, was erklärt, dass an ihnen durch Belastung entstandene Frakturen gefunden wurden (Rothschild & Molnar, 2005). Entsprechend der existierenden Indizien ist es deshalb durchaus vertretbar, anzunehmen, dass die Sauropoden und ganz allgemein die Dinosaurier die Fähigkeit hatten, sich gleichermaßen in Seen, Flüssen und küstennahen Gewässern wie auch an Land fortzubewegen, wobei es ihnen höchstwahrscheinlich mehr auf die Ausdauer als auf die Geschwindigkeit ankam.

Es gibt gute Gründe anzunehmen, dass die Landschaft während des Jura und der Kreide völlig anders aussah als heutzutage. Paläogeographische Karten (Scotese, 2003; Sewell et al., 2007) lassen den Schluss zu, dass die Höhenunterschiede auf dem Festlande viel geringer waren als heute, wobei weite Flächen sich kaum über den Meeresspiegel erhoben oder von seichten Seen eingenommen wurden. In solch seichten Gewässern wurden im Oberjura die Morrison Formation Nordamerikas und die Tendaguru Formation Ostafrikas abgelagert, die beide wegen ihrer Dinosaurierfunde berühmt wurden. Die Morrison Formation, bestehend aus Tonsteinen mit Sandstein-, Konglomerat- und Kalksteineinlagerungen, wurde in Flussauen und in Seen abgelagert (Stone & Crisp, 2000). Turner und Fishman (1991) haben Beweise erbracht, dass sich während der Ablagerung des Dinosaurier führenden Brushy Basin Member der Morrison Formation ein weiter Salzsee, der T'oo'dichi'-See, über das östliche Colorado Plateau erstreckte. Ähnliche Bedingungen herrschten in Ostafrika, mit dem Unterschied, dass hier auch einige marine Episoden zwischengeschaltet sind (Mateus, 2006). Etwas differenzierter scheint das Landschaftsbild erst in der Kreide gewesen zu sein. So umfasst die in der Oberkreide abgelagerte Horse-Shoe Canyon Formation im kanadischen Alberta, die auch wegen ihrer Dinosaurierfunde bekannt ist, Flussmündungs-, paralische und marine Sedimente (Eberth, 2011).

Was die Ernährungsweise der Sauropoden und anderer riesiger Pflanzenfresser des Mesozoikums betrifft, gibt es noch viele Unbekannte. In den untersuchten Koprolithen, die meist aus Kreideformationen stammen, wurden am häufigsten Gymnospermenreste gefunden (Baghai-Riding & DiBenedetto, 2001; Hollocher et al., 2001; Gosh et al., 2003; Prasad et al., 2005; Chin, 2007). Untergeordnet werden manchmal auch Algen- (Gosh et al., 2003) und Palmenreste (Prasad et al., 2005) erwähnt. In den Koprolithen der obersten Kreide werden aber immer öfters Angiospermenreste angetroffen (Baghai-Riding & DiBenedetto, 2001; Prasad et al., 2005), was darauf hindeutet, dass zumindest in der oberen Kreide die pflanzenfressenden Dinosaurier eine ziemlich undifferenzierte Nahrungsbasis hatten.

Es gibt andererseits wenig Hinweise, dass Schachtelhalme und Farne eine wichtige Nahrungsressource vor allem der Sauropoden des Jura gewesen wären, wie das Hummel et al. (2008) aufgrund ihrer experimentellen Verdauungsversuche annehmen. Es könnte im Gegenteil vermutet werden, dass die ersten herbivoren Riesensaurier sich größtenteils noch von Algen ernährten. Darauf würde, laut Kar et al. (2004), das schwache Gebiss der Sauropoden hindeuten, das nur zum "Abgrasen" weicher Wasserpflanzen befähigte. Die letzten Erkenntnisse, denen zufolge die Sauropoden „ihre Nahrung nicht kauten und auch über keinen Kaumagen mit Gastrolithen verfügten, um die Nahrung zu zerkleinern“ (Claus, 2011), weisen in dieselbe Richtung. In einem Umfeld, das durch die Existenz von Seen und breiten Mäandertälern geprägt war, macht es Sinn anzunehmen, dass Matten von Süßwasseralgen (*Charophyta*) eine mögliche Nahrungsbasis für Sauropoden darstellten. Diese Hypothese wird durch den Umstand unterstützt, dass Charophyten-Reste (Oogonien) in den meisten Dinosaurier führenden kontinentalen Ablagerungen angetroffen wurden, und zwar bezeichnenderweise nicht nur im Jura, sondern auch in der Kreide. Beispiele liefern unter anderen die Morrison Formation (Stone & Crisp, 2000; Turner & Peterson, 2004), die Tendaguru-Schichten (Schudack, 1999), die Lameta-Schichten aus Indien (Sahni et al., 1999) und die Adamantina Formation in Brasilien (Fernandes & Carvalho, 2006). Die Natur der Sedimente und die fossilen Floren der Morrison Formation erlauben, gewisse Schlüsse über

die klimatischen Bedingungen zu ziehen, die während der Ablagerung herrschten. Stone und Crisp (2000) setzten ein vorrangig feuchtwarmes Klima für die Zeit des oberen Jura voraus und argumentierten dementsprechend, dass wohl „eine üppige Vegetation existiert haben muss, um den großen Bedarf der pflanzenfressenden Riesensaurier zu decken“. Diese Annahme wird durch die Fakten jedoch nicht gestützt. Wie nämlich Turner & Fishman schon 1991 aufzeigten, verdunstete das Wasser des T'oo'dichi' Sees wiederholt bis zur völligen Austrocknung, wobei es zur Ablagerung alkalischer Salze kam. Daraus schlossen die beiden Autoren, dass das Klima während des oberen Jura viel *arider* gewesen sein muss, als bisher angenommen, ein Umstand, der ein völlig neues Licht auf das natürliche Habitat der Dinosaurier wirft. In ihrer Abhandlung über die Morrison Formation heben Turner und Peterson (2004) außerdem hervor, dass die Seltenheit von fossilen Resten hochwachsender Bäume in den Sedimenten ein sicheres Anzeichen dafür ist, dass die Flora von krautigen Pflanzen und kleinwüchsigen Buschwerk dominiert wurde, typisch für eine unter semiaridem Klima gewachsene Savanne. Ihrer Meinung nach ernährten sich die Sauropoden teils von der höher wachsenden Vegetation entlang der Flussufer, teils von der bodennahen Pflanzendecke der Auen und den Charophyten der Feuchtgebiete. Auch Sahni et al. (1999) kommen zu dem Schluss, dass das Klima während der Oberkreide, zur Zeit der Ablagerung der Dinosaurier- und Oogonien-führenden Lameta-Schichten, semiarid war.

Wenn wir die soeben angeführten Erkenntnisse mit Ebels Annahme einer amphibischen Lebensweise (zumindest während des Jura) und dem Fehlen einer Mastikation der Sauropoden zu einem Bilde zusammenfügen, ergibt sich, dass *Diplodocus*, *Brachiosaurus* und andere jurassische Sauropoden ein gut Teil ihrer Zeit im Wasser verbrachten, wie das in Fachkreisen bis in die 70er Jahre angenommen wurde. Sie lebten teils innerhalb und am Rande von Seen und Flüssen, wo ihnen vorwiegend krautige Pflanzen und Süßwasseralgen als Nahrung dienten, und teils in Küstenregionen flacher epeirischer Meere (z.B. die Sundance See Nordamerikas), wo sie sich von Meeresalgen ernährten, wie das heute noch die Meeresleguane auf Galapagos tun. Ihre langen Häuse kamen ihnen dabei beim Abgrasen von Algenmatten zugute. Vielleicht waren die Häuse sogar eine ausgesprochene Anpassung an subaquatisches Gras. Dagegen war, wegen der krautigen Beschaffenheit der Nahrung, ein Kauen nicht erforderlich.

Die Sauropoden der Kreide, von meist geringerem Körperausmaß als ihre jurassischen Vorfahren, eroberten das Festland Schritt für Schritt und ermöglichten dadurch eine Ausweitung ihrer Ernährungsbasis. Sowohl als Algenfresser als auch als Verzehrer von Landpflanzen hatten sie aber das Problem, dass sie wegen ihrer Größe ständig nach neuen Nahrungsplätzen suchen mussten, und da diese sowohl aquatisch (Algen) als auch terrestrisch (Landpflanzen) waren, ist anzunehmen, dass sie die amphibische Lebensweise weiterhin beibehielten. Zusätzlich war es bei ihrer Körpermasse von Vorteil, das Wasser zumindest auch zum Rasten aufzusuchen, um den Gliedmaßen, dank des Auftriebs, Entlastung zu bringen. Es wurde sogar behauptet, die größten der Saurier hätten sich nur im Wasser paaren können (Landry, 1994). All diese Annahmen stehen mit den in den letzten Jahrzehnten gewonnenen Erkenntnissen gut im Einklang, weshalb man von der Idee Abstand nehmen sollte, die Riesensaurier wären vollkommen an das Landleben und nur an dieses angepasst gewesen.

Das Auftreten der Sauropoden und ihr erster großer Aufstieg entsprechen einem Zeitintervall von rund 30 Ma (obere Trias – mittlerer Jura), das sich teilweise, vielleicht nicht ganz zufällig, mit der Zeit deckt, welche die langanhaltendste Wärmeperiode des Phanerozoikums darstellt. Darüber hinaus nehme ich an, dass während dieser Zeit die Schwerkraft relativ konstant geblieben ist, ein Umstand, der den Riesenwuchs favorisierte, ihm zum mindesten nicht entgegenwirkte. Die danach erfolgte schrittweise Zunahme der Schwerkraft bis in die

unterste Kreide könnte der eigentliche Grund dafür gewesen sein, dass schon während des Oxfordiums und vermehrt gegen Ende der Juraperiode der größte Teil der riesigen Sauropoden ausstarb.

Für die Kreidezeit lässt sich ein ähnliches Szenario nicht unverändert übernehmen. Wohl nahm die Erdbeschleunigung zu, jedoch gab es längere Zeiträume, in denen sie konstant blieb. Deshalb konnten sich die Riesensaurier auch während der Kreide halten, wenngleich die Ausmaße der jurassischen Arten nur ausnahmsweise noch erreicht wurden. Ihr Aussterben am Ende der Kreidezeit, zeitgleich mit dem vieler anderer Familien und Ordnungen, wird wohl wesentlich mit der erhöhten magmatischen Aktivität an der Wende Kreide/Tertiär zusammenhängen, in deren Folge die Flutbasaltprovinz des Dekkan-Plateaus in Indien entstand. Es wird angenommen, dass sich kurz vorher, um 67,7 Ma, auch die Spreizungsraten entlang der Pazifisch-Antarktischen, Ostindischen und Mittelindischen Rücken nahezu verdoppelten (Patriat & Segoufin, 1988; Nakanishi et al., 1992). Die durch intensiven Vulkanismus hervorgerufenen Veränderungen der Umwelt (toxische Gase in der Atmosphäre; Übersäuerung des Meereswasser, hypothermale Ereignisse) werden heute mehrheitlich als Ursache der großen Massenextinktionen angesehen (Keller et al., 2012). Dennoch spielte im Falle der Saurier wohl auch die ansteigende Schwerkraft eine Rolle, die sie vor immer größere Fortbewegungsprobleme stellte. Hinzu kamen die Austrocknung der Binnenseen und die Regression der epikontinentalen Meere vom Typus der Sundance See gegen Ende des Jura und des Western Interior Seaway am Ende der Kreidezeit, die die Dinosaurier ihrer Rast- und Brutplätze beraubten und ihnen den Todesstoß versetzten. Auf keinen Fall sollte man aber das Aussterben der Saurier und, zusammen mit ihnen, 76% aller während der Kreide lebenden Arten auf den Einbruch des Chicxulub-Asteroiden (Alvarez et al., 1980) beschränken, wie das von vielen Autoren noch angenommen wird (z. B. Schulte et al., 2010). Wie es Volker Mosbrugger⁶ während eines Vortrages im Jahre 2008 anschaulich ausdrückte, kann die Rolle des Asteroiden bloß mit derjenigen einer Planierraupe verglichen werden, die auch den letzten beiden Fröschen eines austrocknenden Teiches den Garaus macht.

1.3. Ein einfacher Vergleich – Riesen in der Luft

In einem vor etwas mehr als hundert Jahren erschienenen Aufsatz, zu einer Zeit also, da die Flugversuche der Menschheit noch in ihren Kinderschuhen steckten, wurde immerhin schon die Frage aufgeworfen, wieso es denn für die Riesenlibellen der Karbonzeit und die Flugsaurier der Kreidezeit möglich war, sich in die Lüfte zu erheben und zu fliegen (Harlé & Harlé, 1911). Dasselbe Problem hat dann auch viele andere Forscher beschäftigt, auch den Ingenieur Ludwig Kort (1949), wir haben ihn schon wiederholt erwähnt.

Die Frage ist berechtigt, wie wir gleich sehen werden.

Die größten Insekten aller Zeiten waren die Libellen *Meganeura* aus dem Karbon, die eine Flügelspannweite von bis zu 70 Zentimetern hatten, und *Meganeuropsis* aus dem unteren Perm, deren Flügelspannweite diejenige von *Meganeura* noch um zwei Zentimeter überbot (Abb.4).

Was bietet sich dagegen in heutiger Zeit an? Die Libelle mit der größten Flügelspannweite (*Megalopterus caeruleus*) ist in den tropischen Regenwäldern Mittelamerikas und des nördlichen Teils Südamerikas zu Hause. Ihre Flügelspannweite beträgt allerdings nur 19 Zentimeter. Als nächste folgt *Petalura ingentissima* aus Australien, die es auf 16 Zentimeter bringt. Es gibt allerdings unter den Schmetterlingen welche, die größere Flügelspannweiten haben (bis 30-32 cm), doch kommen auch diese bei Weitem nicht an diejenigen der paläozoischen Libellen heran.

⁶ Zur Zeit (Anfang 2016) Generaldirektor des Naturmuseums Senckenberg in Frankfurt a.M.

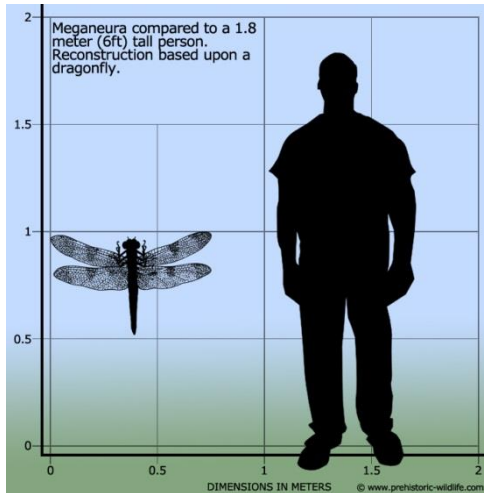
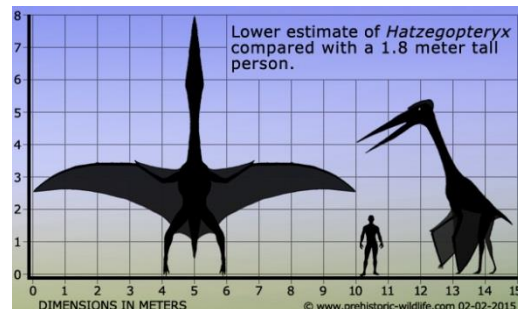


Abb. 4. Die Größe der oberpläozoischen Libellen vom Typ *Meganeura* wirkt beeindruckend, wenn man sie mit den Dimensionen eines Menschen vergleicht. (aus <http://www.prehistoric-wildlife.com/images/species/m/meganeura-size.jpg>, Autor: Darren Pepper)

Bei den Wirbeltieren sind die Unterschiede noch viel krasser. Unter den Pterosauriern der obersten Kreide hatte *Pteranodon* eine Flügelspannweite von 7 Metern, doch wurde er durch einige Arten aus dem Taxon der *Azhdarchidae*, wie *Quetzalcoatlus* und *Hatzegopteryx* (Abb. 5) übertroffen, deren geschätzte Masse bei 100 kg lag und die eine Flügelspannweite von 12 Metern hatten.

Abb. 5. *Hatzegopteryx*, einer der größten Flugsaurier der Oberkreide, mit ausgebreiteten Flügeln und im Profil. Dazwischen, zum Vergleich, der *Homo sapiens*. (aus: <http://www.prehistoric-wildlife.com/species/h/hatzegopteryx.html>, Autor: Darren Pepper)



Mit diesen Werten könnte sich noch einigermaßen der Vogel *Argentavis* messen, der im oberen Miozän lebte, eine geschätzte Masse von 72 kg und eine Flügelspannweite von 7 – 7,5 Metern hatte. Heutzutage schafft es kein Vogel mehr, sich in die Luft zu erheben, wenn seine Masse 14-15 kg überschreiten würde. Die Flügelspannweiten der heute lebenden Riesen des Vogelreiches (Kondore und Wanderalbatrosse), von 3,00 – 3,25 Metern, sind dementsprechend gering im Vergleich zu derjenigen eines *Quetzalcoatlus*.

Um den Unterschied besser vor Augen zu führen, der zwischen den aktuell lebenden Vögeln, den „Vorbildern“ moderner Fluggeräte, und den Flugsauriern besteht, sollte man wissen, dass es bis heute, trotz wiederholter Versuche, nicht gelungen ist, ein flugfähiges Modell zu reproduzieren, das den Flug der Pterosaurier nachmacht. So müssen Frey et al. (2007) feststellen: „Was wir haben, ist die genaue Kenntnis der Flugsaurieranatomie. Was uns fehlt, ist der Beweis, wie Flugsaurier geflogen sind.“

Harlé und Harlé (1911) folgerten seinerzeit, dass die Fähigkeit zum Fliegen sowohl der karbonischen Riesenlibellen als auch der Flugsaurier der Kreidezeit entweder eine kleinere Schwerkraft oder eine größere Dichte der Erdatmosphäre vorausgesetzt hat. Da Anfang des 20. Jahrhunderts die Kontraktionshypothese durch Suess und sein monumentales Werk „Das Antlitz der Erde“ (1888 - 1909) gerade neuen Aufwind bekam, schlossen Harlé und Harlé nicht aus, dass sich die Schwerkraft der Erde infolge Kontraktion im Laufe der Zeit vergrößert haben könnte. Sie rechneten aber mit einer Reduzierung des Erdradius um höchstens 100

Kilometer, was ihrer Meinung nach einen viel zu geringen Kontrast der Schwerkraft ergeben hätte. Aus diesem Grunde verwarfen sie die Idee einer kleineren Anziehungskraft und gaben dem größeren Luftdruck Vorrang, um die Flugfähigkeit der Riesenlibellen und der Flugsaurier zu erklären. In einer abgewandelten Form gilt diese Hypothese noch heute: Es wird vermutet, dass eine höhere Konzentration von Sauerstoff in der Atmosphäre die Flugfähigkeit der oberkarbonischen Libellen ermöglicht hat. Modellrechnungen zufolge erreichte der Sauerstoffgehalt der Luft im Karbon 35 Prozent, und auch noch im Perm lag er mit 25 Prozent um 4 Prozent höher als heute (Berner, 1999; Berner et al., 2003). Dudley (1998) nimmt an, dass auch der Gigantismus der Arthropoden und Amphibien auf die hyperoxische Atmosphäre des Karbons zurückzuführen ist. Es bleibt jedoch offen, ob die theoretischen Grundlagen, aufgrund deren die Berechnungen erfolgten, richtig sind. Auch wenn das zutreffen sollte, bleibt es fraglich ob der erhöhte Sauerstoffgehalt der Luft ausgereicht hätte, um den Flug von Insekten zu ermöglichen, die eine maximal bis dreimal so große Flügelspannweite hatten wie die heutigen.

2. Die kambrische Explosion

2.1. Hypothesen

Eines der am heftigsten umstrittenen Phänomene in Geologie und Paläobiologie ist die so genannte *kambrische Explosion*. Eine nicht geringe Anzahl von Hypothesen versucht, den Wendepunkt in der Entwicklung des Lebens zu erklären, der sich an der Grenze Proterozoikum/Kambrium abspielte. Dabei lassen wir die kreationistische Sichtweise völlig außer Acht, die sich aber dadurch bestärkt fühlt, dass es offenbar niemandem einwandfrei gelungen ist, die kambrische Explosion mit Darwins Evolutionstheorie in Einklang zu bringen (siehe z. B. Meyer et al., 2004). Die Existenz des genannten Wendepunktes, das muss allerdings noch erwähnt werden, wird nicht allgemein anerkannt. Obgleich durch den Fossilbericht gestützt, wird sie von einigen Molekularbiologen in Zweifel gezogen (siehe z.B. Wray et al., 1996; Blair & Hedges, 2005).

Eine der Hypothesen bezüglich der kambrischen Explosion setzt voraus, das Wasser des Weltmeeres sei nach der letzten oberproterozoischen Vereisung (Fike et al., 2006) oder spätestens im ausgehenden Proterozoikum (Logan et al., 1995) zunehmend mit Sauerstoff angereichert worden. Dieser Umstand hätte eine „Explosion“ der Lebensformen verursacht oder, wie es Fike et al. (2006) formulieren, “may have stimulated the evolution of macroscopic multicellular animals and the subsequent radiation of calcified invertebrates”.

Hoffman & Schrag (2000) gehen bei ihrer Hypothese von der Idee der so genannten *Schneeball-Erde* (Kirschvink, 1992) aus. Sie besagt, dass während der oberproterozoischen Vereisung der ganze Erdball, einschließlich der von Meeren bedeckten Oberfläche, von einem bis zwei Kilometer dicken Eispanzer umschlossen war, der die Bindung des aus vulkanischen Ausbrüchen stammenden CO₂ verhinderte. Dadurch reicherte sich das Kohlendioxid in der Atmosphäre auf das 350-Fache des heutigen Wertes an. Das Resultat war ein Treibhauseffekt, der seinerseits das Ende der Vereisung und die explosionsartige Entwicklung der Vielzeller auslöste.

Eine wesentliche Änderung der Chemie des Meereswassers zu Beginn des Kambriums wird von anderen Autoren zumindest als ausschlaggebend für den Beginn biogener Kalzifizierungsprozesse angesehen (Kazmierczak et al., 1985; Kazmierczak & Kempe, 2006; Kempe & Kazmierczak, 2007). Der Hypothese zufolge wandelte sich relativ plötzlich der alkaline „Soda-Ozean“, von dem vermutet wird, er hätte über weite Teile des Proterozoikums dominiert, in einen „sauren Ozean“ um, dessen Wasser durch eine erhöhte Konzentration von

Kalziumionen gekennzeichnet war. Solch hohe Konzentration sei für das Leben toxisch, argumentieren die Autoren. Um diesem Zustand entgegenzuwirken und um sich zu schützen, begannen die Organismen, das Kalzium „in Form von Gehäusematerial zu fixieren“ (Kershaw & Cundy, 2000).

Eine vierte Hypothese führt die kambrische Explosion und im Besonderen die schlagartige Ausbreitung von Taxa, die die Fähigkeit besitzen, Kalzium-Karbonate und/oder –Phosphate auszufällen, auf eine biologische Ursache zurück, indem sie annimmt, dass das so genannte *Darwinsche* oder *evolutionäre Wettrüsten* dafür verantwortlich ist (Vermeij, 1987; Dzik, 2005; 2007). Gemäß dieser Hypothese entspräche der Aufwand zum Bau eines mineralischen Gerüsts der Notwendigkeit der Beutetiere, sich vor ihren Feinden, den Räubern, zu schützen, von denen angenommen wird, sie hätten während des Kambriums eine starke Ausbreitung erfahren. Bengtson (2002) weist jedoch mit Argumenten darauf hin, die Raub-Beute-Beziehung sei für die kambrische Explosion bloß ein Gestalter, nicht aber *der* Auslöser schlechthin gewesen.

Noch eine fünfte und letzte Hypothese will ich erwähnen, die auch auf biologische Ursachen zurückgreift. Sie wurde von Cavalier-Smith (2006) aufgestellt und besagt, dass eine gewisse innere Entwicklung der Organismen unter Umständen einen „Quantensprung“ verursacht, der dann im weiteren Verlauf eine adaptive Radiation hervorruft. Im Falle der kambrischen Explosion war es die „Erfindung“ des *Anus*, welche die Radiation auslöste. Cavalier-Smith spricht in diesem Zusammenhang von einem Durchbruch, der die *Bilateria* veranlasste, sich so vielgestaltig zu entwickeln. Ein extrinsischer Faktor⁷ wird also grundsätzlich abgelehnt.

Eigentlich erweist sich keine der oben angeführten Hypothesen als unwiderlegbar, weshalb die Debatte zu dieser Thematik weiterläuft. Dazu stellt Conway Morris (2006) fest:

„Hypotheses to explain the Cambrian ‚explosion‘ continue to be generated, but the recurrent confusion of cause and effect suggests that the wrong sort of question is being asked.“

2.2. Die kambrische Explosion – Resultat eines sprunghaften Anstiegs der Schwerkraft an der Wende Proterozoikum/Phanerozoikum?

Unter den oben erwähnten Hypothesen ist besonders diejenige angefochten worden, die von der Existenz eines „Soda-Ozeans“ im Proterozoikum ausgeht. Holland (1992) gibt zu bedenken, dass es dafür keine Beweise gibt. Ganz im Gegenteil weisen die 900 Ma alten evaporitischen⁸ Ablagerungen des Amadeus-Beckens in Zentral-Australien ganz dieselbe Abfolge auf wie diejenige in phanerozoischen Evaporitlagerstätten, beziehungsweise:

Karbonat → Gips ± Anhydrit → Halit.

Daraus folgert Holland, der Salzgehalt des Meerwassers sei im Proterozoikum nicht maßgeblich von dem der heutigen Meere abgewichen: „it is likely [...] that the salinity of Proterozoic seawater did not differ greatly from that of modern seawater“ (Holland, 1992). Zu einem ähnlichen Schluss gelangen auch Kershaw & Cundy (2000), wenn sie hervorheben, dass Gips seit ungefähr 1800 Ma häufig in Sedimentabfolgen anzutreffen ist. Wenn es also einen „Soda-Ozean“ gegeben hat, müsste er, ihrer Meinung nach, vor mehr als 3500 Ma existiert haben.

⁷ Extrinsisch = von außen her, nicht aus eigenem Antrieb

⁸ Evaporitisch = durch Wasserverdunstung entstanden

In anderer Hinsicht weisen Kershaw & Cundy (2000) auf die kontinentübergreifende Ähnlichkeit präkambrischer Ablagerungen hin und führen diese darauf zurück, dass im Präkambrium die Sedimentationsprozesse allem Anschein nach *global wirkten*. Doch statt daraus zu schließen, die kontinentale Kruste könnte während des Präkambriums erdumspannend und ausschließlich von Flachmeeren bedeckt gewesen sein, bleiben sie der Hypothese der Plattentektonik verpflichtet, die für diese Zeit die Existenz eines Weltozeans postuliert. Zumindest für das Archaikum lehnt McCall (2010) das Modell der Plattentektonik ab und nimmt an, die feste Erde sei zu dieser Zeit nahtlos von sialischer Kruste umgeben und größtenteils von epikontinentalen Meeren bedeckt gewesen. Es stellt sich bloß die Frage, weshalb wir dieses Modell nicht auf das ganze Präkambrium ausdehnen, indem wir statt fiktiver *Super-Kontinente* (Rodinia, Pannotia) und *Super-Ozeane* (Panthalassa) im Sinne der Plattentektonik (siehe z.B. Dalziel, 1997; Scotese, 2009), die Idee einer von Sialkruste umgebenen kleineren Erde (z.B. Maxlow, 1998) akzeptieren.

Bald nach Beginn der Raumfahrt-Ära wurde bekannt, dass unter den Bedingungen lange anhaltender Schwerelosigkeit oder Mikrogravitation eine *Dekalzifikation* der Knochen (Osteoporosis) stattfindet, von der alle Wirbeltiere, einschließlich des Menschen, betroffen sind (Schaffner, 2001). Dabei handelt es sich nicht um ein rein medizinisches Problem, sondern um physikalische und biomechanische Prozesse (Taylor, 1993), die auf die erstaunlich *schnelle Reaktion der Organismen auf eine durch beträchtlich geringere Schwerkraft gekennzeichnete Umwelt* hindeuten.

Heute wissen wir dank einer Vielzahl experimenteller Untersuchungen, die in den letzten 50 Jahren unternommen wurden: sowohl Pflanzen als auch Tiere reagieren nicht nur auf geringere, sondern auch auf *höhere Schwerkraft*, als sie derzeit auf der Erde herrscht. Es geht den Organismen vorwiegend darum, sich den neuen mechanischen Anforderungen anzupassen. Bei Pflanzen stellt eine erhöhte Schwerkraft den Anreiz zur Herstellung zusätzlichen Xylems dar (Nakabayashi et al., 2006), bei Wirbeltieren bewirkt sie, dass Knochen kürzer und robuster werden, wobei ihre Dichte und ihre Bruch- und Biegefestigkeit zunehmen (Sondag, 1996). Somit entspricht der Dekalzifikation der Knochen bei Abnahme der Schwerkraft die vermehrte Ausfällung mineralischer Komponenten zwecks Festigung des Skeletts bei Schwerkraftzunahme.

Die starke Zunahme schalenbildender Organismen während des Kambriums war, so scheint mir, eine Antwort auf ein möglicherweise plötzliches Ansteigen der Schwerkraft und also auch des hydrostatischen Drucks. Diese Ansicht setze ich denjenigen entgegen, die davon ausgehen, dass die Schalen aus Kalziumkarbonat oder Kalziumphosphat dem Schutze vor Räubern dienten oder als Reaktion auf eine veränderte chemische Zusammensetzung des Meerwassers entstanden.

Die Hypothese eines wachsenden Erdballs setzt unter anderem eine mit der Zeit wachsende Schwerkraft voraus. Wenn diese Annahme zutrifft, ist es sinnvoll davon auszugehen, dass die Schwerkraft nicht kontinuierlich wächst, wie das schon weiter oben angedeutet wurde. Längere Zeiträume mit konstanter oder gering ansteigender Schwerkraft können von kurzen Phasen unterbrochen sein, in denen die Schwerkraft sprunghaft ansteigt. Dergleichen Phasen bedingen Klimaänderungen und können auch mit intensiver geotektonischer Aktivität zusammenfallen, die ihrerseits – allerdings mittelbar – mit dem Wachsen der Erde verbunden sein kann (mehr dazu an anderer Stelle⁹). Die geotektonischen Prozesse, die im obersten

⁹ Aufsätze in Vorbereitung:

- 1) Massenextinktionen aus Sicht der Hypothese eines wachsenden Erdballs
- 2) Über die Ursachen des Erdwachstums (provisorische Titel)

Neoproterozoikum neben dem sprunghaften Anstieg der Schwerkraft eine Rolle bei der Auslösung der kambischen Explosion gespielt haben könnten, waren die sogenannte Aufspaltung des „Superkontinents“ Pannotia und die Initiierung des Iapetus-Rifts (Dalziel, 1997; Scotese, 2009). Laut Scotese (2009) begann der Zerfall Pannotias vor ungefähr 560 Ma. Ich kann Dalziel und Scotese durchaus zustimmen, wenn sie annehmen, die Radiation schalenbildender Organismen stünde mit den Riftprozessen dieser Zeit in engem Zusammenhang, wenngleich meine Argumente völlig andere sind. Es ist inzwischen auch festgestellt worden, dass das Erscheinen von Schalentieren nicht der kambischen Explosion in engerem Sinne zuzuordnen ist. Nach letztem Stand des Wissens lebten die ersten schalenbildenden Tiere nämlich schon im Neoproterozoikum. So war denn, nach Gaucher et al. (2010), der Aufbau von Skeletten eine spät-proterozoische und nicht etwa eine kambische Innovation.

Die oberproterozoische Eiszeit war wahrscheinlich ein erdumspannendes Ereignis, das alle „Kontinente“, sprich alle von kontinentaler Kruste getragenen Oberflächen, erfasste. Gemäß der Expansionshypothese bedeckten diese damals allerdings nahtlos die gesamte (kleinere) feste Erde; denn Ozeane gab es noch nicht. In dieser Phase der Entwicklung müsste man dann aber von einer „Schneeball-Terrella“ statt von einer „Schneeball-Erde“ sprechen. Die Annahme eines ausgedehnten „äquatorialen“ Ozeans, wie ihn Scotese (2009) voraussetzt, um die durch kontinentale Kruste nicht abgedeckte Oberfläche auf einem Erdball heutigen Ausmaßes wettzumachen, ist im Lichte der Expansionshypothese nicht vonnöten. Vielleicht waren es, in einer Zeit verminderter Sonneneinstrahlung, gerade die geringen Ausmaße des Erdkörpers, die eine „Schneeball-Terrella“ favorisiert haben. Auf einer kleineren Erde würden nämlich sowohl die hohen Albedowerte polarer Eiskappen als auch die thermische Abriegelung der erdinneren Wärme durch den erdumspannenden Schild kontinentaler Kruste höher ins Gewicht fallen, als das beispielsweise heute der Fall ist.

Die weltweite Verbreitung und relative Einheitlichkeit der Ediacara-Faunen, die sich nach der Eiszeit entwickelten, sind weitere Hinweise auf eine Erde kleineren Umfangs, auf der Flachmeerbereiche die „überwältigende Mehrheit der Ediacara Fossilagerstätten“ darstellten (Narbonne, 1998). Nach Grazhdankin (2004) entwickelten sich Ediacara-Faunen scheinbar ortsunabhängig „as manifested by their global occurrence in both high and low paleolatitudes in both hemispheres“. Wenn man von einer Erde heutigen Ausmaßes ausgeht, ist es nicht zu verwundern, wenn Grazhdankin (2004) diesen Aspekt „unerwartet“ und völlig „verwirrend“ findet. Wenn man allerdings zu Beginn des Neoproterozoikums einen Erdradius von nur 27% des heutigen annimmt (Maxlow, 2011), erscheint diese Tatsache völlig in Ordnung. Denn auf einem kleinen, noch dazu ausschließlich von kontinentale Kruste umhüllten Planeten ist die Differenziertheit der Umweltfaktoren weniger ausgeprägt als auf einem großen.

Die abiotische Umwelt schien denn auch für die Ediacara-Faunen, die fast ausschließlich aus Weichtieren bestanden, eine sehr stabile und „heile“ gewesen zu sein, ein richtiger Garten Eden oder eher ein ... „Garden of Ediacara“, wie der Titel eines Buches lautet, der diese fremdartigen Lebensgemeinschaften zum Thema hat (McMenamin, 1998). Geologisch betrachtet, war diesem „Garten Ediacara“ allerdings eine nur kurze Zeit beschert. Die Bruchbildung und die Riftprozesse, die ab ca. 560 Ma (Scotese, 2009) als Antwort auf einen immer größer werdenden inneren Druck einsetzten, ließen die kontinentale Kruste erstmals in größerem Ausmaß aufbrechen. Ein zeitgleicher Anstieg der Schwerkraft hat einige Vorläufer-Tiergruppen (Cloudina, Namacalathus u.a.) veranlasst, ihren Körper gegen den ansteigenden Wasserdruck durch die Bildung eines Außenskeletts aus Kalziumphosphat, Kalziumkarbonat oder Kieselsäure zu schützen. Diese Entwicklung hat dann in der explosiven Radiation der heute noch existierenden Tierstämme und der Generalisierung der Biokalzifikation während des Kambriums ihren Höhepunkt erreicht.

2.3. Nesseltiere im Zeugenstand

„Quallen ... ein Vorzeigeprodukt der Evolution.“
(<http://www.scinexx.de/dossier-356-1.html>)

Das erstmalige Auftreten von Außenskeletten kurz vor Ende des Proterozoikums, gefolgt vom explosiven Erscheinen kalzifizierender Organismen während des Kambriums wurde von vielen Forschern dahingehend interpretiert, dass der Kalzifizierungsprozess aus der Notwendigkeit der Organismen erwuchs, sich vor einer ansteigenden Zahl von Räubern zu schützen. Diese Deutung ist höchst unwahrscheinlich, da zur selben Zeit Tiergruppen wie die *Cnidaria* und *Ctenophora* lebten, die es trotz ihres exponierten Weichkörpers nicht nötig fanden, diesen durch eine Hülle zu schützen. So erscheint es mir weit logischer, anzunehmen, dass die Schutzmaßnahmen nicht gegen die Räuber gerichtet waren, sondern gegen den erhöhten hydrostatischen Druck, eine Folge des womöglich sprunghaften Anstiegs der Schwerkraft. Die Bedrohung durch Räuber wird dennoch nicht unterschätzt, sie sollte jedoch als ein Stressfaktor untergeordneten Grades betrachtet werden. Dahingegen hätte die erhöhte Schwerkraft die Tiere genötigt, sich entweder einen Schutzpanzer um ihre Weichkörper anzulegen oder aber sich zu „verflüssigen“, also ihren Körper in eine gallertartige Masse zu verwandeln, die zu 95-98 Prozent aus Wasser besteht und steigendem Wasserdruck problemlos standhalten kann. Diese Zweiteilung in der Art der Adaptation könnte mit dem Yin-Yang-Prinzip verglichen werden und befindet sich in völliger Übereinstimmung mit der Annahme einer sprunghaft gestiegenen Schwerkraft, zumal wenn es der erste größere „Sprung“ gewesen sein sollte, der noch grundverschiedene Möglichkeiten der Anpassung zuließ.

Vor dem Aufkommen der Molekularbiologie und der Kladistik wurde angenommen, die *Bilateria* (Zweiseitentiere), welche alle wichtigen Tierstämme mit Ausnahme der *Porifera* (Schwämme), *Cnidaria* (Nesseltiere) und *Ctenophora* (Rippenquallen) umfassen, würden von den „primitiveren“ radialsymmetrischen Organismen (*Radiata* = *Cnidaria* und *Ctenophora*) abstammen. Gleichfalls setzte man voraus, die Abzweigung hätte während der kambrischen Explosion stattgefunden. Erst seit Kurzem hat sich diese Sicht grundlegend geändert. So legen Finnerty et al. (2004) und Matus et al. (2006) molekulare Daten vor, die die Wurzeln der Zweiseitigkeit viel tiefer, nämlich ins Oberproterozoikum verlegen. Der Vorfahre der Nesseltiere - so argumentieren die Autoren weiter - war gleichfalls bilateral-symmetrisch und der Erwerb der radialen Symmetrie erfolgte erst später. Die bilaterale Symmetrie ist übrigens typisch für vagile oder motile Organismen, also für Tiere, die sich aktiv bewegen. Sessile Organismen, also solche, die am Boden haften, weisen für gewöhnlich asymmetrische (z.B. *Porifera*) oder radial symmetrische (z. B. *Cnidaria*) Baupläne auf. Obgleich angenommen wird, dass die Ediacara-Faunen auch Nesseltiere umfassten, wurden in vielen Fossilagerstätten, wie zum Beispiel in der Weißmeerregion oder in Australien, eigentlich nur bilateral-symmetrische Organismen registriert. Es gibt noch mehr Argumente, die belegen, dass die Nesseltiere nicht die „primitiven“ Vorfahren der „fortschrittlichen“ *Bilateria* waren. Nach Seipel & Schmid (2005; 2006) ist selbst die *Triploblastie*¹⁰, die lange als „Errungenschaft“ der *Bilateria* galt, tiefer in der Evolutionsgeschichte der Tierstämme verwurzelt als bisher angenommen. So sehen diese Autoren denn den so genannten *Ur-Triploblast* als den gemeinsamen Vorfahren sowohl der *Cnidaria* als auch der *Bilateria*. Die

¹⁰ Triploblastie bezeichnet die Anwesenheit der im Zuge der Gastrulation aus der Blastula hervorgegangenen drei Keimblätter: Ektoderm, Mesoderm und Endoderm. In der Diploblastie fehlt das Mesoderm.

anscheinend primitive Diploblastie der Nesseltiere könnte die sekundäre Vereinfachung einer ursprünglichen Triploblastie darstellen, so vermuteten bereits Martindale et al. (2004).

Alle modernen Klassen der Nesseltiere (*Cubozoa*, *Hydrozoa*, *Scyphozoa* und *Anthozoa*) tauchen schon im Laufe des Kambriums auf (Cartwright et al., 2007; Han et al., 2010). Mehr noch, selbst komplexe Merkmale der heute lebenden Nesseltiere sollen nicht später als im Mittelkambrium erschienen sein (Cartwright et al., 2007).

Bei Boero et al. (2005) heißt es: „Das Ergebnis der *Planula*¹¹-Entwicklung (entweder als Polyp oder als Qualle) existiert seit längerer Zeit auf der Erde als alle anderen Körperbaupläne im Tierreich.“ Ihre Frage, ob das nun bedeute, Nesseltiere seien primitiv, oder, im Gegenteil, außergewöhnlich erfolgreich, kann nur rhetorisch gemeint sein. Nesseltiere scheinen von Beginn an besser an ihre Umwelt angepasst gewesen zu sein als ihr Schwesterstamm, die Zweiseiter, und wohl deshalb gab es bei ihnen nur geringfügige evolutionäre Veränderungen¹² seit ihrem ersten Erscheinen vor mehr als 500 Ma. Offensichtlich haben sie sich in eine völlig andere Richtung entwickelt als die Zweiseiter, ein Umstand dem bislang wenig Aufmerksamkeit geschenkt wurde. Erst Ball et al. (2007) haben schließlich darauf hingewiesen, dass „die Gegensätze zwischen Nesseltieren und Zweiseitern oftmals übersehen werden“, besonders auch nachdem die Molekularbiologie ihren gemeinsamen Ursprung nachgewiesen hat. Für Ball et al. scheinen Nesseltiere ein „besonderes Experiment“ der Natur darzustellen, das in ihren Augen aber trotzdem höchst „verblüffend“ bleibt. Das ist zu verstehen; denn wenn man das Dilemma in der hergebrachten Weise betrachtet, ist es schwer einzusehen, weshalb Schwesterstämme sich so diametral auseinander entwickeln und noch dazu in einer extrem kurzen Zeit. Wenn man dagegen einen sprunghaften Anstieg der Schwerkraft - und entsprechend des hydrostatischen Drucks - annimmt, dann werden die beiden divergierenden Arten der Adaptation klar verständlich.

Anhand der angeführten Argumente hatten die *Bilateria* und *Cnidaria* also einen gemeinsamen Vorfahren, der schon „den genetischen Werkzeugsatz für einen triploblastischen Bauplan besaß“ (Boero et al., 2007). Protein-Daten weisen das Auseinanderdriften der wichtigsten Stammtaxa der *Bilateria* ins späte Neoproterozoikum (Douzery et al., 2004). Demzufolge muss die Aufspaltung zwischen *Bilateria* und *Cnidaria* etwas früher stattgefunden haben, höchstwahrscheinlich im Anschluss an und verursacht durch die *Marinoan Eiszeit*. Von diesem Zeitpunkt an bis gegen Ende des Neoproterozoikums entwickelten sich beide Gruppen als parallele Abstammungslinien (engl. *lineages*) mit bilateraler Symmetrie. Bagaña et al. (2008) unterbreiten deshalb den Vorschlag, die Schwesterstämme in eine einzige Gruppe, die *Bilateria* sensu largo, zu vereinigen, wohingegen die *Bilateria* sensu stricto in Triploblastica umbenannt werden sollten. Im Lichte obiger Ausführungen scheint mir diese Umbenennung nicht sinnvoll. Aufgrund der Daten von Seipel und Schmid (2005; 2006) könnte aber der Begriff *Ur-Triploblastica* auf alle spät-neoproterozoischen Formen angewendet werden, die in der Folgezeit die *Cnidaria* und „*Bilateria*“ (= *Bilateria* sensu stricto) ergeben haben. Noch vor der kambrischen Explosion spalteten sich die „*Bilateria*“ in *Protostomia* und *Deuterostomia*, die *Cnidaria* in *Anthozoa* und *Medusozoa* (Abb. 6). So betrachtet, würden die Ediacara-Faunen, die bekanntlich unmittelbar nach der letzten oberproterozoischen Vereisung (*Gaskiers Eiszeit*) ihren Höhepunkt erreichten, Ur-„*Bilateria*“ und Ur-*Cnidaria* darstellen, sofern es sich nicht um Schwämme oder andere einfach gebaute Stämme handelt (z.B. *Rangeomorpha*¹³). Wegen des

¹¹ Planula ist die Larvenform der Nesseltiere.

¹² Ähnliches lässt sich auch für die Quastenflosser im Vergleich zu den Echten Knochenfischen sagen, wie im folgenden Kapitel erläutert werden wird.

¹³ Die *Rangeomorpha* des Ediacariums könnten die Vorfahren der *Ctenophora* sein, siehe z.B. Dzik (2002).

offensichtlichen Bruchs, der in der biologischen Entwicklung an der Grenze Proterozoikum/Kambrium stattgefunden hat und der, laut der hier vertretenen Hypothese, durch einen bedeutenden Anstieg von „g“ verursacht wurde, lässt sich die direkte Beziehung zwischen Vorläufern und Nachkommen heute schwer nachvollziehen. Die „*Bilateria*“ behielten ihre vagilen Fähigkeiten bei und bauten sie weiter aus, während die *Cnidaria* auf eine sessile und/oder schwebende Lebensweise umstapelten. Diese Umstellung setzte den Übergang zur Diploblastie und die teilweise Umwandlung der bilateralen Symmetrie in eine radiale voraus, Schritte, die der neuen Lebensweise Rechnung trugen. Besonders das Quallenstadium der Nesseltiere scheint eine recht effiziente, während der kambrischen Explosion erworbene Errungenschaft zu sein, nicht aber ein primitives Merkmal eines Ur-Triploblasten, wie das Seipel & Schmid (2006) vermuten¹⁴.

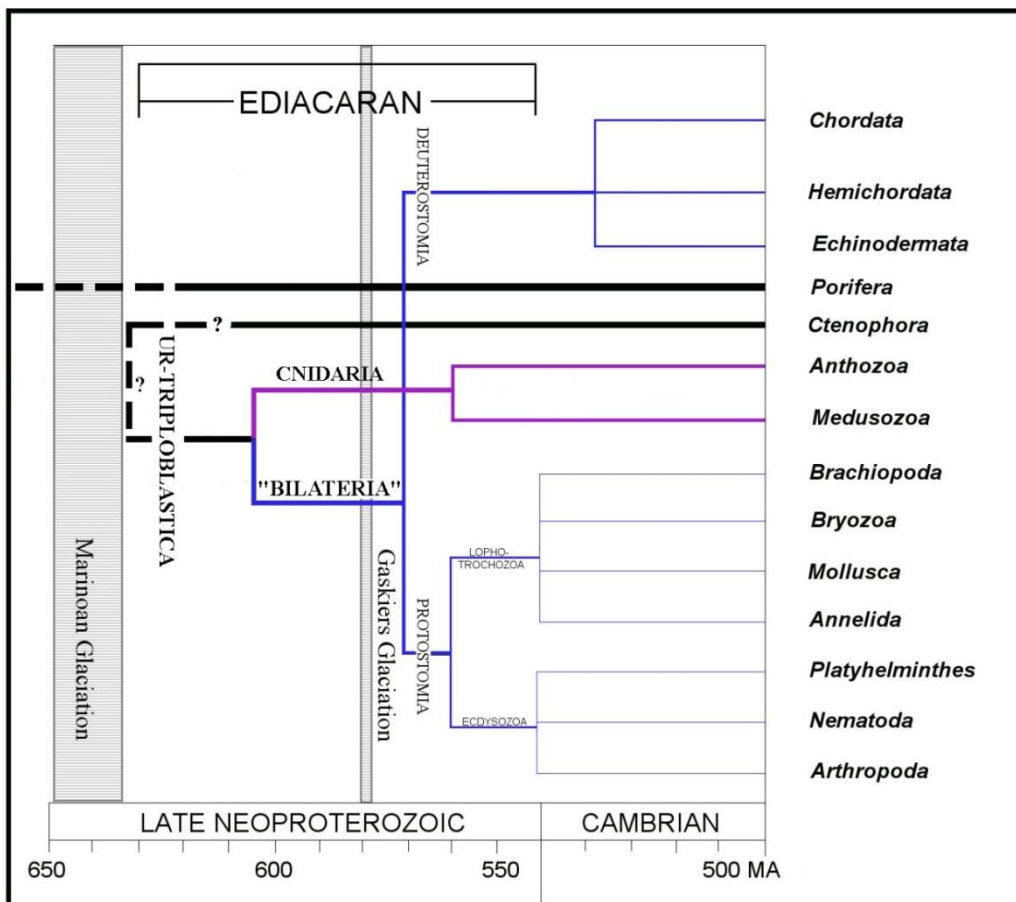


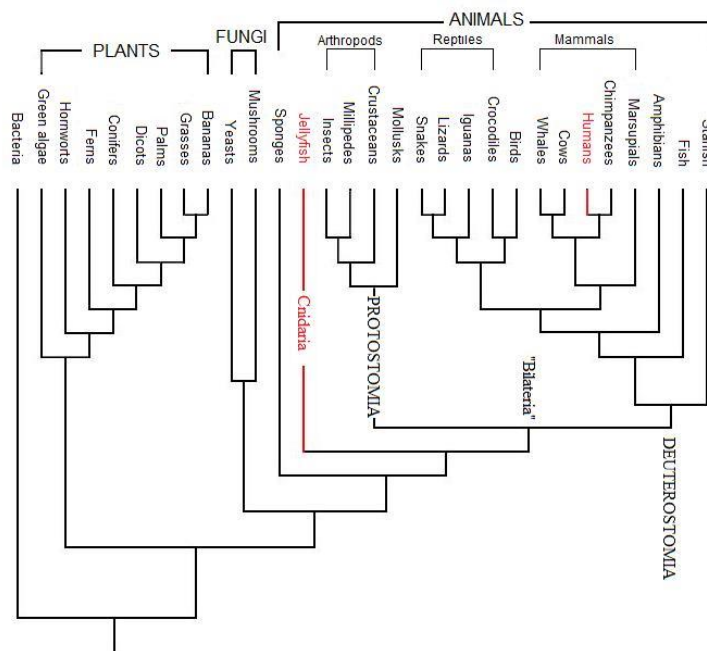
Abb. 6. Diversifizierung der Tierwelt an der Grenze Neoproterozoikum/Kambrium (basierend auf einer Zeichnung aus www.snowballearth.org und neueren Daten von van Iten et al., 2014). Der Stamm der *Cnidaria* wurde zentriert dargestellt. Details siehe Text.

¹⁴ In späteren Zeiten hat es gelegentlich ähnliche Entwicklungen hin zu einer „Verflüssigung“ des Körpers auch bei den „*Bilateria*“ gegeben (Salpen, Seescheiden, ja sogar einige Fischarten unter den *Chordata*, Gallertkalmare, Ruderschnecken, Seeschwärmerlinge unter den *Mollusca*, verschiedene Gattungen von Würmern und Gliederfüßern usw.). Auf diese Weise wird nochmals deutlich, nicht der Schutz vor Feinden gilt vornehmlich, sondern die Anpassung an das Medium Wasser unter den Bedingungen eines wahrscheinlich sich erhöhenden hydrostatischen Drucks. Das Divergieren zwischen den „*Bilateria*“ und den *Cnidaria* war darum so auffallend, weil es im Unterkambrium zum ersten Mal stattfand.

Der springende Punkt dabei ist, dass es den Nesseltieren, speziell den Quallen, auf Anhieb gelang, die Auswirkungen der Schwerkraft auszuschalten, und das ein für allemal! So hat dieser Stressfaktor erster Ordnung keinen wesentlichen Einfluss mehr auf den Stamm, einzige Anreize für die weitere Entwicklung sind nur Faktoren zweiter oder dritter Ordnung, beispielsweise die Anforderung, sich vor Feinden zu schützen und auf Beute zu gehen. Das war der Anlass für die Entwicklung der *Cnidoblasten*, gefährliche Waffen trotz ihrer gallertartigen Beschaffenheit. Martindale et al. (2004) betrachten die Nesseltiere als einen „großen und erfolgreichen Tierstamm“, während Hall & Hallgrimsson (2008) der Auffassung sind, die ungewöhnlich effektive Art der Beuteerlangung erkläre mit großer Wahrscheinlichkeit den Fortbestand dieses Stammes. Die alte Sichtweise, derzufolge Nesseltiere als „primitiv“ eingestuft wurden, sollte endgültig aufgegeben werden. Die hohe Anpassungsfähigkeit der Nesseltiere im Vergleich etwa zu den Fischen unter den Bedingungen einer immer stärkeren Belastung der marinen Ökosysteme infolge menschlicher Einflussnahme ist inzwischen bekannt und sollte ernsthaft zu denken geben. Dazu schreiben Brotz et al. (2012):

„We must strive to learn more about these important creatures, especially given the fact that they seem to be one of the few groups of organisms that may benefit from the continued anthropogenic impacts on the world’s biosphere.“¹⁵

Abb. 7. Ein komprimierter phylogenetischer Stammbaum (nicht im Maßstab!). Hervorgehoben wird die einzigartige Stellung der *Cnidaria* im Vergleich zu dem verästelten Schwesterstamm der „*Bilateria*“. Gleichfalls hervorgehoben ist die Stellung der Gattung *Homo* (geändert nach Theobald, 2011).



Der Werdegang der „*Bilateria*“ deutet in eine andere Richtung. Sie mussten sich an eine sprunghaft steigende Schwerkraft, die ihr Leben bestimmte, anpassen. Das gilt umso mehr für diejenigen Taxa, die das Medium Wasser verlassen und das Festland erobert haben. Somit stelle ich die Hypothese auf, dass es die wachsende Schwerkraft sein dürfte, die die Evolution der Biosphäre in der Vergangenheit bestimmt hat, heute bestimmt und wohl auch in Zukunft bestimmen und antreiben wird. Unzählige Abwandlungen der im Kambrium erschienenen bilateralen Baupläne entstanden während der letzten 500 Ma. Die meisten davon wurden über kurz oder lang auch wieder verworfen. Ein paar haben wir in den vorangegangenen Kapiteln flüchtig besprochen. Es wurden praktisch alle Arten von Lebensräumen, alle Nischen, von

¹⁵ Brotz et al. (2012) berücksichtigen in ihrer Analyse auch die *Ctenophora* und *Tunicata*, die dank ihrer gallertartigen Beschaffenheit über die gleichen Vorteile verfügen wie die echten Quallen.

den „*Bilateria*“ besiedelt. Diese ungemein große Vielfalt des Lebens, die auf Rechnung der „*Bilateria*“¹⁶ geht und im Gegensatz zu den *Cnidaria* oder *Porifera* steht, kann durch jeden Stammbaum in bemerkenswerter Weise veranschaulicht werden (Abb. 7). Der einst „ebenbürtige“ Stamm der *Cnidaria* umfasst heute bloß vier Tierklassen (die, wie ich aufzeigte, schon während des Kambriums aufkamen und üblicherweise als „lebende Fossilienklassen“ gelten müssten), während es die „*Bilateria*“ inzwischen auf rund hundert brachten! Das mag, flüchtig betrachtet, Fortschrittlichkeit bedeuten. Wenn man allerdings von einem Anwachsen der Schwerkraft ausgeht, könnte es nichts anderes als ein fortwährender Kampf gegen letztere sein.

3. Die Evolution der Fische aus der Sicht eines steigenden hydrostatischen Druckes

3.1. Die Erfolgsgeschichte der Quastenflosser

Die fundamental revolutionäre Vision Darwins von der Evolution der Organismen hat von allem Anfang an darunter gelitten, dass sie unter anderen die „kambrische Explosion“ und die Existenz der „lebenden Fossilien“ nicht zufriedenstellend erklären konnte. Das sind dann auch die Schwachpunkte gewesen, die die Gegner der Evolutionstheorie, seien es nun Kreationisten oder neuerdings „Intelligent-Designer“, wiederholt aufgegriffen haben, um gegen diese zu Felde zu ziehen.

Im Falle der „kambrischen Explosion“ habe ich schon aufgezeigt, wie Hypothesen sehr unterschiedlicher Ausgangsposition es versucht haben, dieses Problem zu lösen. Ich selbst habe, wie weiter oben dargelegt, den Standpunkt vertreten, dieses einmalige Ereignis innerhalb der lebenden Welt wäre ganz gut mit einer ersten relativ abrupt einsetzenden Zunahme der Schwerkraft in Einklang zu bringen.

Die „lebenden Fossilien“ sind insofern ein Problem für die Evolutionstheorie, als sie scheinbar der Idee der Veränderlichkeit der Arten durch Mutation und Auslese widersprechen. In diesem Zusammenhang schreibt Eldredge (1989): „Living fossils are something of an embarrassment to the expectation that evolutionary change is inevitable as time goes by“, ein Satz, der von Kreationisten gern und oft mit Genugtuung zitiert wird.

„Lebende Fossilien“ sind gegenwärtig lebende Organismen, deren Baupläne oft seit hunderten von Millionen Jahren unverändert oder nahezu unverändert geblieben sind. Beispielhaft ist der Quastenflosser *Latimeria* (Abb. 8), von dem verschiedentlich behauptet wird, er habe wohl „niemals seine ökologische Nische verlassen“ (Kutschera, 2001), was ihn als „hervorragend an seinen Lebensraum angepassten Fisch“ (Sparwasser, 1999), also als ökologischen Spezialisten, ausweisen sollte. Diese Annahmen stehen allerdings im Widerspruch zu einer Logik derzufolge „lebende Fossilien“ eigentlich ökologische Generalisten sein müssten, „die ein breites Spektrum an Umweltbedingungen“ zu ertragen vermögen (Koch, 2009).

Als unmittelbare Gründe für die Formbeständigkeit und Langlebigkeit der Gattung *Latimeria* werden unter anderen ein konkurrenzarmer Lebensraum, in dem möglicherweise Extrembedingungen herrschen (z. B. hohe Konzentration von Schwefelwasserstoff), *genetischer Polymorphismus* (= verschiedene Genotypen verbergen sich hinter derselben Form) oder schlicht und einfach die energiesparende Lebensweise der Tiere angenommen (Storch et al., 2007; Fricke, 2002).

¹⁶ Laut Finnerty et al. (2004) gehören 99% der heute lebenden Tierarten zu den „*Bilateria*“!



Abb. 8. *Latimeria chalumnae* (Präparat aus dem Wiener Naturhistorischen Museum;
Autor – Alberto Fernandez Fernandez – Eigenes Werk, CC)

Laut Fricke, hat *Latimeria* den geringsten Ruhestoffwechsel unter allen Wirbeltieren, der ihn fast zu einem der Hibernation ähnlichen Zustand befähigt. Eine, wie ich finde, völlig unhaltbare Hypothese ist diejenige, die voraussetzt, die Ursache, die es „lebenden Fossilien“ angeblich erlaubt, über lange Zeiträume zu existieren, sei ihre im Allgemeinen geringe taxonomische Vielfalt und die häufig geringe Zahl des gezeugten Nachwuchses. Das führe im Endeffekt dazu, dass diejenigen Organismengruppen, die sich als Jäger auf derartige Kost spezialisiert haben, wegen des geringen Angebotes schließlich aussterben und so den Fortbestand der „Gejagten“ sichern (Yoshida, 2002). Andererseits setzt man voraus, Evolutionsraten, d.h. Schnelligkeit der Evolution von Genomen, würden von Tiergruppe zu Tiergruppe stark variieren, und dass Quastenflosser wie beispielsweise *Latimeria menadoensis* durch eine extrem niedrige Evolutionsrate gekennzeichnet seien, ein Umstand, der sich auch in ihrer Formbeständigkeit ausdrücke (Amemiya et al., 2010). Nun sollten aber theoretisch langsame Evolutionsraten besonders ökologischen Generalisten eigen sein, sodass wir uns bei der Beantwortung der Frage, wieso eigentlich Quastenflosser heute noch leben, im Kreise drehen. Aus diesem Dilemma hilft uns auch die Erwägung nicht weiter, „lebende Fossilien“ seien zwar als Generalisten imstande, sich einer Vielfalt von Habitaten anzupassen, könnten dies aber nicht, weil die meisten dieser Habitate durch hoch spezialisierte, konkurrenzfähigere Taxa besetzt wurden, weshalb ihnen nur kleinräumige Reliktareale übrig blieben. Ganz offensichtlich bringt uns also im „Fall Latimeria“ weder das Kriterium der Einteilung in „Spezialisten“ und „Generalisten“ noch dasjenige der „Evolutionsraten“ weiter.

Die Entwicklungsgeschichte der Quastenflosser ist paläontologisch gut belegt (siehe u.a. Cloutier & Forey, 1991), und die äußerst hilfreichen Erkenntnisse über den inneren Aufbau des „lebenden Fossils“ *Latimeria* haben zusätzlich zu einem genaueren Bild dieser Organismengruppe geführt. Wenn wir es dennoch nicht geschafft haben, eine befriedigende Antwort auf die Frage zu finden, weshalb *Latimeria* unser Zeitgenosse ist, scheint das ausschließlich daran zu liegen, dass wir die gewonnenen Daten nicht im richtigen Zusammenhang sehen.

Der Ursprung der Quastenflosser (Unterklasse *Actinistia*) ist nach heutigem Wissenstand im unteren Devon angesiedelt. Damals spaltete sich von der Klasse der Fleischflosser (*Sarcopterygii*) die Unterklasse der *Rhipidistia* ab, die erst die Süßwasser erschließen und hinterher, durch ihre Abkömmlinge, die Tetrapoden, den Landgang vollziehen sollten. Die *Actinistia* indes führten meistens die marine Lebensweise der Fleischflosser fort. Ab der Trias zweigte sich vom Hauptstamm die Familie der *Mawsoniidae* ab, die sich teilweise in

Festlandgewässern ansiedelte und bis in die Oberkreide lebte (Cavin et al., 2005), wobei einige Arten riesige Ausmaße erreichten (Abb. 9). Die im Meer wohnenden mesozoischen Quastenflosser gehörten zum größten Teil der Familie der *Latimeriidae* an, die mit der Gattung *Latimeria* bis auf den heutigen Tag fortbesteht.

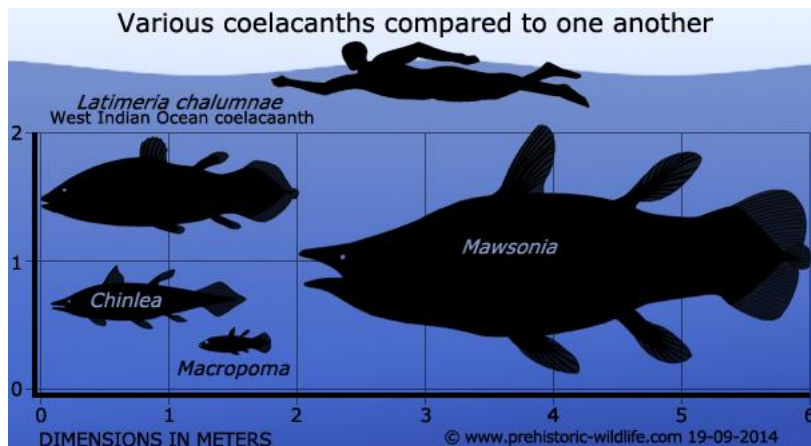


Abb.9. Der Riese *Mawsonia* im Vergleich zu anderen Quastenflossern, darunter dem „lebenden Fossil“ *Latimeria chalumnae*, und zum *Homo sapiens*. (aus: <http://www.prehistoric-wildlife.com/species/m/mawsonia.html>)

Quastenflosser gehören kladistisch betrachtet zu den Knochenfischen (*Osteichthyes*), wengleich es Konvergenzen zu den Knorpelfischen (*Chondrichthyes*) gibt. Folglich müssen sie während des Devons ein knöchernes Skelett und eine Schwimmblase gehabt haben wie die Strahlenflosser (*Actinopterygii*) auch. Schaeffer (1952) betont allerdings, dass schon im oberen Devon der Oberkiefer verlorenging, während im Karbon der teilweise Ersatz des knöchernen Gehirnschädels durch Knorpelgewebe erfolgte. Dieser Autor nimmt an, die größten Veränderungen am Bauplan der Quastenflosser hätten sich schon an der Wende Devon/Karbon eingestellt, womit der *tachytelische* (= schnell verlaufende) Abschnitt der Evolution abgeschlossen gewesen wäre. Dazu passen auch die Erkenntnisse von Friedman und Coates (2006). Die Evolutionsrate (ausgedrückt als: neue Merkmale=Veränderungen/Ma) dieses Abschnittes betrug nach Scheffers Berechnungen 3,7 Merkmale/Ma. Danach nahm sie massiv ab, betrug bis in die Untertrias bloß noch 0,1 Veränderungen/Ma, worauf sie nahe Null sank (*bradytelischer*, d.h. langsam verlaufender Abschnitt der Evolution, bzw. *Stasis*). Diese Ansicht wurde, neueren Daten zufolge, nur teilweise bestätigt (Cloutier, 1991; Cavin, 2014). Es wird vor allem dagegegehalten, die Evolutionsrate sei während des mittleren Paläozoikums viel niedriger gewesen, dieweil sie seit der Trias, wenn auch auf niedrigem Niveau, konstant geblieben oder sogar leicht angestiegen wäre, sodass wir im Falle von *Latimeria* kein Beispiel von evolutionärem Stillstand, und also auch nicht wirklich ein „lebendes Fossil“ vor Augen hätten. Rezente Genom-Analysen sprechen zumindest nicht direkt gegen diese Behauptung (Amemiya et al., 2013). Allerdings erlaubt es sich Cavin (2014) von einem „fast lebenden Fossil“ zu sprechen, gestützt auf die Tatsache, dass die Evolutionsrate der Quastenflosser in den letzten 360 Ma, also seit der ausgeprägten oberdevonischen Differentiation, bloß 0,05 Merkmale/Ma beträgt, während sie bei den Strahlenflossern dreimal, bei den Tetrapoden sogar 6 mal größer ist.

Die Massenextinktion am Ende des Devons hat auch den Quastenflossern arg zugesetzt, jedoch befähigten die neu erworbenen Merkmale den Fortbestand des Taxons und bewährten sich offensichtlich bestens auch beim Durchqueren des nächsten „Flaschenhalses“, der großen Massenextinktion am Ende des Paläozoikums. Davon scheint die in der Untertrias erfolgte Auffächerung von Arten oder Radiation zu zeugen, die wichtigste, die die Quastenflosser je erlebt haben (Forey, 1998). Zum guten Abschneiden der Quastenflosser an der Perm/Trias-Grenze mag auch eine Eigenschaft beigetragen haben, die wir erstmalig im mittleren Karbon

bei der Gattung *Polyosteorhynchus* vorfinden (Lund & Lund, 1985)¹⁷. Es handelt sich um ein Merkmal, das den meisten Quastenflossern eigen ist. Darauf wurde schon 1822 hingewiesen, in einem Traktat übrigens, das erstmals einen Dinosaurier (diesen Begriff gab es aber noch nicht) als fossile „Riesenechse“ beschreibt (Mantell, 1822). In einem späteren Werk schreibt Mantell, auf oben genanntes Merkmal Bezug nehmend,

„In every example of this fossil fish that I have dissected [es handelt sich um den Quastenflosser *Macropoma*, der in Abb. 9 und 10 zu sehen ist, Carl Strutinski], there lies within the body, generally nearest the upper or dorsal part of the cavity, a long, hollow, cylindrical substance, often seven inches in length, and 1½ inch in diameter, covered with a *thin, brittle, scaly integument* [meine Hervorhebung, C. S.] [...]“ (Mantell, 1851).

Über das von einer Hülle (= integument) umschlossene Organ (= „substance“), auf das sich Mantell bezieht, sollte Williamson (1849) nach ausführlicher Untersuchung die bemerkenswerten Worte schreiben:

„I am disposed to believe that it has been an organ fulfilling the functions of an air bladder. *Its osseous structure would render it capable of resisting a considerable amount of pressure* [meine Hervorhebung, C.S.]; and if its patulous extremity has been closed up by an elastic membranous appendage capable of acting as a valve, this would enable the creature to regulate its buoyancy, by increasing or diminishing the compression of the contained air, and thus facilitate its movements in either shallow water or at great depths. Except in cases of diseased ossification, the existence of an internal thoracic or abdominal viscus having hard parietes (=Wände) of true bone, is an anomaly which, as far as I am aware, has hitherto presented no parallel in nature.“

Diese Erscheinung, also der Einschluss der Schwimmblase in eine knöcherne Kapsel (Abb. 10), ist so einzigartig, dass das geringe Aufsehen, das sie erregt hat, verwundert. Bei Forey (1998), der immerhin eine umfangreiche Abhandlung über die Entwicklung der Quastenflosser verfasst hat, heißt es lediglich:

„Most fossil coelacanth, including *Macropoma*, the sister taxon of *Latimeria*, show a large ossified air bladder. Assuming this was, in fact, filled with air during life, then we may suggest these were shallow-water dwellers.“

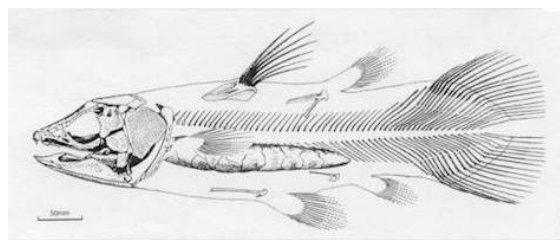


Abb. 10. *Macropoma lewesiensis* (Mantell) Rekonstruiertes Skelett mit knöcherner Schwimmblase (aus Forey, 1998)

Es gibt heute um die 27000 Arten von Knochenfischen (Nelson, 2006), die überwiegende Mehrheit davon mit „normaler“, d.h. ungeschützter Schwimmblase. Dann kommen noch die vielen ausgestorbenen Arten hinzu. Und nur einige wenige Quastenflosser¹⁸ weisen eine von

¹⁷ Ein oberdevonischer Vertreter der Quastenflosser, *Holopterygius nudus*, verfügte noch nicht über sie (cf. Friedman und Coates, 2006).

¹⁸ Nach Forey (1998) beläuft sich die Artenzahl der Quastenflosser seit dem Devon insgesamt auf bloß 85!

Knochensubstanz geschützte Schwimmblase auf! Der Zweck des Knochengehäuses ist kaum zu übersehen, wie das schon Williamson (1849) erkannte. In Adamicka & Ahnelt (1976) lesen wir:

„Ohne Schwimmblase hätten die Knochenfische nicht den Lebensraum des freien Wassers erobert. Dieses Organ gleicht das Übergewicht der schweren Gewebe, besonders der Knochen, so weit aus, dass ein Fisch in jeder beliebigen Wassertiefe ohne Kraftaufwand in Äquilibrium [sww. Gleichgewicht, C.S.] schweben kann [...]“.

Allerdings erfahren wir gleich darauf:

„Der große Nachteil der Schwimmblase besteht darin, dass sie ihren Besitzer auf eine bestimmte Wasserschicht [sic] beschränkt, die er mit normaler Schwimmgeschwindigkeit nicht verlassen darf: Wenn ein Fisch der oberen Wasserschichten tieferes Wasser aufsucht, wird das Gas in der Schwimmblase komprimiert, der Fisch wird daher immer „schwerer“ und kann dann nicht mühelos wieder emporschwimmen; ein Physoklist¹⁹ aus tieferen Schichten darf überhaupt nicht in seichteres Wasser aufsteigen wollen, weil er dabei immer mehr Auftrieb bekäme und schließlich Gefahr lief trommelsüchtig zu werden oder gar zu platzen.“

Um diesen Gefahren, die durch den hydrostatischen Druck verursacht werden, aus dem Wege zu gehen, haben die Quastenflosser die „geschützte“ Schwimmblase „erfunden“: „Erst für solche Tiere ist der Wasserraum wirklich isotrop“ geworden, wie es bei Adamicka & Ahnelt (1976) heißt. Eine so vorzügliche Anpassung, die den Fischen erlauben würde, sich die „dritte Dimension“ zu erschließen, sollte doch auch den Echten Knochenfischen (*Teleostei*) „eingefallen“ sein. Wir stoßen sonst überall auf Konvergenzerscheinungen, wieso nicht auch in diesem Fall? Machte sich da etwa ein so genannter Entwicklungskanal bemerkbar, der diese Art von Adaptation bei den Echten Knochenfischen nicht zuließ? Oder hat es vielleicht damit zu tun, dass der hydrostatische Druck nicht konstant bleibt? Wenn er leicht schwanken würde, ergäbe das wahrscheinlich kein Problem. Was aber, wenn er beständig wächst? Lauter Fragen.

Dem wachsenden Druck innerhalb einer bestimmten Wasserschicht würde um eine Zeit auch das knöcherne Gehäuse der Schwimmblase nicht mehr standhalten. Mal angenommen, der Druck hätte wirklich zugenommen, womöglich in Schüben: Ereignete sich ein derartiger Schub vielleicht auch an der Wende Kreide/Tertiär? Es wird meist angenommen, das „Hindurchzwängen durch den Flaschenhals“ am Ende des Mesozoikums sei sowohl für Süßwasser- als auch für Meeresfische glimpflich verlaufen (MacLeod, 2005a). Bei einer eingehenden Betrachtung allerdings, stellt sich diese Annahme als falsch heraus. Ganze Ordnungen und Familien von Meeresfischen gingen mit den Dinosauriern zugrunde. Friedman (2009) hat in seiner Analyse der marinen Fischpopulationen der obersten Kreide eindrucksvoll nachweisen können, dass die am härtesten vom Aussterben an der K/T-Wende heimgesuchten Arten vorwiegend diejenigen waren, die sich durch *schnelles Schwimmen* auszeichneten und entweder Plankton-Filtrierer, wie die Riesen-Pachycormiden (Friedman et al., 2010), oder Raubfische (*Pachycormidae*, *Pachyrhizodontidae*, *Ichthyodectiformae*, *Enchodontidae* und *Cimolichthyidae*) waren. Erstere erfüllten die Rolle, die jetzt verschiedenen Arten von Haien und Walen zukommt, während letztere die ökologische Nische inne hatten, die heute u.a. von Thunfischen und Makrelen eingenommen wird. Wenn

¹⁹ [Ein *Physoklist* ist ein meist in größeren Tiefen lebender Fisch, der seine Schwimmblase über das in den Blutgefäßen geführte Gas und nicht durch Luftschnappen, wie das bei den *Physostomen* der Fall ist, auffüllt – siehe dazu die Ausführungen ab Seite 36, C.S.]

man nun aber eine erhöhte Schwimgeschwindigkeit nicht nur zweckdienlich auf das aktive Jagen zurückführt, sondern sich vor Augen hält, sie verhindert bei Arten mit negativem statischem Auftrieb²⁰ auch das Absinken und somit den Tod, wird ersichtlich, dass eine deutliche Zunahme des hydrostatischen Drucks sich wegen des zwangsläufig gesteigerten Kraftaufwands verheerend auf Schnellschwimmer auswirken muss²¹. Genau solch eine Zunahme könnte gegen Ende der Kreidezeit eingetreten sein. Bezogen auf die Raubfische des Maastrichts²², die man in den Schichten der *Typolokalität*²³ aufgefunden hat, schreibt Friedman (2012) entsprechend: „The Maastrichtian strata of the type area of that stage record some of the last reliable occurrences of these predators, which *appear to have been devastated during the end-Cretaceous extinction*“ [meine Hervorhebung, C. S.]. Wie auch im Falle der Riesensaurier lehne ich als Hauptgrund des „verheerenden“ Niederganges der Schnellschwimmer den Einschlag eines Meteoriten ab, der in keiner Weise die Selektivität der Extinktionen an der K/T-Grenze erklären kann.

Es gibt gute Gründe, anzunehmen, dass auch gegenwärtig manche mit Schwimmblase ausgestattete Schnellschwimmer Schwierigkeiten mit ihrem Auftrieb haben und entsprechend dagegen ankämpfen müssen. So wird beispielsweise berichtet, Blaue Marline hätten zwar nahe der Wasseroberfläche einen positiven Auftrieb, müssten aber schon in 50-100 Metern Tiefe ihre Schwimgeschwindigkeit beträchtlich steigern, um nicht abzusinken. Den Grund dafür sehen Block & Booth (1992) in einem „Kollaps der Schwimmblase“, der mit dem Abtauchen in tiefere Wasserschichten einhergeht. Denselben Autoren zufolge haben Haie, die über keine Schwimmblase verfügen, dieses Problem nicht. Darauf werde ich noch zu sprechen kommen.

Doch nun zurück zu den Quastenflossern. Man kann es sich leicht ausmalen, ein knöchernes Gehäuse der Schwimmblase stellt auch keine zufriedenstellende Lösung dar, wenn wir von einer schubweisen Erhöhung des hydrostatischen Druckes ausgehen. In diesem Zusammenhang finde ich die Bemerkung des Neuigkeiten-Redakteurs des Wissenschaftsmagazins *Nature* aus dem Jahre 1939 zum erstmaligen Auffinden von *Latimeria* höchst interessant, die zu einem Zeitpunkt gemacht wurde, als man den inneren Aufbau von *Latimeria* noch nicht kannte. Der Redakteur schreibt:

„A unique feature of the fossil coelacanths is the ossified air-bladder, which can be seen clearly in many specimens, and it will be of interest to learn whether this character was observed in the living fish.“²⁴

Die Antwort darauf hat nicht lange auf sich warten lassen und fiel völlig unerwartet aus: *Latimeria* hat zwar eine Schwimmblase, von einem knöchernen Gehäuse aber fehlt jede Spur. Stattdessen stellte man fest: die „Schwimmblase“ ist mit leichtem Fettgewebe gefüllt²⁵. Aber nicht allein die „Schwimmblase“, die schon eher als Schwimmkörper bezeichnet werden sollte, sondern auch die kaum verknöcherte Chorda, eine dickwandige knorpelige Röhre, wie auch die Schädelhöhle sind größtenteils mit fettigem, lymphoiden Gewebe gefüllt. Selbst das

²⁰ Wie beispielsweise bei den Thunfischen und Makrelen, die übrigens im Laufe ihrer Entwicklung die Schwimmblasen eingebüßt haben.

²¹ Nach Dyson (2003) werden bei Fischen mit negativem Auftrieb bis zu 20 Prozent der Kraft, die während des Dauerschwimmens verbraucht wird, für die Verhinderung des Sinkens aufgebracht. Entsprechend hoch ist der Energieumsatz.

²² Das Maastricht ist die oberste Stufe der Oberkreide.

²³ Standort, an dem ein Fossil, ein Mineral oder, wie in diesem Fall (Maastricht), eine geologische Einheit erstmals beschrieben wurde.

²⁴ *Nature*, 143, 464 (18 March 1939), doi: 10.1038/143464a0 (Abgerufen: 24.05.2012)

²⁵ Fett, zum Unterschied von Luft, macht die „Schwimmblase“ inkompressibel, stellt also ein Pendant zur knochengeschützten Luftblase dar.

Fleisch ist stark ölhaltig und aus diesem Grunde ungenießbar. Darum wird *Latimeria* von den Einheimischen der Ostküste Afrikas „Gombessa“ genannt, was so viel wie „Verboten!“ bedeutet. Das fettige Gewebe besteht größtenteils aus *Wachsester*, einer langkettigen Fettsäure, verestert mit einem langkettigen Fettalkohol (Moyes & Schulte, 2008). Es handelt sich dabei, neben dem von Haien produzierten *Squalen*, um die *leichteste organische Verbindung überhaupt, die bei Wirbeltieren bisher angetroffen wurde* (Adamicka & Ahnelt, 1976). Ihr spezifisches Gewicht beträgt $0,86 \text{ g/cm}^3$, ist also bedeutend geringer als das des Meerwassers ($1,026\text{-}1,030 \text{ g/cm}^3$). Nach Khanna & Yadav (2004) bestehen 30 Prozent des Feuchtgewichts der ventralen Rumpfmuskulatur und 60 Prozent des Feuchtgewichts der „Schwimmlase“ aus Wachsester. In der Chorda und der Schädelhöhle ist der Anteil an Wachsester allem Anschein nach noch höher.

Gleichfalls musste man feststellen, dass Knochen weitgehend zugunsten von Knorpel zurückgedrängt worden sind. Nur die am stärksten beanspruchten Teile sind knöchern geblieben (Adamicka & Ahnelt, 1976). Diese Tendenz zur Knochenreduzierung hatte man allerdings auch schon bei fossilen Quastenflossern bemerkt (Jordan, 1905; Nature²⁴; Schaeffer, 1952). Die Reduktion der Knochensubstanz trug, in Ergänzung zur Fettspeicherung, zu einer erheblichen Gewichtverminderung bei. Deshalb geht man davon aus, *Latimeria* sei gegenwärtig gleich schwer wie das Meerwasser, mit anderen Worten, „gewichtlos“ (Adamicka & Ahnelt, 1976). Diese Merkmale ermöglichen es ihm, sich äußerst zwanglos und langsam schwebend mit Hilfe seiner Fleischflossen, deren wechselseitige Bewegung stark an den Tetrapodengang erinnert, durchs Wasser zu gleiten. Das sieht zwar schwerfällig aus, ist aber ohne besondere Kraftanstrengung zu bewerkstelligen. Desgleichen meistert er es, scheinbar ohne alle Mühe, sich in der Wassersäule zwischen 100-200 und 700 Metern täglich einmal auf- und ab zu bewegen, eine Leistung, die mit einer Schwimmlase kaum zu bewerkstelligen wäre. Er ist ein Driftjäger, und da er vermittels seines *Rostralorgans* auch über elektrische Sensoren verfügt, die ihm Beute signalisieren, scheint er seinen beschränkten Bedürfnissen – Nahrungserwerb und Fortpflanzung – „in aller Ruhe“ nachkommen zu können. Mit dieser ruhigen Lebensweise im Einklang steht die eingangs erwähnte niedrige Stoffwechselrate. Möglich, dass er wegen seines öligen Fleisches auch auf keinem Speisezettel größerer Meeresräuber steht.

Immer unter der Annahme einer womöglich ständigen Erhöhung des hydrostatischen Druckes kann man von den Quastenflossern ganz allgemein behaupten, es sei ihnen, wie den Quallen, mit ihrer optimalen Anpassung an letzteren ein besonders glücklicher Wurf (Mutationen!) gelungen. Das hatte, wie schon erwähnt, mit der knöchernen Kapsel der Schwimmlase begonnen und sich dann, möglicherweise noch vor der Massenextinktion am Ende des Mesozoikums, mit der „Erfindung“ der Wachsester fortgesetzt. In diesem Zusammenhang ist Maiseys (1986) Vermutung zu erwähnen, fettiges Gewebe hätte schon um die Mitte der Kreidezeit die eingekapselte Schwimmlase des Quastenflossers *Axelrodichthys* gefüllt:

„The swim bladder evidently resisted sedimentary compaction, which suggests that it was filled with fatty tissue in life (further suggested by the lack of sedimentary filling; the swim bladder is usually preserved hollow but with a geodelike lining of calcite).“²⁶

Dass es den Quastenflossern um die Regulierung ihres Auftriebs bzw. um ihre Anpassung an verschiedene Wassertiefen ging, wie das Williamson (1849) mutmaßte, ist bloß eine Hypothese, genauso wie die Annahme Foreys (1998), die knochengeschützten Schwimmlasen der mesozoischen Quastenflosser deuteten auf Flachwasser, die ölgefüllte

²⁶ Allerdings könnte es auch sein, dass die lebend luftgefüllte Schwimmlase, dank der starken Verknöcherung, der Kompaktion durch Diagenese standgehalten hat. Brito et al. (2010) gehen gleichfalls davon aus, die Schwimmlase wäre eher mit Luft als mit Lipiden gefüllt gewesen.

„Luftblase“ von *Latimeria* hingegen auf tiefere Gewässer hin. Dazu lässt sich nur sagen, dass unter gleich bleibendem hydrostatischem Druck eine ungeschützte Schwimmblase im Flachwasser völlig ausreichend gewesen wäre. Darüber hinaus gibt selbst Forey zu bedenken, weder *Latimeria* noch seine fossilen Verwandten weisen sonstige strukturelle Veränderungen auf, die auf eine Anpassung an Tiefwasser hindeuten. Gemäß meiner Hypothese wäre einzig und allein die Erhöhung des hydrostatischen Druckes im Laufe der Zeit für die Fortentwicklung des Auftriebsmechanismus der Quastenflosser verantwortlich, und die „Errungenschaft“ der dritten Dimension wäre bloß als Nebenprodukt aufzufassen, das sich im Falle von *Latimeria* günstig ausgewirkt hat.

Von den oben beschriebenen Anpassungen abgesehen, hat sich am Bauplan der Quastenflosser seit der oberen Kreide nahezu nichts, seit dem Devon nur wenig verändert. Von Stillstand im Sinne der Evolution kann trotzdem keine Rede sein (Amemiya et al., 2013). Es scheint vielmehr, dass die Quastenflosser irgendwann einfach die „bessere Nase“ hatten, sich einem Umweltfaktor erster Ordnung nachhaltig anzupassen. Daran ändert auch die Tatsache der Rückbildung des Gehirns von *Latimeria* nichts. Es nimmt bloß noch den hundertsten Teil des Volumens der Schädelhöhle ein (Storch et al., 2007). Intelligenz scheint für das Überleben dieses Fisches nicht vonnöten zu sein. Für *Latimeria* treffen die Worte des Ichthyologen Ronald Fricke voll zu, der auf die Frage, wie intelligent Fische sind, folgende Antwort gibt:

„Die Intelligenz hängt vom Lebensraum und der Nahrung ab und davon, wie einfach es ist, an diese Nahrung heranzukommen. Viele Fische brauchen nicht besonders klug zu sein, weil sie alles finden, was sie brauchen, auch ohne besondere Klugheit anwenden zu müssen...“²⁷.

Mit anderen Worten, die Funktion schafft das Organ, die Nichtfunktion schafft es wieder ab oder reduziert es auf ein Mindestmaß.

Der adaptive „Glücksfall *Latimeria*“ steht in krassem Gegensatz etwa zu dem weiter oben erwähnten Blauen Marlin, der dazu „verdammte“ ist, sich „im Schweiß seines Angesichts“²⁸ „über Wasser“ zu halten und durch Hetzjagd zu ernähren. Da ist es nicht verwunderlich, dass Marline und andere Schnellschwimmer dem trägen *Latimeria* um Längen an Intelligenz voraus sind und in ihrer relativ kurzen Stammesgeschichte, ab dem Tertiär, aus Gründen der Selbsterhaltung von dieser auch reichlich Gebrauch gemacht haben. Doch was soll's? Von *Latimeria* kann man, wie vom VW Käfer, behaupten: Er läuft und läuft und läuft ... Vielleicht sogar noch dann, wenn die intelligenten Schnellschwimmer der Neuzeit verschwunden sein werden. Vorausgesetzt der Wissensdrang der Menschen macht ihm nicht den Garaus.

In einem Vortrag hat der Zoologe und Verhaltensforscher Wolfgang Wickler²⁹ treffend dargelegt, dass „im Laufe der Evolution [...] regelmäßig *nicht die bestmögliche sondern die erstbeste Lösung* für ein Problem auftaucht“ [meine Hervorhebung, C. S.]. Wenn wir dieses Erkenntnis auf die eben dargestellte äußerste Verschiedenartigkeit von Marlinen und Latimerien anwenden, können wir die Behauptung aufstellen, die „erstbeste Lösung“ der Letzteren liege, wenn auch nur durch Zufall³⁰, viel näher an der „bestmöglichen“ als diejenige der Marline. Daraus ergeben sich dann zwangsläufig alle unterschiedlichen Merkmale, die, einem linearen Evolutionsdenken zum Trotz, *gegenwärtig* beide Fischgruppen gleichermaßen lebensfähig machen. Damit werden Fragen zu Evolutionsraten oder ob nun *Latimeria* ein

²⁷ <http://www.swr.de/blog/1000antworten/antwort/6560/wie-intelligent-sind-fische/> (Abgerufen: 29.05.2012)

²⁸ Marline, Fächerfische und Speerfische „wärmen“ ihr Gehirn und die Augen tatsächlich auf um diese unabhängig von den Wassertemperaturen funktionsfähig zu erhalten (Block, 1986).

²⁹ http://www.seniorenstudium.uni-muenchen.de/forschung/publikationen/pub_pdf/wickler_darwin.pdf (Abgerufen: 29.05.2012)

³⁰ Aber war es wirklich Zufall? (siehe die im Folgenden aufgestellten Vermutungen hierzu)

ökologischer Spezialist oder Generalist ist, zweitrangig beziehungsweise erübrigen sich von selbst. Auch das Problem der geringen taxonomischen Vielfalt „lebender Fossilien“ lässt sich zumindest teilweise klären; denn die besseren Lösungen setzen weniger „Experimentierfreude“ und als Endresultat eine geringe Anzahl von Taxa voraus. Anders herum kann man schlussfolgern, die ausgeprägte Entwicklung des Gehirns bei den „Experimentierfreudigen“ sei aus einer Not heraus entstanden und nicht exklusiv als Zeichen des „Fortschritts“ zu werten.

Und wenn wir nun zu dem Punkt gelangt sind, an dem wir feststellen, Marline und Latimerien seien beide an ihre Umwelt angepasst, und uns die Frage stellen, was nun bei Letzteren all die sonstigen „Rückständigheiten“ gegenüber den Marlinen aufwiegt, so kommen wir gezwungenermaßen zu dem Schluss, dass es weder die Morphologie noch die Atmung, das Nervensystem, der Blutkreislauf oder die Fortpflanzung sind, sondern einzig und allein die auf den ersten Blick unscheinbare *Dichte* und die hiervon abgeleitete *Fähigkeit, dem hydrostatischen Druck besser zu widerstehen*. Aus dem bisher Gesagten folgt aber, dass dieses Merkmal sich bei den Quastenflossern mehr oder weniger kontinuierlich seit dem Paläozoikum *fortentwickelt*. Das knöcherne Gehäuse der Schwimmblase war der erste Ansatz, um ihre Anfälligkeit zu reduzieren. Darauf folgte ihre völlige „Abschaffung“ und der Beginn der Fettspeicherung, ein Prozess, der möglicherweise noch im Gange ist. Liegt es nicht auf der Hand, diese Entwicklung mit einem gleichermaßen ansteigenden hydrostatischen Druck in Verbindung zu bringen? Und wenn wir weiter annehmen, der hydrostatische Druck steige auch mal schubweise an, ist vor auszusehen, dass marine Quastenflosser solch einen Anstieg leichter verkraften werden als Meeresfische mit gasgefüllter Luftblase oder solche, die die Schwimmblase ersatzlos eingebüßt haben. Zudem lässt sich auf diese Weise gut erklären, wieso die Quastenflosser gleich mehrere „Flaschenhälse“, sprich Massenextinktionen, geschafft haben, „höher“ entwickelte Fischfamilien, ja sogar ganze Ordnungen dagegen oftmals nicht.

3.2. „Primitiver“ Fisch – alles andere als schlecht angepasster Fisch

Wegen der geringen Tiefe der Festlandgewässer und den entsprechend niedrigen Druckgradienten ist zu erwarten, dass Süßwasserfische in minderm Maße von einem Anstieg des hydrostatischen Drucks betroffen sind als Meeresfische. Wenn wir annehmen, gegen Ende des Mesozoikums habe ein sprunghafter Anstieg dieses Druckes stattgefunden, müssten der Massenextinktion folglich vor allem Meeresfische zum Opfer gefallen sein. Diese Annahme wird, wie ich bereits aufzeigte, von dem Fossilbefund durchaus bestätigt (Cavin, 2001; Friedman, 2009; 2012). Auch im Vergleich zu den landlebenden Vertebraten waren die im Süßwasser lebenden Arten bevorteilt. Während nur 12% der landlebenden Wirbeltiere das Aussterben überlebten, schafften das 90% der Süßwasserfaunen (Sheehan & Fastovsky, 1992). Was die hohe Extinktionsrate unter den Meeresfischen betrifft, so scheint sich diese vor allem auf die Echten Knochenfische (*Teleostei*) im Pelagialbereich zu beziehen. „Primitive“ Haie wurden zwar auch von der Massenextinktion betroffen, jedoch in geringerem Maße (nur sieben der in der Kreide lebenden 41 Familien starben völlig aus, cf. Kriwet & Benton, 2004). In meiner Auffassung ist es den Haien gelungen, die letzte große Massenextinktion an der Kreide/Tertiär-Grenze besser zu überstehen, weil sie anstelle der Schwimmblase über besondere Anpassungen verfügten, die ihnen erlaubten, im Meerwasser den benötigten Auftrieb zu gewährleisten. Dazu gehören vor allen Dingen ihr leichtes Knorpelskelett³¹ und ihre mit Öl (besonders Squalen) gefüllte Leber, die bis zu 30% der Lebendmasse ausmacht. Aufbau des Muskelapparates, tragflächenförmige Brustflossen,

³¹ Knorpel hat eine um rund 40% geringere Dichte als Knochen (ermittelt nach verschiedenen Angaben).

heterozerke Schwanzflosse und die Struktur des externen Schuppenpanzers³² ermöglichen außerdem eine Schwimmtechnik, die energiesparender als diejenige der Knochenfische ist.

Übrigens weisen Stiassny et al. (2004) darauf hin, dass das Knorpelskelett nicht etwa ein primitives Merkmal, sondern eher eine im Zuge der Entwicklung erlangte „Errungenschaft“ ist; denn es gibt genügend Hinweise darauf, dass die gemeinsamen Vorfahren der Knorpel- und Knochenfische, die *Eugnathostomata* (Abb. 11), über ein Knochenskelett verfügten. Wir sehen also, wir haben es mit einer noch älteren Klasse von Fischen zu tun, als es die Quastenflosser sind, die ebenso gut, vielleicht teilweise noch besser an die heutigen Umweltbedingungen angepasst sind als die Echten Knochenfische. Ein anderes Beispiel dafür, dass ein niedrigerer Rang im Stammbaum nicht unbedingt mit Primitivität gleichgesetzt werden sollte, besonders wenn es um Anpassungsfähigkeit geht.

Auch unter den „primitiven“ Strahlenflossern (*Actinopterygii*) gibt es etliche, die den „Flaschenhals“ am Ende des Mesozoikums passiert haben und heute zu den „lebenden Fossilien“ zählen. Dazu gehören, als einzige unter den paraphyletischen Knorpelganoiden, die Vertreter der Ordnung *Acipenseriformes*. Wieso ihnen das gelungen ist, mag an dem Knorpelskelett, größtenteils aber an dem Umstände liegen, dass sie, zumindest seit der Kreide, vorwiegend in Festlandgewässern leben. Ohne noch speziell darauf einzugehen, möchte ich auch den Süßwassercharakter der Flösselhechte (*Polypteridae*), Knochenhechte (*Lepisosteidae*) und Kahlhechte (*Amiidae*) betonen und ihn als Grund dafür ansehen, dass sie es trotz ihrer Primitivität geschafft haben, als „lebende Fossilien“ unsere Zeitgenossen zu werden. Vom Schwestertaxon der Quastenflosser, den Lungenfischen (*Dipnoi*), ganz zu schweigen. In Abb. 11 sind sie fälschlich als von Quastenflossern abstammend dargestellt.

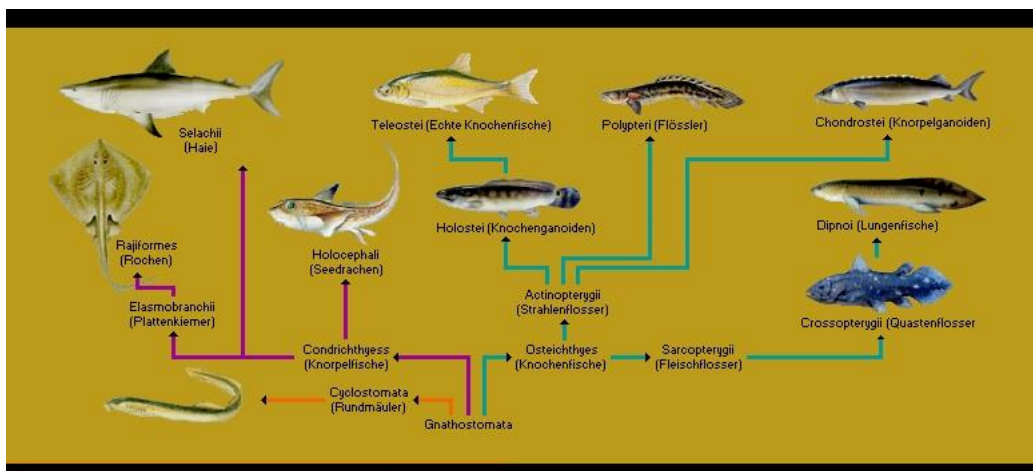


Abb. 11. Vereinfachter Stammbaum der Fische. Quelle: Manfred Bachmann
<http://aquadisk-masuba.de/uploads/pics/System-der-rezenten-Fische.gif>

Wenn wir mal von den Kahlhechten (*Amiidae*) und den Knochenhechten (*Lepisosteidae*) absehen, die zu den Neuflossern (*Neopterygii*) gehören und als nächste Verwandte der evolutionär höher stehenden Echten Knochenfische (*Teleostei*) gelten, ist festzustellen, dass alle übrigen „primitiven“ Fische, ja sogar die noch primitiveren kieferlosen Neunaugen (*Petromyzontidae*) - gleichfalls „lebende Fossilien“ - über elektrische Sensoren verfügen (so

³² Zur Struktur des Schuppenpanzers der Haie ein Auszug aus einer Pressemeldung: „Die Haut des Hais bildet winzige verknöcherte Schuppen, die ihn gegen den enormen Wasserwiderstand blitzschnell auf Tempo bringen. Das Prinzip machen sich nun auch Flugzeugingenieure zunutze.“ (aus „Die Welt“ vom 15.08.2010)

genannte *ampulläre Rezeptoren*), die auf schwache *Kathodenfelder* reagieren (Bemis & Hetherington, 1982; Bodznick & Preston, 1983; Jorgensen, 2005). Weit weniger verbreitet finden sich zwar ampulläre Rezeptoren auch unter den Echten Knochenfischen, hier besonders bei Süßwasserarten, jedoch unterscheiden sich diese von denen der „primitiven“ Fische grundlegend, da sie auf *Anodenfelder* reagieren, weshalb angenommen wird, dass sie sich völlig unabhängig von den ersteren entwickelt haben (Jorgensen, 2005). Ein anderes System von Elektrosensoren, die *tuberösen Rezeptoren*, sind nur den Echten Knochenfischen eigen. Wir wollen uns des Weiteren bloß auf die elektrischen Sensoren der „primitiven“ Fische beschränken. Dabei gehen wir davon aus, es handle sich wahrscheinlich nicht um *homologe Organe*³³, aus welchem Grunde ihre Abwesenheit unter den Echten Knochenfischen nicht auf Rückbildung zurückzuführen sei, wie das beispielsweise Jorgensen (2005) andeutet, wenn er schreibt: „It is [...] enigmatic why many fishes apparently have lost this valuable sense during evolution.“

Es ist außerdem höchst wahrscheinlich, dass die Entwicklung von Elektrosensoren bei den Knorpelfischen, Quastenflossern und primitivsten Strahlenflossern mehr oder weniger parallel zu der Entwicklung verlief, die bei den höher entwickelten Neuflossern (*Neopterygii*) zur „Erfindung“ des *Rete mirabile* führte, eines Geflechts von Kapillaren, das sich in verschiedener Hinsicht für letztere als äußerst bedeutungsvoll erweisen sollte. Fürs erste sollte das sogenannte *choroidale Rete mirabile des Fischauges* den Neuflossern ihre visuellen Leistungen erhöhen (Berenbrink, 2007). Damit erfüllte es im Grunde genommen ähnliche Aufgaben wie die Elektrosensoren der „Primitiven“, nämlich bessere Orientierung im Raum und Ortung von Beute. Die „Erfindung“ des choroidalen *Rete mirabile* erfolgte, nach Berenbrink, der sich dabei auf phylogenetische Daten stützt, vor ca. 250 Ma, entspricht also zeitlich fast genau der größten Massenextinktion der Erdgeschichte. Wir befinden uns hier an einem Wendepunkt der Evolution, an dem neue Herausforderungen an die Überlebenden des Kataklysmus gestellt wurden, die sie, wie im beschriebenen Falle, auf sehr verschiedene Art und Weise zu meistern versuchten. Es geht im Grunde genommen um zwei Typen von Anpassung - oder nach Liem (1990) um „key evolutionary innovations“ -, die möglicherweise durch die vorherige Entwicklung vorgegeben waren und ihrerseits die „Kanäle“ für die weitere Entwicklung der Taxa bestimmten. So ist es denn nicht weiter verwunderlich wenn die Neuflosser nicht über das elektrosensorische „Werkzeug“ der primitiveren Fische verfügen oder wenn letztere kein *Rete mirabile* entwickelt haben.

Interessante neuere Befunde an Haien und Rochen führten zu der Überlegung (Klimley, 1993; Klimley et al., 2002; Klimley et al., 2005), die elektrosensiblen Organe dienen ihnen nicht nur zur Nahorientierung, sondern ermöglichten es ihnen auch ihre Schwimmrichtung über lange Entfernungen hin ohne merkliche Abweichung beibehalten zu können (Abb. 12). In anderen Situationen hat es den Anschein, als ob Knorpelfische sich parallel zu Küstenlinien, die sich außerhalb ihrer Sichtweite befinden, bewegen können. Bezüglich der Unterwassertopographie und des Schwimmverhaltens der Haie machen Klimley et al. (2002) noch folgende Bemerkung:

“Makos and white shark did move offshore along the axis of the La Jolla Canyon as if guided by topography (Fig. 1 [siehe Abb. 12, C.S.]). Furthermore, mako M1 turned from a northwesterly to a southwesterly direction near where the La Jolla Canyon similarly changes direction. It was impossible for these sharks to see the bottom, as they were swimming in the upper 70 m of the water column, well out of the view of the bottom 100-1500 m below”.

³³ Das sind Organe, die bei verschiedenen verwandten Taxa anzutreffen sind und schon bei deren gemeinsamem Vorfahren anwesend waren. Es handelt sich also um ererbte Merkmale.

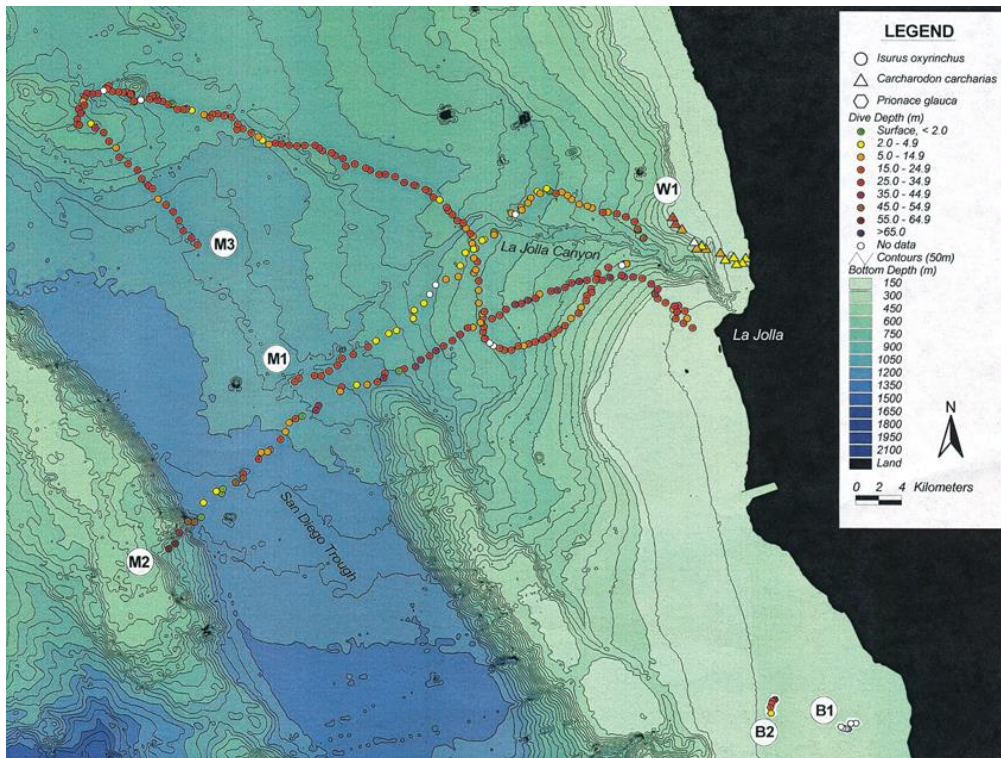


Abb. 12. Schwimmbahnen von Haien in der Umgebung des La-Jolla Canyons vor der kalifornischen Küste (aus Klimley et al., 2002)

Es ist bloß eine Vermutung von Klimley und seinen Mitstreitern, die elektrosensiblen Organe der Haie und Rochen befähigten diese, das Magnetfeld der Erde oder/und magnetische Streifenmuster mit ihren Hochs und Tiefs zu „erfühlen“ und diese zu Orientierungszwecken zu nutzen. Aufgrund der engen Beziehung zwischen (Unterwasser-) Topographie und Schwimmverhalten, wie sie die Autoren beschreiben, scheint es mir jedoch wahrscheinlicher, dass das Schwerfeld auf die Sensoren einwirkt. Dann ist es nur noch ein kleiner Schritt zu dem Gedanken, die Sensoren seien wohl gar in der Lage, einen allmählichen Anstieg der Erdanziehungskraft zu registrieren, ihn mit dem Anstieg des hydrostatischen Drucks in Verbindung zu bringen und *beizeiten* Anpassungen anzupeilen, die den daraus resultierenden Folgen entgegenwirken. Die schon beschriebenen wichtigsten Änderungen waren Rückbildung des knöchernen Skeletts (bei marinen Haien, Quastenflossern und Stören), mehrfache Anpassung der Schwimmblase (bei Quastenflossern) bzw. Synthetisierung von Fetten und Ölen, alles im Bestreben nach einer ständigen Reduzierung der Körperdichte und ihrer Annäherung an die Dichte des umgebenden Mediums. Unter diesem Gesichtspunkt mutet es gar nicht mehr so zufällig an, wenn zum Beispiel die Latimeriiden eine Entwicklungsrichtung verfolgt haben, die von derjenigen der Echten Knochenfische stark abweicht. Denn sie konnten sich auf die Angaben ihrer Rostralorgane stützen, was den Echten Knochenfischen versagt blieb. Dennoch sollten auch diese, wie weiter unten dargelegt, ein System entwickeln, das sie von Druckschwankungen mehr oder weniger unabhängig macht. Nur fand dieser Wandel erst ab der oberen Kreide statt und kam wohl erst im Tertiär zur völligen Entfaltung.

3.3. Entwicklungen bei den Echten Knochenfischen

Bei den Echten Knochenfischen verzeichnen wir auch vielfältige Entwicklungen, die konvergent zu jenen laufen, die bei den primitiven Fischen auf eine Reduzierung der Körperdichte ausgerichtet sind. Sie werden meist als Anpassungen an spezielle Lebensräume oder Umweltbedingungen gedeutet. Abgesehen vom Verschwinden der Schwimmblase bei benthischen Fischarten, das wirklich nur dem Zweck dient, einen positiven Auftrieb zu vermeiden, also den Fisch „schwerer“ und „bodenständiger“ zu machen, ist denn auch in den meisten Fällen die Tendenz der Fische feststellbar „leichter“ zu werden. Nach Storch und Welsch (2009) lassen sich im Fischreich diverse „morphologische Reihen der Rückbildung der Dichte von verschiedenen Körperteilen, zum Beispiel von Schuppen, Skelettmasse und mineralisiertem Gewebe“ erkennen. Diese Tendenz ist so offensichtlich, dass sie schon älteren Autoren aufgefallen ist. So lesen wir bei Heintz (1939):

„Die nächste große Gruppe der Fische, die *Actinopterygii* (Knochenfische) sind auch schon im Devon vertreten. Wir zerlegen sie in drei Gruppen, die die gradweise Reduktion des schweren, aus Ganoidschuppen und Platten bestehenden äußeren Skeletts und die entsprechende Verknöcherung des inneren Skeletts zeigen, ein Vorgang, der sicher dazu beigetragen hat, ein rascheres Schwimmen zu ermöglichen [...]“

Nicht das alleinige Bedürfnis nach rascherer Fortbewegung mag jedoch in der Entwicklung der Fische bestimmend gewesen sein. Die „primitiven“ Haie beispielsweise können es an Geschwindigkeit durchaus mit den schnellsten „modernen“ Knochenfischen aufnehmen. Schon eher ist es vorstellbar, dass ein leichter zu erzielendes Auf und Ab in der Wassersäule über hunderte von Metern beabsichtigt gewesen sein könnte. Für eine solche Bewegung eignet sich die gasgefüllte Schwimmblase offenbar schlecht, weil sie einer schnellen Anpassung an sich rasch ändernde Druckverhältnisse, wie sie beim Auf- und Abtauchen auftreten, nicht gewachsen ist. Dieser Anforderung wird aber, wie schon gezeigt, *Latimeria* durch Aufgabe der Schwimmblase, durch die Fettanreicherung in den Geweben und die Reduzierung des Knochenskeletts gerecht. Das gleiche gilt aber auch für einige Arten der Laternenfische (*Myctophidae*) aus der Ordnung *Myctophiformes* (Butler & Percy, 1972; Khanna & Yadav, 2004). Sie halten sich tagsüber im Mesopelagial (200-1000 m Tiefe) auf, steigen aber während der Nacht zwecks Nahrungsaufnahme bis in 10-100 Meter Tiefe auf, bewältigen also täglich zweimal Höhenunterschiede von bis zu 500 Metern. Ihre Larven haben zwar noch eine Schwimmblase, die sich aber im Erwachsenenalter zurückbildet oder mit Lipiden auffüllt. Khanna & Yadav (2004) schreiben dazu:

“On the whole, the evidence is that lipid storage for static lift is a secondary phenomenon in myctophids, and that the most ‘advanced’ species in the family are those which have abandoned gas altogether as adults; it is interesting that amongst the family there are fishes showing all stages in this changeover adapted to different lifestyles”.

Tatsächlich hatten Butler & Percy (1972) festgestellt, dass die Arten umso größere Höhenunterschiede bewältigen, je mehr sich ihre Schwimmblase zurückgebildet hat beziehungsweise von Lipiden aufgefüllt ist.

Ähnliche Verhältnisse kann man auch unter den Borstenmäulern (*Gonostoma*) der Ordnung *Stomiiformes* (Denton & Marshall, 1958) und den Antarktischen (*Nototheniidae*) antreffen. Innerhalb letzterer Familie, die zu der Ordnung der Barschartigen (*Perciformes*) gehört, lässt sich die gleiche evolutionäre Linie hin zur sukzessiven Reduzierung der Körperdichte verfolgen. Im Extremfall wird „Schwereelosigkeit“ erreicht, wie das bei *Dissostichus mawsoni*, *Pleuragramma antarcticum* und *Aethotaxis mitopteryx* der Fall ist (Eastman, 1985).

Oft wird neutraler Auftrieb vor allem durch „Verwässerung“ der Muskeln und Rückbildung von Skelett und Flossen erzielt, wie zum Beispiel bei vielen Anglerfischen (Ordnung *Lophiiformes*) oder bei den Pelikanaalartigen (Ordnung *Saccopharyngiformes*) (Abb. 13 und 14). Nach Dyson (2003) bestehen diese Fischarten zu 94-95% aus Wasser, erreichen also knapp den „Wassergehalt“ der Quallen. Natürlich geht die Rückbildung von Skelett, Flossen und Muskeln auf Kosten der Antriebskraft. Viele dieser Raubfische schweben demgemäß fast regungslos im Wasser oder lassen sich von der Strömung treiben. Denton & Marshall (1958) haben für sie einen äußerst treffenden Ausdruck gefunden: Sie nennen sie „floating traps“, also schwebende Fallen. Sie verfügen meist über raffinierte Leuchtorgane, die Anglerfische zusätzlich noch über so genannte Köder, um der herbeigelockten Beute aus der Lauerstellung heraus durch kurze, blitzschnelle Bewegungen habhaft zu werden.



Abb. 13. Der Anglerfisch *Antennarius striatus*. Über seinem Kopf schwebt der rosarote Köder an der „Angel“.
(aus: NOAA's Fisheries Collection
<http://www.photolib.noaa.gov/htmls/fish4088.htm>)

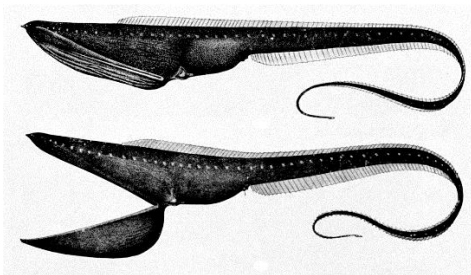


Abb. 14. *Eurypharynx pelecyanoides*, der Pelikanaal, der bis in Tiefen von 7500 m angetroffen wird. Bild unten, mit weit geöffnetem Maul.
(Gemeinfrei;
<https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=634435>)

Es sind dies nur einige Beispiele, die verdeutlichen sollen: auch unter Echten Knochenfischen ist die Tendenz zur Dichtereduzierung häufig anzutreffen, wobei es zweifelsohne um eine Konvergenzerscheinung geht. Besonders meso- und bathypelagische Fische lassen diese Entwicklung erkennen. Ein offensichtlicher Grund dafür ist eine bessere Anpassung an schnell sich ändernden hydrostatischen Druck, wie ihn die tägliche Bewältigung einiger hundert Meter Wassersäule voraussetzt (Beispiel: Laternenfische). Aber auch sonst sprechen die Tatsachen dafür, dass in großen Tiefen Fettgewebe, „wässerige“ Muskeln und schwach verknöcherte Skelette den Fischen mehr Sicherheit und besseren Auftrieb verleihen als die Schwimmblase (Beispiel: Anglerfische). Blaxter (1980) kommt daher zu der Schlussfolgerung, die Schwimmblase sei bloß in oberflächennahen Wasserschichten die stoffwechselfähigere Variante zur Erzeugung von Auftrieb. Dafür spricht auch der Umstand, dass die Süßwasserfische mit Ausnahme einiger weniger Bodenfischarten (z. B. Groppe, Mühlkoppe, Streber) über eine Schwimmblase verfügen und es keine Ansätze zu deren Reduzierung oder Umfunktionierung gibt.

Die Frage stellt sich nun aber, ob es unter den Echten Knochenfischen (*Teleostei*), wie bei den Quastenflossern, mögliche Anzeichen für ein stetes Anwachsen des hydrostatischen Drucks

während geologischer Zeiträume gibt. Dazu müssen wir uns vergegenwärtigen, dass die Schwimmblase der Knochenfische auch eine Entwicklung durchgemacht hat. Bei den primitiveren Echten Knochenfischen, wie beispielsweise den *Clupeomorpha* und *Ostariophysii*³⁴, ist die Schwimmblase noch durch einen Gang, den *Ductus pneumaticus*, mit dem Darm verbunden, über den die Fische die Blase entsprechend dem herrschenden Wasserdruck auffüllen oder entleeren können. Das sind die *Physostomen* (Abb.15 A). Die höher entwickelten Echten Knochenfische, und darunter insbesondere die *Acanthomorpha*, haben im Larvenstadium zwar noch diesen Verbindungskanal, der aber im Erwachsenenstadium verkümmert oder ganz verschwindet. Bei diesen Fischen, den *Physoclisten* (Abb. 15 B), erfolgt die Füllung/Leerung der geschlossenen Blase über die Blutgefäße, die das Gas in gelöster Form transportieren. Dabei kommt dem kapillaren „Wundernetz“ der Schwimmblase, dem *Rete mirabile*, eine entscheidende Rolle zu (Dyson 2003; Berenbrink, 2007). Man rätselt bis heute darüber welches der eigentliche Vorteil der physoclisten Schwimmblase ist. Es herrscht mitunter die Ansicht, die Physoclisten hätten sich dadurch die „dritte Dimension“ erschlossen. So hat, nach Liem (1990), diese Schlüsselinnovation die Fische dazu befähigt, „einen neuen Lebensmodus“ anzunehmen, nämlich:

„... to move up and down at neutral buoyancy without surfacing to adjust volume in their swim bladders [...] Equipped with these [...] KEIs³⁵ [...], fishes engage in extensive daily vertical migrations.“

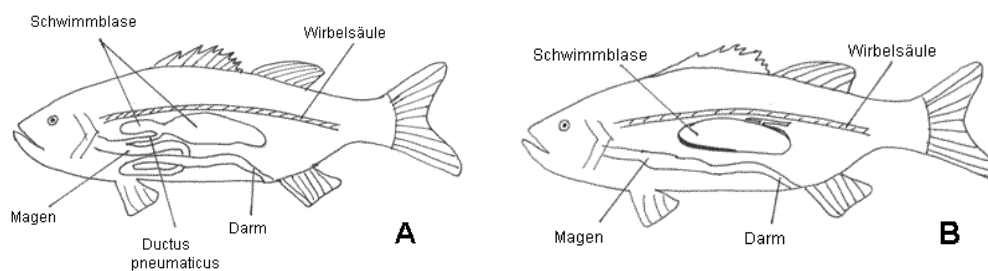


Abb. 15 A. Physostome und **B.** physocliste Schwimmblase (aus www.bio.davidson.edu/)

Mit anderen Worten, der Vorteil der Physoclisten gegenüber den Physostomen besteht darin, dass die Anpassung des Drucks innerhalb der Schwimmblase zum Zweck des neutralen Auftriebs direkt über die Blutbahn „automatisch“ und nicht „mechanisch“, also durch Schlucken oder Auspusten von Luft erfolgt. Physostomen müssen, um ihre Schwimmblase aufzufüllen, an die Oberfläche des Wassers und können nicht allzu tief tauchen. Die Physoclisten, so die Meinung von Liem, hätten dieses Problem nicht, sie seien befähigt, im Wasser *auf und ab* zu schwimmen, ohne an eine bestimmte Wasserschicht gebunden zu sein. Andere Autoren wie zum Beispiel Hildebrand & Goslow (2004) oder Storch & Welsch (2009) schreiben, es handle sich bei den physostomen Fischen „oft um ursprüngliche Süßwasserformen“, wohingegen die Physoclisten „oft spezialisierte marine Formen“ sind. Doch diese Verallgemeinerungen sind irreführend, besonders da das Umstandswort „oft“ leicht übersehen wird. Es gibt viele Physoclisten auch unter den Süßwasserfischen, wie zum Beispiel die Echten Barsche (*Percidae*) oder die Stichlinge (*Gasterosteidae*), wengleich der

³⁴ Einen Stammbaum der *Teleostei* vor Augen zu haben, ist nützlich (siehe Abb.16), wengleich es hier noch Meinungsverschiedenheiten gibt (siehe Text).

³⁵ [KEI=key evolutionary innovation, C.S.]

„ursprünglichere“ physostome Typ hier wohl häufiger vertreten ist (z.B. Karpfen, *Cyprinidae*; Welse, *Siluridae*).

Irrig ist vor allem die Meinung, Physoclisten vermögen es, Höhenunterschiede im Zustand des neutralen Auftriebs zu bewältigen, wie das Liem (1990) suggeriert. Zumindest für geringe Wassertiefen ist erwiesen, dass Physostomen den Druckausgleich schneller vollziehen können als Physoclisten. Denn die „automatische“ Anpassung hinkt der Schwimmbewegung stark hinterher: „Volume changes are checked by an interplay between removal and deposition of gas. However, these processes are slow as compared to the movements of the fish [...]“ (Steen, 1970). Und weiter:

„Die Dichteänderung und damit auch der Auftrieb des Fisches, der aus der Aktivität seiner Schwimmlase resultiert, ist nicht schnell genug, um dafür benutzt zu werden, vom weniger dichten Oberflächenwasser zum dichteren tieferen Wasser abzutauchen (oder umgekehrt). Sobald aber der Fisch seine Tauchtiefe durch Schwimmen erreicht hat, kann er diese mit Hilfe der Schwimmlase beibehalten.“ (Hildebrand & Goslow, 2004)

Wir haben weiter oben ein paar Anpassungen kennengelernt, die es den Knochenfischen erlauben, sich mit der ihnen eigenen Geschwindigkeit in der Wassersäule auf und ab zu bewegen. Die luftgefüllte Schwimmlase der Physoclisten scheint dafür eher ungeeignet zu sein. Dagegen hat der Ersatz des Gases durch leichte Lipide die Fische dazu befähigt, täglich Höhenunterschiede von mehreren hundert Metern zu meistern, wie am Beispiel der Myctophiden aufgezeigt. Selbst die völlige Rückbildung der Schwimmlase, wie sie die Schnellschwimmer aufweisen, ist eine geeignetere Anpassung, um Höhenunterschiede im Wasser zu bewältigen. Und schließlich sind die Physostomen in geringen Wassertiefen auch besser darauf eingestellt. So bleibt den Physoclisten tatsächlich nur ein bestimmter Höhenbereich³⁶ übrig, den sie zwar nach unten, nicht aber nach oben überschreiten dürfen, ohne ernsthafte Probleme zu bekommen. Denn die Adaptation an den jeweiligen Wasserdruck über den durch das Kapillarnetz in die/aus der Schwimmlase transportierten Sauerstoff währt zu lange im Vergleich zur Schwimmgeschwindigkeit. So wurde in den letzten Jahren denn auch der Beweis erbracht, dass physocliste Fische wie der Kabeljau (*Gadus morhua*) oder der Köhler (*Pollachius virens*), beides Vertreter der Familie der Dorsche (*Gadidae*), die meiste Zeit einen negativen Auftrieb haben, den sie durch Schwimmen wettmachen müssen (Armannsson & Jónsson, 2012). Damit sind sie also nicht viel besser dran als die Schnellschwimmer ohne Schwimmlase, und man fragt sich, wozu ihnen dieses Organ – „particularly inconvenient for active fishes which change depth rapidly“ (Steen, 1970) - wohl nutzt. Deshalb können Helfman et al. (2009) wohl zu Recht darüber schreiben:

„This structure is often referred to as the <swim bladder>, but it has nothing to do with generating propulsive forces for the act of swimming [...] several groups of teleosts find it *more adaptive* [meine Hervorhebung, C.S.] to have greatly reduced gas bladders, if they have one at all.“

Weitere Beispiele zum Dilemma der Ichthyologen bezüglich der „Erfindung“ der physoclisten Schwimmlase könnten beliebig angeführt werden, ich will es aber bei den folgenden Zitaten belassen, die dem Aufsatz von Dyson (2003) entnommen sind und die besonders klar dieses Dilemma zum Ausdruck bringen:

„It is not known why the open duct to the oesophagus has been abandoned in the great majority of the advanced teleosts [...] Presumably there are greater advantages in sealing off the swim bladder since

³⁶ der so genannte freie vertikale Bereich (= *free vertical range*, *FRV*)

the great majority of fish have this arrangement, but we *have no idea what these may be!*" [meine Hervorhebung, C.S.].

„If the reader is still pondering why it is that the swim bladder of fish undertaking vertical migrations are not designed like that of the eel or herring [typische Beispiele für physostome Fische, C.S.], i.e. with the possibility of rapid loss of gas on ascent as a safety measure against being swept to the surface, you may feel encouraged to know that so too are all fish physiologists who have considered the matter.“

Eine besondere Stellung unter den Echten Knochenfischen nehmen die, wohl zu Unrecht als primitiv eingestuft, Aale ein, da sie ihren Ductus beibehalten haben und also zu den Physostomen gehören, zusätzlich aber auch über ein Rete mirabile der Schwimmblase verfügen. Mehr noch, das Rete mirabile verlängert sich während der Metamorphose vom juvenilen, seichte Gewässer bewohnenden Gelbaal zum marinen Blank- oder Silberaal und seine Kapillaren vergrößern dabei ihren Durchschnitt (Kleckner & Krueger, 1981). Dadurch wird der Blankaal in die Lage versetzt, die der Schwimmblase zugeführte Gasmenge um das Fünffache zu erhöhen. Parallel dazu verdickt sich die aus *Guanin* bestehende Schwimmblasenwand (Kleckner, 1980). Beim europäischen Aal (*Anguilla anguilla*) beispielsweise geschieht diese Umwandlung als Vorbereitung auf die lange Reise, die ihn über rund 6000 km von den Mündungen der europäischen Flüsse bis zu seinen Laichplätzen in der Sargassosee führt. Nun hat jedoch Kleckner (1980) Berechnungen angestellt, denen zufolge das Volumen der Schwimmblase trotz dieser Anpassungen nur bis in eine Tiefe von 150 Metern beibehalten werden kann. Man weiß jedoch, dass die Aale ihre Wanderung im Mesopelagial, also meist unterhalb von 200 Metern durchführen und dass sie in der Abenddämmerung die geringeren Tiefen aufsuchen (im Mittel: 282 ± 138 m), während sie bei Tagesanbruch steil nach unten bis in Tiefen von 700 Metern und mehr abtauchen (im Mittel: 564 ± 125 m; Tiefendaten nach Aarestrup et al., 2009). Das heißt also, sie werden täglich mit Höhenunterschieden von 500 Metern und mehr³⁷ und den entsprechenden Druckgradienten konfrontiert, denen, wie ich schon weiter oben bemerkte, eine Schwimmblase, sei sie nun physostom, physoclist oder, wie eben beim Aal, „gemischt“, kaum gewachsen sein sollte. Wiederum müssen wir uns die Frage stellen, was denn der Zweck dieser Schwimmblase eigentlich ist, denn es gibt gute Gründe, anzunehmen, sie spiele auch für den Aal als Anpassung an täglich sich ändernden hydrostatischen Druck bloß eine sekundäre Rolle. Es ist allerdings festzustellen, dass, zum Unterschied von den schon öfters erwähnten Myctophiden, die vollkommen auf ihre Schwimmblase verzichtet oder sie mit Lipiden aufgefüllt haben, nicht bloß Aale, sondern auch viele bathypelagische Fischarten ihre Schwimmblase funktionsfähig erhalten haben. Bei letzteren kommt den Lipiden eine entscheidende Rolle zu. Nach Pelster (2009) haben meso- und bathypelagische Fische völlig unterschiedliche Strategien entwickelt, um Lipide in ihren Schwimmblasen zu speichern. Mesopelagische Fische wie die Myctophiden lagern vor allem Wachsester extrazellulär in ihren Schwimmblasen an. Dazu Pelster (2009):

„Regressed, fat-invested swim bladders appear to be quite common among midwater fishes which show extended vertical migrations that are difficult to perform in a status of neutral buoyancy, if a gas-filled swim bladder is present.“

Die Schwimmblasen der bathypelagischen Fische hingegen sind mit einem Gewebe ausgepolstert, an dessen Aufbau zu etwa gleichen Teilen *Cholesterin* und *Phospholipide* beteiligt sind (Phleger & Benson, 1971; Patton & Thomas, 1971). Die Struktur dieses

³⁷ Aale wurden auch schon in Tiefen von 2000 m gesichtet.

Gebildes ist diejenige einer mehrschichtigen Doppellipidmembran (Phleger & Holtz, 1973). Nach Wittenberg et al. (1980) kommt dieser Membran eine wichtige Rolle beim Aufbau einer *druckresistenten Schwimmblase* zu, die auch unter den erhöhten Drücken der Tiefsee einen neutralen Auftrieb gestatten würde.

Bei den Aalen findet während der Metamorphose vom Gelbaal zum Blankaal eine Umstellung in der Struktur der Doppellipidschicht der Membranen statt, indem ungesättigte Lipide zunehmend die gesättigten ersetzen. Dadurch wird vor allen Dingen die Fluidität der Membranen und somit ihr einwandfreies Funktionieren auch unter erhöhten Drücken gewährleistet (Vettier et al., 2006; Sébert et al., 2009; Righton et al., 2013).³⁸. Es ist nicht auszuschließen, dass, ähnlich wie bei den bathypelagischen Fischen, auch bei Aalen ein neutraler Auftrieb durch Auspolsterung der Schwimmblase erreicht wird. Da man aber bislang noch keinen erwachsenen Aal in der Sargassosee aufgegriffen hat, bleibt das vorläufig eine Hypothese.

Aale gehören zur Ordnung der *Anguilliformes*, und zusammen mit den Ordnungen der *Elopiformes*, *Albuliformes* und *Saccopharyngiformes* bilden sie die hauptsächlich aus Meeresfischen bestehende Gruppe oder Kohorte der *Elopomorpha*. Alle haben sie das besondere Larvenstadium gemeinsam. Es handelt sich um die so genannten *Leptocephalus-Larven*, die anfangs als eigene Fischgattung angesehen wurden und auch heute noch als ein Mysterium der Wissenschaft gelten. Sie zeichnen sich durch einen langen, seitlich stark abgeflachten, fast völlig durchsichtigen Körper und meist größere Ausmaße als ihre erwachsenen Artgenossen aus. Der Körper besteht aus einer gallertartigen Masse, an der größtenteils *Glycosaminoglycane* (GAG) beteiligt sind. Diese Masse wird von einer dünnen Muskelfibrille umhüllt. Die Larven leben in den obersten Wasserschichten der Ozeane weltweit und sind oft ein Bestandteil des Zooplanktons. Tsukamoto et al. (2009) haben eine Untersuchung durchgeführt, bei der es darum ging, die Dichte verschiedener Lebewesen innerhalb des Zooplanktons zu bestimmen. Es wurde festgestellt, dass die Dichte der 25 untersuchten Arten von Wirbellosen zwischen 1,020 und 1,425 g/cm³ liegt, während die sieben in die Untersuchung einbezogenen Arten von *Leptocephalus-Larven* eine Dichte von 1,028-1,043 g/cm³ aufweisen. Damit liegen sie nahezu gleichauf mit den anderen gelatinehaltigen Tieren innerhalb des Zooplanktons (Quallen, Rippenquallen, Salpen und Pfeilwürmer). Zur Erinnerung: die Dichte des Meerwassers liegt bei 1,026-1,030 g/cm³. Folglich verfügen die *Leptocephalus-Larven*, genau wie die Quallen, über einen neutralen Auftrieb, sind also gleich gut an das Medium Meerwasser angepasst. Dank dieses Merkmals unterscheiden sie sich grundlegend von allen anderen Fischlarven, die zwecks Auftrieb mit einer Schwimmblase versehen sind. Allerdings konnten Tsukamoto & Okiyama (1997) aufzeigen, dass die *Leptocephalus-Larven* der *Elopiformes* und *Albuliformes* einige Ähnlichkeit mit den Schwimmblase führenden Larven der Heringsartigen (*Clupeiformes*) haben und gewissermaßen eine Zwischenstufe in der Entwicklung von der sogenannten „Whitebait“-Larve der Heringsartigen zur voll entwickelten *Leptocephalus-Larve* der Aalartigen (*Anguilliformes*) darstellen könnten. Diese Sicht hat sich aber nicht durchsetzen können, da in fast allen Kladogrammen die *Elopomorpha* tiefer eingestuft und somit als „primitiver“ betrachtet werden als die Heringsartigen (*Clupeiformes*) (siehe z. B. Gill & Mooi, 2002; Stiassny et al., 2004; Nelson, 2006; De Vaney, 2008; Miya et al., 2010). Arratia (2000, und die hierin zitierte Literatur) geht noch weiter, indem sie die *Elopomorpha* anhand von Fossildaten primitiver noch als die Knochenzünglerähnlichen (*Osteoglossomorpha*)

³⁸ Die Veränderbarkeit der Zusammensetzung der Lipiddoppelschicht der Zellmembran in Abhängigkeit von variablen physikalischen Einflüssen mit dem Ziel, die Membranfluidität zu erhalten, wurde unter anderem beim Bakterium *Escherichia coli* nachgewiesen und als homeoviskose Adaptation beschrieben (Sinensky, 1974).

betrachtet (siehe z.B. Abb. 16). Dieser Sichtweise schließen sich auch die neuesten Autoren an (Alfaro et al., 2009; Santini et al., 2009; Wiley & Johnson, 2010; Nakatani et al., 2011). Doch das bedeutet noch nicht, die Systematik der Fische stehe schon unumstößlich fest.

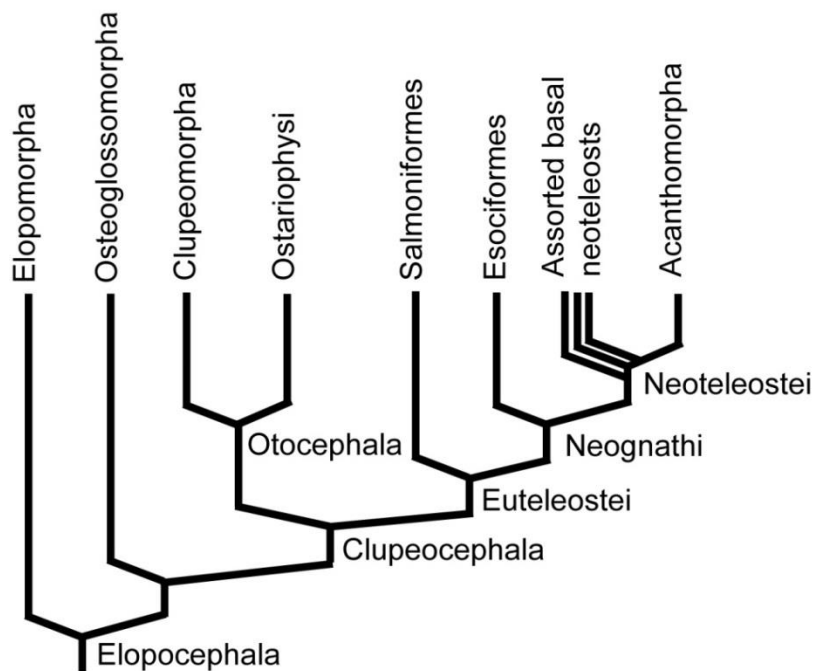


Abb. 16. Stammbaum der Echten Knochenfische (*Teleostei*). Obgleich einiges dafür spricht, dass die *Elopomorpha* ein Larvenstadium aufweisen, das sich durch die Weiterentwicklung desjenigen einiger *Clupeomorpha* (u. zw. der Heringsartigen) gebildet hat, werden erstere tiefer im Stammbaum positioniert. Aus: <https://www.geol.umd.edu/~jmerck/geol431/images/teleostei2.jpg>

Marshall (1960) hat anhand seiner eingehenden Studien an Schwimmblasen bathypelagischer Fische die Vermutung geäußert, die physoclisten Schwimmblasen entwickelten sich möglicherweise *unabhängig voneinander* in verschiedenen Stammgruppen, was bedeuten würde, dass wir es mit einer konvergenten Evolution zu tun haben. Das Ziel der verschiedenen Gruppen könnte gewesen sein, sich die Tiefsee zu erschließen. Da aber das Nahrungsangebot hier äußerst gering ist, scheint es eher so zu sein, dass bestimmte Gruppen in die Tiefsee *abgedrängt* wurden, wo sie sich entsprechend anpassen mussten. Dazu verhalf auch eine physocliste Schwimmblase, die, wie aufgezeigt, nicht viel taugt, um schnell große Höhenunterschiede zu bewältigen, aber durchaus ausreicht, um einen Fisch an seinen freien vertikalen Lebensbereich anzupassen. So sind es, nach gängiger Systematik, nicht nur die „modernen“ *Neoteleostei*, die über eine physocliste Schwimmblase verfügen, wie das unter Umständen verallgemeinernd dargestellt wird, sondern auch Vertreter der „primitiveren“ *Protacanthopterygii* wie die Goldlachsartigen (*Argentiniiformes*) (Fänge, 1958; Marshall, 1960) oder aber die zu den „ganz primitiven“ *Elopomorpha* gerechneten *Notacanthiformes* (Marshall, 1962)³⁹.

Nach Marshall haben sich die in der Tiefsee lebenden physoclisten Goldlachsartigen (*Argentiniiformes*) von den physostomen Lachsartigen (*Salmoniformes*) abgesondert, die, wie bekannt, Festlandgewässer und küstennahe Meeresbereiche bewohnen. Der mögliche Grund für die Evolution zur physoclisten Schwimmblase könnte, anhand dieses Beispiels, das Abdrängen verschiedener Gruppen von Fischen in tiefe ozeanische Bereiche gewesen sein. Marshall (1960) erklärt das folgendermaßen:

³⁹ Betrachtet man jedoch auch die *Leptocephalus*-Larven als Konvergenzerscheinung, dürfte das die heute akzeptierte Systematik der Fische recht arg durcheinanderbringen.

„Considering only marine teleosts, it looks as though some of the groups, that evolved during the early ‘explosive’ radiations of the soft-rayed and spiny-rayed teleosts, were ‘edged out’ from the more productive shelf-waters into the deeper, less favourable waters of the ocean.”

Marshall schränkt seine Betrachtung mit Vorbedacht auf die marinen Knochenfische ein. Denn er weiß ganz genau, dass es auch unter den Süßwasserfischen zahlreiche Physoclisten gibt, für die diese Erklärung nicht in Frage kommt. So sind die am höchsten entwickelten *Acanthomorpha*, die gleichermaßen im Meer und in den Festlandgewässern leben, *alle* Physoclisten, sofern sie sich die Schwimmblase überhaupt erhalten haben. Das kann aber nur bedeuten, die physocliste Schwimmblase habe sich unabhängig vom Vordringen der Fische in bathyale Bereiche entwickelt. Dieses wurde von ihr im besten Fall begünstigt. Der eigentliche Grund für ihr erstmaliges Auftreten könnte auch hier das stete Ansteigen der Erdanziehungskraft und mit ihr des hydrostatischen Drucks gewesen sein. Damit im Einklang wäre das Faktum, dass die physocliste Schwimmblase nicht zum Wettmachen von schnellen, während des auf- und abwärts gerichteten Schwimmens eintretenden Druckänderungen taugt. Dafür aber scheint sie äußerst geeignet zu sein, langsame, sich über geologische Zeiträume vollziehende Druckänderungen zu kompensieren. Somit wäre sie nichts anderes als ein „erstbesten“, weniger gelungener Versuch zur Druckanpassung, also ein Gegenstück zu der fettgefüllten „Schwimmblase“ des Quastenflossers *Latimeria*. Ihr mutmaßliches Erscheinen während der oberen Kreide oder im frühen Tertiär fiel auch zeitlich mit dem erstmaligen Auftreten der fettgefüllten „Schwimmblase“ zusammen. Auch die Entwicklung von der Whitebait-Larve zur *Leptocephalus*-Larve könnte als Anpassung an einen sich ständig erhöhenden hydrostatischen Druck gedeutet werden und infolgedessen eine Tendenz widerspiegeln, die die *Cnidaria* schon während des Kambriums vorgegeben hatten⁴⁰.

3.4. Das ERR-Modell

Wenn man die Entwicklungen innerhalb des Forschungsgebietes der Kladistik der Knochenfische verfolgt, ist nicht zu übersehen, dass bis auf den heutigen Tag viele Zusammenhänge und Zuweisungen zum Teil noch heftig umstritten sind und dauernd hinterfragt werden. Als Geowissenschaftler stoße ich mich vor allem an den Aussagen molekulargenetischer Analysen, die viele Ordnungen der heute lebenden Knochenfische zeitlich bis tief in die Trias oder ins untere Jura zurückführen, obgleich erste sichere Fossilfunde nur seit der Kreide oder dem Paläogen bestehen (siehe z. B. das Kladogramm in Abb. 9 bei Miya et al., 2010). Im Falle der *Otophysi*, einer Fischgruppe, die unter anderen die Karpfen- und Welsartigen (*Cypriniformes* und *Siluriformes*) umfasst, besteht beispielsweise laut Nakatani et al. (2011) ein Zeitunterschied von über 100 Ma zwischen molekulargenetisch errechneter Divergenzzeit und dem ersten Auftreten als Fossilien. Dem Fossilbericht Rechnung tragend, jedoch immer noch relativ hohe Divergenzalter geben Alfaro et al. (2009) und Santini et al. (2009) an. In anderer Hinsicht konnte ich feststellen, dass sich die natürliche Abfolge, die mit einem Faunenschnitt im Zusammenhang steht, nämlich *Massenextinktion* – „biotisches Vakuum“ - *Radiation* in den Kladogrammen, die ich bisher zu Gesicht bekommen habe, kaum wiederfindet, obgleich diese Abfolge klar vom Fossilbestand widerspiegelt wird. Besonders fragwürdig finde ich unter diesem Gesichtspunkt Kladogramme wie diejenigen von Miya et al. (2010) oder Nakatani et al. (2011), angesichts derer der Eindruck erweckt wird, die Massenextinktion am Ende der Kreidezeit habe, zumindest auf Ordnungsniveau, so gut wie keinen Einfluss auf die Fischfaunen gehabt. Dieser Einschnitt kann jedoch nicht bestritten werden, wie das Friedman (2009; 2012) eindrücklich beweist. Nach Schwarzthans

⁴⁰ Siehe das Kapitel über die kambrische Explosion

(1996) finden sich nur 25% der im Maastricht Bayerns beschriebenen Taxa im Paläozän wieder. Speziell während des Daniums, der tiefsten Stufe des Paläozäns (65,5-61,1 Ma), hat auch innerhalb der Fischfauna ein „biotisches Vakuum“ bestanden, wie der Fossilbefund bestätigt (Sepkoski, 2002). Erst allmählich erholten sich die Fischbestände wieder, worauf eine Radiation großen Ausmaßes im Thanetium und Ypressium, also Ende des Paläozäns/Anfang des Eozäns einsetzte. Ganz unabhängig davon, welches die extrinsischen Umstände waren, die einen Faunenschnitt auslösten, ist also davon auszugehen, dass in der Folge einer Massenextinktion die überlebenden Taxa eine „Recovery-Zeit“ durchlaufen, in der die Artbildung auf ein Minimum schrumpft. Dieses Modell, das ich ERR-Modell nennen will (**Extinction-Recovery-Radiation**), möchte ich anhand der Evolutionslinien einiger ausgewählter Fischordnungen⁴¹ während der Zeitspanne 112-55 Ma (Apt/Alb - Paläozän/Eozän) kurz erläutern.

EXKURS

Kladistik

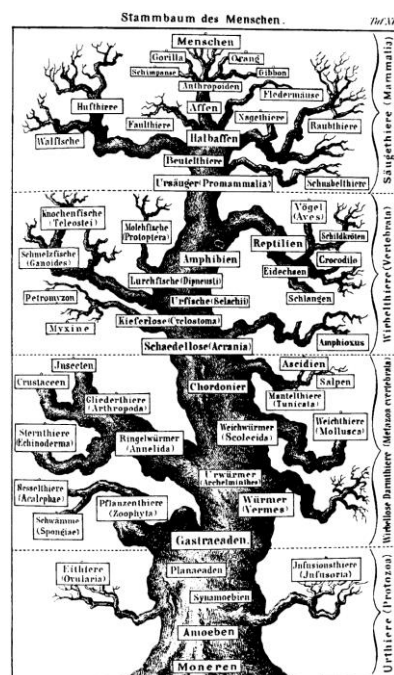
Nach Wikipedia ist die Kladistik „eine Methode der biologischen Systematik innerhalb der Evolutionsbiologie. Sie wurde von dem deutschen Zoologen HENNIG in den 1950er Jahren in ihren Grundzügen umrissen ...“. Die Kladistik versucht die phylogenetischen Beziehungen zwischen Organismengruppen anhand von Kladogrammen darzustellen.

Der „klassische“ Stammbaum HAECKELS (Bild) ist darauf ausgerichtet, die Evolution der Biosphäre von „primären“ oder „primitiven“ Lebensformen zu immer höher entwickelten zu veranschaulichen. Demgegenüber zeichnen sich Kladogramme dadurch aus, dass sie alle heute lebenden Organismen als „evolutive Cousins“ (Omland et al., 2008) betrachten und Attribute wie „primitiv“ oder „hoch

entwickelt“, entsprechend einer „biological correctness“, vermeiden. Es ist ein molekulargenetischer Ansatz, welcher die Sicht von den Formen der Gegenwart, die alle untereinander verwettet sind, auf die Formen der Vergangenheit projiziert, zum Unterschied vom erdgeschichtlichen Ansatz, bei dem die Entwicklung von unten nach oben, parallel zur Erdentwicklung, im Vordergrund steht.

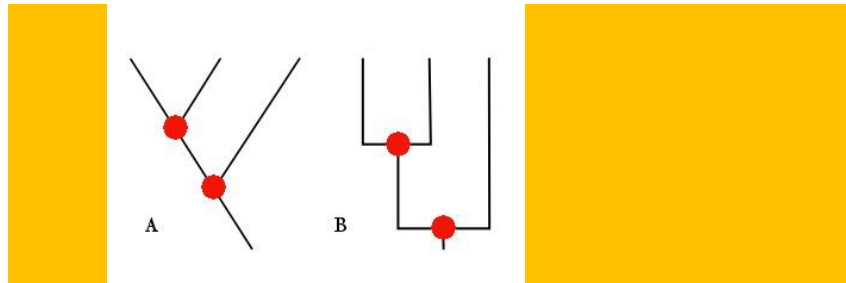
Kladogramme gehen von gewissen Knoten aus – das könnten Zeitpunkte sein, zu denen eine Population zu divergieren beginnt.

Divergenz bedeutet in der Biologie die Tendenz oder den Prozess, in dessen Folge eine Gruppe von Individuen mit einem gemeinsamen Vorfahren sich als Antwort auf die Änderung der Umweltfaktoren teilt und in zwei (oder mehrere) Richtungen weiterentwickelt. Wenn wir also davon ausgehen, dass wir es mit Individuen einer Art zu tun haben, resultieren infolge Divergenz wenigstens zwei neue Arten auf Kosten der alten. Die Änderung der Umweltfaktoren geschieht entweder in dem Raume, in welchem die ursprüngliche Population lebte, oder aber sie ergibt sich dadurch, dass eine



⁴¹ Der Schwerpunkt wird dabei auf die beiden Ordnungen *Beryciformes* und *Polymixiiformes* sowie auf die von ihnen abgezweigten Großtaxa der *Percomorpha* und *Paracanthopterygii* gelegt werden.

oder mehrere Teilpopulationen auswandern und in fremde Gebiete gelangen, in welchen andere Umweltbedingungen vorherrschen. So weit das Modell der Kladistik. Veranschaulicht werden Kladogramme (siehe auch Abb. 16 und 17) auf zwei verschiedene Arten, wie in der folgenden Graphik dargestellt (die roten Punkte stellen die Knoten dar, an denen die meist dichotome Verzweigung stattfindet):



Obgleich man vom einfachen Betrachten her schlussfolgern könnte, die erste Darstellung (A) ließe die Option offen, die beiden Knotenpunkte an zwei verschiedenen Stellen (Zeitpunkten) ein und derselben Population (durch die schräge lange Gerade dargestellt) zu sehen, ist dem nicht so. Denn gemäß den Voraussetzungen der Kladistik sind die Darstellungen A und B hinsichtlich ihrer Aussage identisch.

Gegen diese Sicht der Dinge hat der entwicklungsgeschichtliche Standpunkt ernst zu nehmende Einwände vorzubringen. Die innewohnenden Voraussetzungen des Modells, die ich als anfechtbar erachte, sind folgende:

1. Die dichotome Zweiteilung impliziert, dass die Gruppe oder Population (Art, Gattung), die als Vorfahr der resultierenden Populationen angesehen wird, ab dem Zeitpunkt, den der Knoten darstellt, praktisch aufhört zu existieren beziehungsweise in einer anderen aufgeht.
2. Meist wird überhaupt kein Vorfahr bestimmt, obwohl es zumindest Hinweise gibt, welchem Taxon er angehört haben könnte.
3. Gesetzt den Fall, eine Teilpopulation verlässt den gemeinsam bewohnten Raum, gilt die Änderung der Umweltfaktoren bloß für sie, nicht aber für die zurückbleibende Population. Schon aus diesem Grunde besteht kein Anlass zu der Annahme, letztere gebe es ab dem Knotenpunkt nicht mehr. Sie wird sich zwar weiterhin verändern, die meisten Grundmerkmale bleiben ihr jedoch erhalten, und es können sich nachträglich wieder neue Teilpopulationen von ihr lostrennen.
4. Sogar Umweltkatastrophen, die Massenextinktionen auslösen, kann eine „Vorfahren“-Population überleben, nicht bevor sie durch erhöhte Variabilität mehreren neuen Populationen zur Existenz verholfen hat. Anders könnte man die Realität der „lebenden Fossilien“ nur schwer erklären. In diesem Zusammenhang könnte auch, entwicklungsmäßig betrachtet, der Fall eintreten, dass der „Vorfahr“ seine Nachfahren als Taxon überlebt. Solche Fälle sind in den gängigen Kladogrammen meist nicht vorgesehen.
5. Es bliebe als Rechtfertigung für die Darstellungsweise von Kladogrammen der Einzelfall übrig, in dem infolge einer Massenextinktion ein Vorfahren-Taxon sich zwar in mindestens zwei Äste verzweigt, selbst aber untergeht. Doch auch hier werden Kladogramme der Realität nicht gerecht; denn allzu oft befinden sich die anhand von molekularen Daten ermittelten Knotenpunkte in keiner zeitlichen Beziehung zu den durch Fossilienfunde belegten

Massenextinktionen. Das mag damit im Zusammenhang stehen, dass bei der Annahme molekularer Uhren vorausgesetzt wird, die Mutationsrate bleibe über geologische Zeiträume konstant. Ganz allgemein ist zu beanstanden, dass gerade die tiefen Einschnitte, welche die lebende Welt im Laufe ihrer Entwicklung erlitten hat, so gut wie keine Rolle zu spielen scheinen, wenn man Kladogramme betrachtet. Es waren aber gerade diese Krisen, die einerseits zu Massenextinktionen, andererseits zu erhöhter Variabilität, hohen Mutationsraten und anschließender Artbildung und Radiation führten.

Die oben genannten Vorbehalte waren es, die mich dazu bewogen, das anschließend beschriebene ERR-Modell als Antithese zum Kladistik-Modell aufzustellen.

Ganz offensichtlich fand ab Ende des Albiums und besonders zu Beginn des Cenomans eine bedeutende Radiation innerhalb der Klasse der *Actinopterygii* statt (siehe Sepkoski, 2002; Cavin, 2008). Dieser Radiation war an der Grenze oberes Apt/unteres Alb eine – wenn auch nicht allgemein anerkannte (siehe z. B. MacLeod, 2005b), so doch zumindest innerhalb der planktonischen Foraminiferen klar erkennbare - Massenextinktion vorausgegangen (Huber et al., 2009). Entsprechend dem hier vorgeschlagenen Modell nehme ich an, das Albium sei größtenteils eine „Recovery-Zeit“ für die frühesozoischen Ordnungen der †*Pachycormiformes* und †*Pycnodontiformes* wie auch für die in der tieferen Kreide erstmals erschienenen †*Crossognathiformes* gewesen. Einige wenige Gattungen dieser Taxa, die in Schichten des Albiums gefunden wurden, mögen das belegen. Ab Ende des Albiums und im Cenoman haben all diese alten Ordnungen eine adaptive Radiation erfahren. Daneben aber erscheinen *erstmal*s massenhaft auch Vertreter der Ordnungen *Aulopiformes*, *Polymixiiformes*, *Beryciformes* und †*Ctenothrissiformes*, deren Ursprung (Divergenzzeit) im Dunkeln liegt. Den gängigen Kladogrammen zufolge kämen für die *Polymixiiformes* die tiefer stehenden *Aulopiformes* und/oder *Myctophiformes* beziehungsweise deren direkte Vorfahren als Stammtaxa in Frage. Doch auch diese beiden Ordnungen treten fossil erst seit Beginn des Cenomans in Erscheinung⁴². Sie würden sich, gemäß denselben Kladogrammen, von den noch tiefer stehenden *Protacanthopterygii* ableiten usw. Dieser Auffassung der stufenweise fortschreitenden Evolution schließe ich mich nicht an. Omland et al. (2008) verweisen gleichfalls auf die Gefährlichkeit einer derartigen Sichtweise und sprechen dabei von „verleiterten Stammbäumen“ (*ladderized trees*), die die Wege der Evolution eher verschleiern als aufklären. Andererseits warnen viele Autoren davor, die „molekularen Uhren“ beziehungsweise die „molekulare Phylogenie“ kritiklos zu übernehmen, da sie doch nur auf Modellen beruhen (Huelsenbeck et al., 2000; Revell et al., 2005; Rannala & Yang, 2007). Moore & Donoghue (2009) betonen ihrerseits, Diversifizierungsraten seien stark von intrinsischen und extrinsischen Faktoren abhängig; diesen müsse unbedingt Rechnung getragen werden, wenn wir mit unseren Evolutionsmodellen nicht in die Irre laufen wollen. Dem hier vorgestellten ERR-Modell zufolge müssen alle diejenigen Ordnungen, die erst seit dem Cenoman durch Fossilien belegt sind, ihren Ursprung in der Zeit der vorhergegangenen Extinktion oder kurz danach gehabt haben, also nicht unterhalb der Apt/Alb-Grenze, wobei zu erwägen wäre, welche der schon während der tieferen Unterkreide lebenden Ordnungen die direkten Vorfahren beziehungsweise Schwestertaxa darstellten⁴³. Diese Annahme gründet auf meiner Auffassung derzufolge die extrinsischen Faktoren, die eine Massenextinktion auslösen, die Mutationsraten beträchtlich in die Höhe schnellen lassen, was wiederum

⁴² Die Annahme, sie würden schon seit der tieferen Unterkreide bestehen, wie das selbst „moderate“ Autoren wie beispielsweise Alfaro et al., 2009 annehmen, scheint, nach dem Fossilbestand zu urteilen, wenig wahrscheinlich.

⁴³ Friedman (2010) vermutet, dass es die †*Pycnodontiformes* waren; Patterson (1964) hatte schon früher argumentiert, weshalb es die *Myctophiformes* nicht sein konnten.

bedeutet, dass während solch relativ kurzer Zeiten sehr viele Mutanten auftauchen, wovon allerdings die meisten nicht lebensfähig sind⁴⁴. Aber auch diejenigen, die sich behaupten und zum erstmaligen Erscheinen einer neuen Gattung oder Familie führen, bleiben offensichtlich über einen langen Zeitraum (eben der „Recovery-Zeit“) auf wenige Exemplare beschränkt. Man spricht dann von „*species-poor lineages*“. Das mag der Grund dafür sein, dass sie sich im Fossilregister nicht wiederfinden und deshalb auch als „*ghost lineages*“ gelten. Nicht außer Acht zu lassen ist auch die Annahme, die „Neuen“ würden sich in der ersten Zeit morphologisch kaum von ihren Vorfahren/Schwestertaxa unterscheiden, also noch keine diagnostischen Merkmale aufweisen (Soligo et al., 2007).

Zu Beginn der Phase der adaptiven Radiation haben sich die überlebenden und neu hinzugekommenen Taxa so gefestigt, dass nun eine neue Besiedlung der durch die Extinktion vakant gebliebenen Habitate stattfinden kann. Dieses pionierhafte Vordringen in neue Lebensräume ruft durch den Anpassungsdruck ein erneutes Ansteigen der Mutationsraten hervor, und das wiederum führt zur Radiation. Da hier aber verschiedene Faktoren⁴⁵ im Spiel sind, die ein „Ausschwärmen“ eines Taxons bevorzugen oder, im Gegenteil, hemmen können, ist es zu verstehen wenn Ordnungen sich verschieden stark ausbreiten und divergieren. Nach dem Fossilbefund zu schließen (Patterson, 1964; Sepkoski, 2002; Cavin, 2008), scheinen sich während der Radiation an der Wende Unter-/Oberkreide besonders die Ordnungen *Aulopiformes*, *Beryciformes*, *Polymixiiformes*, †*Ctenothrissiformes*, †*Pycnodontiformes*, †*Crossognathiformes* und *Anguilliformes* verbreitet zu haben.

Schon kurze Zeit danach, an der Wende Cenoman/Turon, fand erneut eine Extinktion statt (MacLeod, 2005b). Diese hat auch viele der erst im tieferen Cenoman erschienenen *Beryciformes* und *Polymixiiformes* betroffen. Da es als ziemlich gesichert gilt, dass sich alle *Percomorpha* von den (Stamm?)-*Beryciformes*, die *Paracanthopterygii* aber von den (Stamm?)-*Polymixiiformes* ableiten (Johnson & Patterson, 1993), kann man annehmen, einige Ordnungen der beiden Großtaxa (*Tetraodontiformes*, *Zeiformes*, *Gasterosteiformes*, *Perciformes* unter den *Percomorpha* beziehungsweise *Gadiformes* und *Ophidiiformes* unter den *Paracanthopterygii*) hätten sich infolge der erhöhten Mutationsraten zu Zeiten der Extinktion an der Cenoman/Turon Grenze erstmals von den *Beryciformes* und *Polymixiiformes* abgespalten. Ihr vereinzelt Auftreten in Schichten des Santon, Campan oder Maastricht könnte darauf hinweisen.

Die große Massenextinktion am Ende der Kreide hat den „alten“ Ordnungen am meisten zugesetzt⁴⁶. Die †*Pachycormiformes* sind völlig ausgestorben, die †*Crossognathiformes* und †*Pycnodontiformes* bis auf je eine Gattung, die dann auch im Eozän erlosch. Die *Beryciformes* haben den Faunenschnitt mit herben Verlusten überstanden, sollten dann aber nochmals eine bedeutende Radiation während des Eozäns erfahren. Die auf Otolithen beschränkten Belege für das erstmalige Erscheinen weiterer Taxa innerhalb der *Percomorpha* im Danium (*Scorpaeniformes*) und im Selandium (einige Familien der Ordnung *Perciformes*) sowie der *Paracanthopterygii* im Selandium (*Percopsiformes*) (Schwarzhan, 2003; 2004) zeugen auch hier wieder von erhöhten Mutationsraten während der Massenextinktion und kurz danach und gleichfalls vom Durchqueren einer „Recovery-Zeit“, die bis ins Thanetium anhält. Die wohl umfangreichste Radiation aller Zeiten, zumindest unter den Wirbeltieren, erfuhren ab dem Thanetium die *Perciformes*. Das lässt sich leicht auch aus den Daten folgern,

⁴⁴ Zudem verschwinden Arten über mehrere Generationen hinweg auch infolge der durch Mutationen ausgelösten Unfruchtbarkeit, weshalb ich dem Begriff Massenaussterben denjenigen der *Massenextinktion* vorziehe.

⁴⁵ Das sind die Umwelteinflüsse zweiter oder dritter Ordnung, die ich von den Umwelteinflüssen erster Ordnung, die eine Massenextinktion auslösen, unterscheidet (vergleiche dazu auch die Ausführungen im Kapitel „Die kambrische Explosion“)

⁴⁶ Die †*Ctenothrissiformes* waren schon im Turon ausgestorben.

die Sepkoski (2002) anführt: Im Danium werden bloß sechs fossile Gattungen aufgelistet, im Thanetium sind es schon 18, um im unteren und mittleren Eozän 110 zu übersteigen. Zudem spalten sich zu Beginn des Eozäns neue Ordnungen ab, die *Atheriniiformes*, *Pleuronectiformes*, *Lophiiformes*, möglicherweise auch die *Beloniformes*⁴⁷.

Den Polymixiiformes mag es während der Massenextinktion ähnlich ergangen sein wie den Beryciformes. Zum Unterschied aber von Letzteren haben sie im Eozän keine Radiation mehr erfahren und sind bis heute bloß durch eine einzige Gattung (Polymixia) erhalten geblieben. Von ihren Abkömmlingen haben aber die oberkretazischen Gadiformes und Ophidiiformes wichtige Radiationen während des Eozäns erfahren.

Abbildung 17 gibt auszugsweise die Divergenzalter verschiedener Moderner Knochenfische (Neoteleostei) nach Miya et al. (2010) wieder und stellt im Gegensatz dazu meine Anwendung des ERR-Modells in Bezug auf die im Text besprochenen Ordnungen dar (unterer Teil der Abbildung). Man kann feststellen, dass die Divergenzalter all dieser Ordnungen gemäß Miya et al. um 80-130 Ma älter sind als die jeweils ältesten fossilen Überlieferungen. Mit der bloßen Behauptung „fossils are useful only for minimum time constraints to estimate divergence times [...]“ wollen Miya et al. vermitteln, es könnten ganze Ordnungen 100 Ma und mehr existieren, ohne von ihrem Dasein eine fossile Spur zu hinterlassen. Das mag zwar für einzelne Arten oder Gattungen, den *species-poor lineages*, zutreffen, wie am Beispiel von *Latimeria* festgestellt, doch nicht für ganze Familien oder Ordnungen. Im Unterschied dazu beinhaltet das ERR-Modell die Voraussetzung, neue Taxa würden schon bald nach ihrem Erscheinen Spuren hinterlassen. Aus der Graphik lässt sich folgern, dass die Bildung dieser Taxa und damit die Diversifizierung größtenteils in die kurzen Zeitspannen fallen, die einer Massenextinktion folgen. Zu ähnlichen Ergebnissen kommt auch Friedman (2010). Diese sprunghafte Entwicklung steht im Einklang mit der Hypothese des Punktualismus (Eldredge & Gould, 1972), ungeachtet der ursprünglichen Annahme der Autoren, es handle sich vornehmlich um isolierte Populationen, in denen sich die Artenbildung abspielt. In einer neueren Stellungnahme nuancieren jedoch Gould und Eldredge (1977) ihre Meinung und kommen mit einer in Klammern gesetzten Ergänzung zu folgendem Schluss:

„Most evolutionary change [...] is concentrated in rapid (often geologically instantaneous) events of speciation in small, peripherally isolated populations (the theory of allopatric speciation). (Our model of punctuated equilibria works equally well for sympatric speciation when two conditions are met [...]: daughter species must arise from a small subgroup of the parental population, and they must do so in no more time than it takes for a peripheral isolate to speciate in the allopatric model).“

Diese Ergänzung möge als Rechtfertigung auf die Kritik von Darlington (1976) erfolgt sein, nach dessen Meinung wichtige Anpassungen immer nur in großen Populationen zu erwarten wären, da komplexe Vorgänge und die entsprechenden Kosten dafür von isolierten Populationen nicht verkraftet werden könnten. Erst in einer zweiten Phase könnten sich in kleinen Populationen weitere lokale Anpassungen herausbilden, die dann als adaptive Radiation in Erscheinung treten. Darlington schreibt schlussfolgernd:

„These two processes are probably complexly interrelated. Evolution of a very advantageous general adaptation is likely to be followed by a very extensive secondary adaptive radiation and multiplication of species. [...] If all this is correct, evolutionary explosions and rates of evolution in general are, if not cyclical, at least segmental [...]“

⁴⁷ Eine Gattung aus dem Maastricht (*Hemilampronites*) wird zwar den *Beloniformes* zugeordnet, doch erscheint mir diese Zuweisung nicht genügend gesichert um daraus schließen zu können, die Ordnung bestehe schon ab der oberen Kreide.

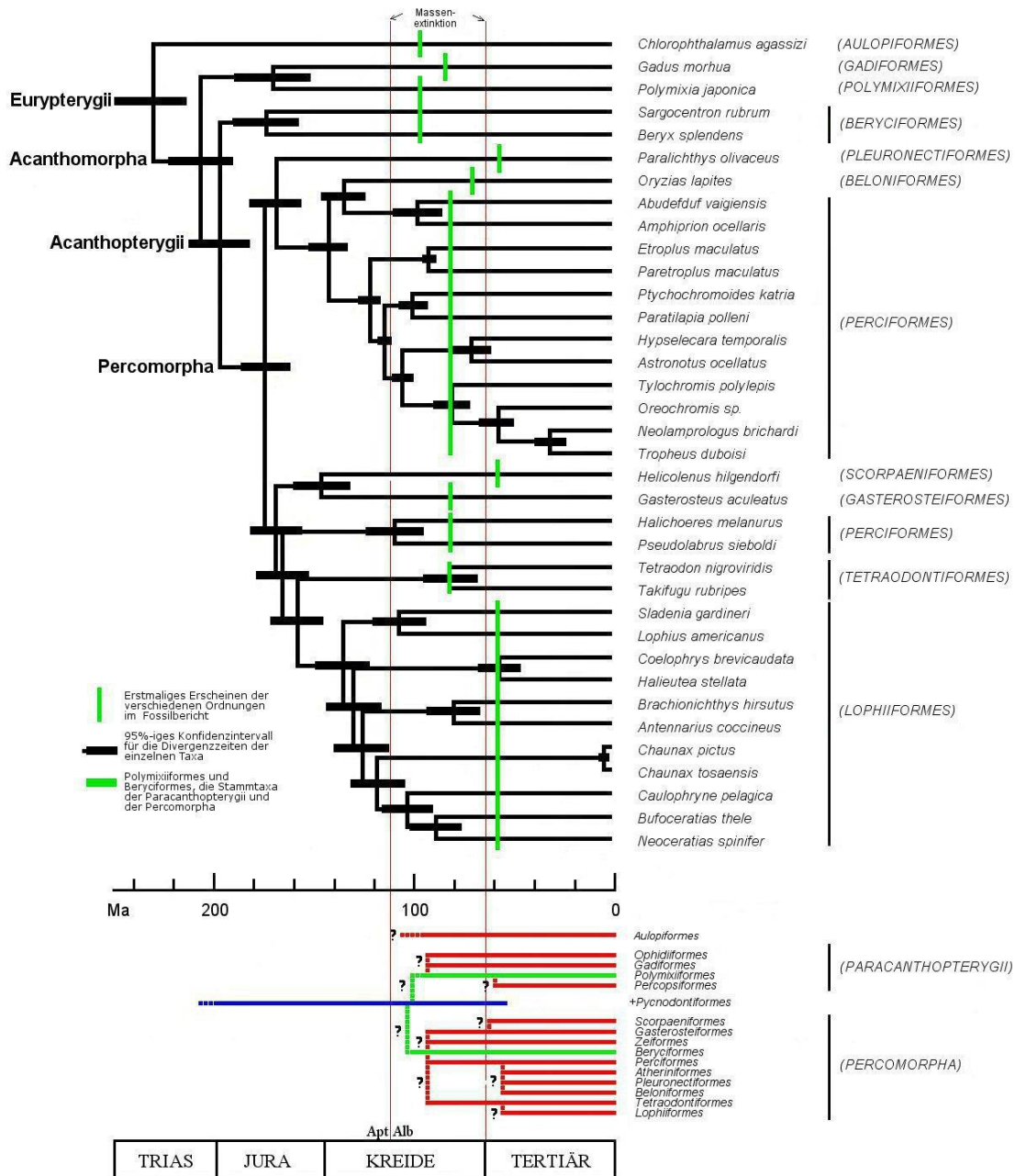


Abb. 17. Gegenüberstellung der auf vollständigen mitochondrialen Genomsequenzen basierenden Divergenzalter der *Neoteleostei* (Kladogramm nach Miya et al., 2010) und des ERR-Modells (siehe Besprechung im Text).

Diese Meinung entspricht sogar noch besser meiner Vorstellung als diejenige von Gould und Eldredge; denn es ist offensichtlich, dass die Recovery-Phase das Bindeglied der von Darlington angesprochenen Prozesse ist. In ihr werden die überlebenswichtigen Merkmale oder Liems (1990) *key evolutionary innovations*, die sich im Zuge des Faunenschnittes herausgebildet haben, gefestigt, um dann die Voraussetzung für den folgenden Prozess, die adaptive Radiation, zu schaffen. Die bildliche Hervorhebung dreier aufeinander folgender Faunenschnitte (Apt/Alb, Cenoman/Turon und Maastricht/Dan) im unteren Teil der Abbildung 17 veranschaulicht diesen segmentären Charakter der Evolution recht treffend.

Die Aufeinanderfolge in der Entwicklung der lebenden Welt von fünf oder sechs großen und unzähligen kleineren Faunenschnitten, die z.T. einschneidende Veränderungen mit sich brachten, hat vor mehr als 300 Jahren Cuvier veranlasst, die *Katastrophentheorie* aufzustellen. Genau wie er gehen auch heute noch die Kreationisten von der Unveränderbarkeit der Arten aus und begründen ihren Standpunkt indem sie behaupten, es gebe für die von Darwin postulierte kontinuierliche Veränderbarkeit keine Belege. Der Punktualismus von Gould und Eldredge hat zwar die tatsächliche Zeit der evolutionären Prozesse stark komprimiert („geologically instantaneous“, schreiben sie) und die einzelnen „Explosionen“ neuen Lebens durch lang anhaltende Phasen des evolutionären Stillstands voneinander getrennt, doch damit den Kreationisten nur neue Angriffspunkte in die Hand gegeben. Es stellen sich weiterhin die Fragen, wie Evolution funktioniert, weshalb sie sprunghaft verläuft, was der wirkliche Auslöser der großen Massensterbungen, die aber höchst selektiv wirkten, eigentlich war. Trotz der offensichtlichen Selektivität, muss aber der Auslöser ein global agierender gewesen sein. Dafür bieten sich für die Massensterbung am Ende der Kreidezeit ein Meteoriteneinschlag (Chicxulub-Ereignis) und/oder eine gewaltige Flutbasalt-Eruption (Deccan-Trapp) an. Zumindest nach Keller et al. (2012) war die Hauptursache – wie bei weiteren drei Massensterbungen übrigens auch – intensive vulkanische Tätigkeit im Zusammenhang mit der Bildung von LIPs (*large igneous provinces* = magmatische Großprovinzen). Dazu mag der Meteoriteneinschlag gravierend hinzugekommen sein. Diese Ursachen allein würden schon genügen, einen Klimawandel herbeizuführen, der schwerwiegende Folgen für das Leben auf der Erde gehabt haben könnte. Doch geben Keller et al. (2012) andererseits zu bedenken, dass kein plötzlich eingetretenes Ereignis dieser Art die Massensterbungen restlos erklären könne, denn alle biologischen Einschnitte

“reveal prolonged periods of high stress before and after mass extinctions and three show multiple extinction phases (PT, end-Devonian, end-Ordovician), sometimes separated by hundreds of thousands of years.”

Ich habe in den vorhergehenden Abteilungen die Hypothese eines sich sprunghaft erhöhenden *Schwerefeldes* in die Diskussion gebracht. Das Schwerfeld ist, genau wie das Magnetfeld, die solare Aktivität und die kosmische Strahlung, ein Faktor, der global agiert und also die Voraussetzung erfüllt, globale Veränderungen innerhalb der belebten Welt auszulösen. Das Schwerfeld betreffend wissen wir inzwischen, dass Organismen auf dessen Veränderungen ungemein schnell und dramatisch reagieren⁴⁸. Es wurde schon im vorhergehenden Kapitel über die „kambrische Explosion“ Bezug darauf genommen. Heute ist anhand von Experimenten an Nagetieren (Mäuse, Hamster und Ratten) hinlänglich bekannt, dass unter dem Einfluss einer erhöhten Gravitation sämtliche physiologischen und biochemischen Prozesse (Stoffwechsel, Fortbewegung, Keimung, Wachstum, Fortpflanzung) und Strukturen (vor allem Muskel- und Knochengewebe, das Blutgefäß- und das Gleichgewichtssystem) in Mitleidenschaft gezogen werden. Eine Übersicht der bis Mitte der Neunziger Jahre durchgeführten Experimente gibt Sondag (1996). Solange man jedoch von der Meinung ausgeht, die Gravitation sei im Laufe der Erdentwicklung konstant geblieben und stelle nicht wirklich einen *mutagenen Faktor* für Tiere wie Pflanzen in ihrem natürlichen Umfeld dar, so lange werden diese Erkenntnisse für die Paläobiologie so gut wie keinen Widerhall finden. Es

⁴⁸ Dagegen wissen wir nicht, ob das Magnetfeld der Erde oder dessen in Abständen von Hunderttausenden von Jahren stattfindende Umpolungen markante Auswirkungen auf die organische Welt haben. Zu nennen wäre allerdings die Schwächung der Abschirmung gegenüber kosmischer Strahlung, welche die Abnahme der Intensität des Magnetfeldes in Zeiten der Umpolung hervorruft. Die Folgen einer erhöhten kosmischen Strahlung über kurze Zeitspannen hinweg scheinen jedoch begrenzt zu sein.

muss jedoch zu denken geben, dass die Darwinsche Evolutionstheorie auch heute noch Grauzonen hat, die unter Umständen behoben werden könnten, wenn man vom Axiom einer über geologische Zeiträume gleich bleibenden Gravitation Abstand nähme.

3.5. Schlussbetrachtungen

Anhand des im obigen Abschnitt vorgestellten ERR-Modells habe ich versucht den möglichen Ablauf der Entwicklungsgeschichte zweier taxonomisch wichtiger Ordnungen der *Acanthomorpha* (*Beryciformes* und *Polymixiiformes*) im geologischen Zeitabschnitt oberes Apt/Alb-unteres/mittleres Eozän nachzuzeichnen und die Umstände und Zeitpunkte der Abzweigung anderer wichtiger Ordnungen von diesen beiden Entwicklungslinien verfolgt. Dabei ging es mir vorrangig darum, die Aussagekraft des fossilen Befundes voll auszuschöpfen und ihn kladistisch sinnvoll zu interpretieren. Im Falle der *Beryciformes* und *Polymixiiformes* hatte ich dank der sehr detaillierten Untersuchung durch Johnson und Patterson (1993) wenig Bedenken, sie als ebenbürtige, wohl auch gleichaltrige Schwestertaxa zu betrachten. Meines Erachtens lassen sie sich nicht einfach von den nächst niedriger angelegten „Sprossen“ heute lebender Knochenfische ableiten, wie das die Kladogramme veranschaulichen, sondern stammen direkt von einem heute ausgestorbenen Taxon ab, möglicherweise von den †*Pycnodontiformes*, wie das Friedman (2010) vermutet. Auf ähnliche Art und Weise sollte man versuchen, auf Grund gemeinsamer Merkmale Verbindungen zwischen übergeordneten Taxa, wie den *Protacanthopterygii*, *Ostarioclupeomorpha* oder *Elopomorpha* mit älteren, höchstwahrscheinlich ausgestorbenen Ordnungen aufzustellen. Es würde sich dann herausstellen, dass nur eine begrenzte Zahl von Entwicklungslinien innerhalb der Echten Knochenfische die Massenextinktion am Ende des Mesozoikums überquert und sich *weiterentwickelt* hat⁴⁹. Denn dass sich auch Ordnungen mit primitiveren Merkmalen bis auf den heutigen Tag fortentwickelt haben und auch weiterhin fortentwickeln, darüber kann kein Zweifel bestehen. Die *Chondrichthyes* sind ein beredtes Beispiel dafür. Echte Knochenfische mit ursprünglicheren Merkmalen wie beispielsweise die Aale, Karpfen- oder Welsartigen, aber nicht nur sie, würden uns dann in einem völlig neuen Licht erscheinen und weniger phylogenetische Rätsel aufgeben. Ich glaube, die hierin dargestellte Sicht der Dinge ist im Sinne von Omland et al. (2008), welche feststellen:

„Now, with the benefit of nearly 150 years of evolutionary research [...] we know that evolution generally has not stopped in any lineages. Thus, it is misleading to think of an extant amoeba species as ancestral to humans, or an extant amphibian as ancestral to snakes. Evolution has continued in amoebas and amphibians. In particular, new mutations can lead to a better fit between any organism and its environment, especially in the face of changing environmental factors [...] Improved tree thinking will not only help us better understand the evolution of the particular characters that we are studying, but will also improve our fundamental understanding of the process of evolution.”

Haie, Quastenflosser und Echte Knochenfische entwickelten sich allesamt weiter, sie breiteten sich oft infolge von Radiationen stark aus, blieben manchmal aber auch mit geringer taxonomischer Variationsbreite bestehen. Alle aber haben sich mehr oder weniger gut an die zur Zeit herrschenden Umweltbedingungen angepasst, anderenfalls würden sie nicht überlebt haben.

⁴⁹ Für die *Acanthomorpha*, die Kronengruppe der Echten Knochenfische, wurde dieser Beweis schon erbracht (Friedman, 2010). Desgleichen haben O’Leary et al. (2013) neuerdings dokumentiert, alle höheren Säugetiere (*Placentalia*) entstammten *einer* Entwicklungslinie, die es als einzige geschafft hat, die K/T-Grenze zu überschreiten.

Durch die Auswertung verschiedener ichtyologischer Daten habe ich die Hypothese zu festigen versucht, dass die Erdanziehungskraft periodisch in Form von Schüben wächst und der Auslöser der Massenextinktionen gewesen sein könnte. Letztere haben, wie man heute weiß, innerhalb der Hydrosphäre besonders den epipelagischen Bereich betroffen, in dem sich der hydrostatische Druck stärker auswirkt und vor allem Fischarten negativ beeinflusst, die sich zwecks Auftriebs einer luftgefüllten Schwimmblase bedienen⁵⁰. Die Annahme wird indirekt durch die Tatsache bestätigt, dass es vorrangig die seichten Ränder der Meere und die Süßgewässer waren, in denen mesozoische Organismengruppen den K/T-Einschnitt überlebt haben. Diese Bereiche waren aber nicht nur für ausgesprochene Wasserbewohner von Bedeutung. So weisen Robertson et al. (2004) darauf hin, dass unter den Landwirbeltieren meist diejenigen die Massenextinktion an der K/T-Grenze überlebt haben, die ein amphibisches Leben führten, in seichten Gewässern ihre Brut austrugen oder daselbst auf Nahrungssuche gingen. Wir wissen bereits aus dem bisher Gesagten: auch Dinosaurier führten wenigstens zum Teil ein amphibisches Leben. Sie waren jedoch von ihrer Masse her einem drastischen Anstieg von g nicht gewachsen. Anders als sie konnten aber Krokodile und Schildkröten überleben, von Lurchen ganz zu schweigen. Robertson et al. (2004) heben hervor, dass sich von den 19 aus dem Maastricht von Montana beschriebenen Schildkrötengattungen bis auf vier alle ins Tertiär „gerettet“ haben. Bei den Lurchen soll es sogar so gut wie keine Verluste gegeben haben.

Unter den Meerestischen hatten diadrome Arten⁵¹, die periodisch von kontinentalen Gewässern ins Meer oder in umgekehrter Richtung wandern, offensichtlich einen Vorteil gegenüber den sogenannten stationären Fischen, die ausschließlich die pelagischen Bereiche bewohnen. Vielleicht ist es deshalb kein Zufall, dass ausgerechnet „primitive“ Knochenfische, unter denen sich sehr viele diadrome Gattungen vorfinden, den „Flaschenhals“ an der K/T-Grenze relativ gut überwunden haben. Parenti (2008) zählt folgende Taxa auf, innerhalb derer diadrome Arten weit verbreitet sind: *Petromyzontiformes* (Neunaugen), *Acipenseriformes* (Störartige), *Anguilliformes* (Aalartige), *Clupeiformes* (Heringsartige) und *Salmoniformes* (Lachsartige).

Die Umwälzung, die an der K/T-Grenze stattgefunden hat, lässt sich viel eindeutiger in den Tiefseesedimenten als in festlandnahen Ablagerungen ablesen, wo vielerorts die betreffende Grenze fast unmerklich innerhalb ein und derselben Formation verläuft. Dazu notieren Premoli Silva und Bolli (1973):

„[...] the abrupt change at the Cretaceous-Tertiary boundary is more accentuated in deep-sea basins than in many land sections [...] The events which resulted in the abrupt change of the organic life at the end of the Cretaceous were apparently more effective on the water masses on the open oceans than on the near shore and shelf areas [...].“

Die beiden Autoren führen die Bemühungen an, die unternommen wurden, um diese Tatsache zu erklären, darunter die Annahme, die Kalzit-Kompensationstiefe (CCD) habe sich bis an die Oberfläche des Weltmeeres erhoben. Das sei für den Phytoplankton verheerend gewesen und hätte sodann die ganze Nahrungskette in Mitleidenschaft gezogen und die Massenextinktion ausgelöst (Worsley, 1971). Jedoch verwerfen Premoli Silva und Bolli (1973) diese Hypothese, da sie von den in Strandnähe abgelagerten Sedimenten nicht bestätigt wird. Auch im Nordwest-Atlantik gibt es keine Hinweise darauf, dass es an der K/T-Wende zu einem

⁵⁰ Schwankungen des hydrostatischen Drucks sind im epipelagischen Bereich schwerer zu verkraften als in den tiefer gelegenen Bereichen. Siehe hierzu die Ausführungen von Dyson (2003).

⁵¹ Wanderfische, die vor allem zum Laichen aus Süßgewässern in Salzwasser oder umgekehrt hinüberwechseln.

dramatischen Anstieg der CCD gekommen wäre (Tucholke & Vogt, 1979). Eine andere Hypothese ist diejenige des Meteoriteneinschlags (Alvarez et al., 1980), die aber eine plötzlich einsetzende Massenextinktion voraussetzt. Demgegenüber hatten Percival & Fischer schon 1977 dargelegt, dass der Extinktion des kalkigen Nannoplanktons schon etliche 10000 Jahre vorher Anzeichen einer Krisis vorausgegangen waren, die ihrer Meinung nach durch ein einschneidendes physikalisch-chemisches Ereignis ausgelöst worden sei. Nach Bugrova (1996) hat die Extinktion unter den planktonischen Foraminiferen schon vor Ende des Maastricht eingesetzt. Benthische Foraminiferen waren davon in viel geringerem Ausmaße betroffen, wohl weil sie meistens dem Substrat anhaften oder in ihm eingegraben sind. Diese Tatsachen wären auch mit der Annahme einer ruckartig angestiegenen Schwerkraft ab ungefähr 70 Ma durchaus vereinbar.

Die Massenextinktion der planktonischen Foraminiferen und des kalkigen Nannoplanktons hat sich jenseits der K/T-Grenze unter anderem durch eine starke Abnahme der Bioproduktivität bemerkbar gemacht (Meyers & Simoneit, 1990). Nach Daten von Owen & Zimmerman (1991), die sich auf den Indischen Ozean beziehen, konnte die Bioproduktivität während des Paläozäns erst 1,5 – 2 Ma nach der K/T-Wende die für das Maastricht gemessenen Werte wieder erreichen. Diese Zeit entspricht in etwa der „Recovery-Zeit“ der Fischwelt, die der Massenextinktion an der K/T-Grenze folgte.

Fazit

In den vorhergehenden Kapiteln habe ich einige der umstrittenen Probleme in der biologischen Entwicklung behandelt, für welche der klassische Darwinismus wie auch die synthetische Evolutionstheorie⁵² bisher keine zufriedenstellenden Lösungen aufweisen können:

1. die offenkundige Zunahme der Holzdichte baumartiger Gewächse im Laufe der geologischen Zeit,
2. die riesigen Ausmaße der mesozoischen Dinosaurier, im Besonderen der Sauropoden,
3. den Gigantismus der karbonischen Libellen und der in der Kreide lebenden Pterosaurier,
4. die explosive Radiation der Tierwelt während des Kambriums,
5. einige Trends in der Entwicklung diverser Fischklassen und damit in Verbindung auch das Problem der „lebenden Fossilien“.

Die Zunahme der Holzdichte in geologischer Zeit scheint von den meisten Forschern unbeachtet geblieben zu sein. Bloß die „Riesen-Kräuter“ des Karbons haben ein relativ großes Interesse erweckt.

Ungeachtet der Erwägung, dass es sie nach den Gesetzen der Physik „überhaupt nicht hätte geben dürfen“ (<http://www.sauropod-dinosaurs.uni-bonn.de/>), wird von Sauropoden angenommen, sie hätten die Kontinente der Vergangenheit auf einer Erde heutigen Ausmaßes bevölkert.

Im Falle der Flugriesen (Libellen; Pterosaurier) setzt man voraus, ihr Flug sei durch den hohen Sauerstoffgehalt der Atmosphäre während des Karbons, beziehungsweise der Kreide, ermöglicht worden.

⁵²Unter dem Namen synthetische Evolutionstheorie versteht man die erweiterte, moderne Evolutionstheorie Darwins, die die neuesten Erkenntnisse auf den Gebieten der Genetik, Populationsbiologie, Paläontologie, Zoologie, Botanik und Systematik berücksichtigt.

Die Biokalzifikation, die, von wenigen Ausnahmen abgesehen, im Kambrium einsetzte, wird entweder der Änderung der chemischen Zusammensetzung des Meerwassers oder dem „Darwinschen Wettrüsten“ zugeschrieben.

Die Entwicklungstendenzen innerhalb der verschiedenen Klassen der Fische können, wegen des überaus reichhaltigen Beobachtungsmaterials, relativ gut verfolgt werden, haben aber bisher selten Anlass gegeben, sie mit der geologischen Entwicklung in Einklang zu bringen.

In überwältigendem Maße wurden die Lösungen der kniffligen Fragen der Biologie in Übereinstimmung mit dem heute vorherrschenden Modell der Plattentektonik vorgeschlagen, das eine Erde mit konstantem Radius und konstanter Schwerkraft vorsieht. Viele dieser Lösungen sind aber anfechtbar, nicht zuletzt, weil wohl „die falschen Fragen gestellt wurden“, wie es Conway Morris (2006) formulierte.

Meinen in diesem Aufsatz gemachten Ausführungen zufolge konnten Sauropoden sich wohl schwerlich, wenn überhaupt, unter den Bedingungen der heute wirkenden Schwerkraft fortbewegt haben. Und das trotz ihrer wahrscheinlich amphibischen Lebensweise. Wenn wir ein Gedankenexperiment machen und dabei annehmen, dass die Schwerkraft im Mittel nur um 10^{-8} m/s^2 pro Jahr zugenommen hat⁵³, kommen wir auf einen Wert von $g=6,80 \text{ m/s}^2$ zu Beginn der Juraperiode. Der Wert liegt beträchtlich höher als derjenige, den Kort (1949) und Hurrell (1994; 2011) angenommen haben. Doch der amphibischen Lebensweise Rechnung tragend, könnte dieser Wert für die Sauropoden angemessen gewesen sein. Unter den Bedingungen eines sprunghaften Anstiegs der Schwerkraft und bei ihren riesigen Dimensionen war aber ihr Untergang bloß eine Frage der Zeit. Ähnliche Gründe können für den Untergang der fliegenden Riesen angeführt werden.

Ich habe eine neue Hypothese vorgeschlagen, um das Geheimnis der kambrischen Explosion zu lüften. Dabei bin ich von einer expandierenden Erde ausgegangen. Meine Hypothese stützt sich hauptsächlich auf die letzten Erkenntnisse der Molekularbiologie und Genetik bezüglich der Stellung der Nesseltiere zu den „*Bilateria*“. Wenn nämlich die Nesseltiere nicht die primitiven Tiere sind, für welche sie in der Vergangenheit gehalten wurden, sondern wie die „*Bilateria*“ von einem motilen, bilateralen triploblastischen Vorfahren abstammen, dann hat sich ihre Anpassung an eine sessile oder schwebende Lebensweise, durch das Polypen- und/oder Quallenstadium vertreten, höchstwahrscheinlich während der kambrischen Explosion vollzogen, etwa zeitgleich mit dem Einsetzen der Biomineralisationsprozesse bei den „*Bilateria*“. Wenn wir einen bedeutenden Anstieg des hydrostatischen Drucks an der Proterozoikum/Kambrium-Grenze annehmen, entsprechend dem Anstieg der Schwerkraft auf einem ab diesem Zeitpunkt sprunghaft wachsenden Erdkörper, findet die Dichotomie der Entwicklung innerhalb der Tierwelt – hin zur „Verflüssigung“ einerseits und zur „Verfestigung“ durch Biomineralisation andererseits – eine logische Erklärung in der Annahme zweier gegensätzlicher aber sich ergänzender Arten von Adaptation.

Innerhalb der Gruppe der Fische, der zahlenmäßig artenreichsten unter den Wirbeltieren, konnte ich zwei verschiedene Trends ausmachen, die - jeder auf seine Art – gleichfalls den Schluss zulassen, sie dienten der Adaptation an einen zwar nicht kontinuierlich, aber ständig wachsenden hydrostatischen Druck. Bei den Quastenflossern ereignete sich die Entwicklung von der ungeschützten Schwimmblase über eine durch eine knöcherne Kapsel geschützte Schwimmblase hin zu ihrer Umfunktionierung in einen durch leichte Lipide gefüllten „Schwimmkörper“. Bei den Echten Knochenfischen verlief die Entwicklung dagegen von der

⁵³ Den Wert habe ich absichtlich unter dem Limit der Messgenauigkeit heutiger Gravimeter gewählt. Weiterhin ziehe ich eine diskontinuierlich ansteigende Schwerkraft in Betracht, die sowohl „Sprünge“ als auch Stillstandsperioden beinhaltet. Damit will ich darauf hinweisen, dass Messungen, die zur Zeit keine merklichen Jahresunterschiede in den Werten der Schwerkraft registrieren, nicht unbedingt als Beweise im Sinne einer konstanten Schwerkraft angeführt werden sollten.

ursprünglichen physostomen zur physoclisten Schwimmblase, mit der alle Modernen Knochenfische (*Neoteleostei*) ausgestattet sind, sofern sie sich die Schwimmblase überhaupt erhalten haben. Obgleich diese Entwicklungen bekannt sind, wurde innerhalb der heute akzeptierten Variante der Evolutionstheorie Darwins keine zufriedenstellende Erklärung dafür gefunden.

Somit deuten Dichtezunahme des Stützsystems baumartiger Pflanzen, Dichotomie der Entwicklung der Tierwelt innerhalb der kambrischen Explosion und die Adaptationen der Schwimmblase bei den Fischen alle auf eine sich in geologischen Zeiträumen verändernde Schwerkraft hin, die zwar Phasen der relativen Stabilität aufweisen konnte, sich aber immer unidirektional in Richtung höherer Werte bewegte. Diese Entwicklung hatte zur Folge, dass unmittelbar nach einem mehr oder weniger sprunghaften Anstieg der Schwerkraft bestimmte Tiergruppen diesem stressigen Umweltfaktor nicht gewachsen und über kurz oder lang zum Aussterben verurteilt waren. Gemäß der hier vertretenen Hypothese wird also der Anstieg der Schwerkraft als einer der Hauptgründe erachtet, die für die Massenextinktionen während des Phanerozoikums verantwortlich waren. Daneben scheint es erwiesen zu sein, dass intensive vulkanische Tätigkeit im Zusammenhang mit der Entstehung von Flutbasaltprovinzen gleichfalls eine Rolle bei der Auslösung von Massenextinktionen spielte. (Rampino und Stothers, 1988; Stothers und Rampino, 1990; Haggerty, 1996; Marzoli et al., 1999; Palfy et al., 2002; Keller et al., 2012). Im Falle der K/T-Massenextinktion kommt noch der Chicxulub-Meteoriteneinschlag hinzu (Alvarez et al., 1980). In der Auffassung von White und Saunders (2005) hätten weder Flutbasaltereignisse noch Meteoriteneinschläge allein genügend Kraft, um Massenextinktionen auszulösen, weshalb sie der Ansicht sind, diese Ereignisse würden nur vereint als Verursacher in Frage kommen. Andererseits machten Wignall (2001) und Blackburn et al. (2013) darauf aufmerksam, dass gewisse Intensitätsmaxima vulkanischer Aktivität sich nicht mit dem Einsetzen von Massenextinktionen deckten, sondern diesen nachfolgten, weshalb die Korrelation zwischen ersteren und letzteren wenigstens teilweise in Frage gestellt ist.

Das Hinzuziehen der Schwerkraft als Auslöser von Massenextinktionen könnte genaue zeitliche Korrelationen diesen Typs relativieren und so Zäsuren in der Entwicklung der lebenden Welt als vielfach veranlasst erscheinen lassen, wobei das Zusammentreffen und Ineinandergreifen mehrerer Faktoren gleichzeitig für tiefgreifendere Folgen der jeweiligen Massenextinktionen stünde. Wie auch immer, bleiben Massenextinktionen einschneidende, aber doch relativ kurze Episoden in der Evolution des Lebens auf unserem Planeten, eine Erkenntnis, die der amerikanische Paläontologe David Raup treffend auf den Punkt gebracht hat:

„Extinction of a widespread species or a widespread group of species, requires an environmental shock [...] which is not normally encountered during the geological life span of such species or groups, and the shock must be applied rapidly enough over a broad geographic area to prevent adaptation by natural selection or escape by migration.” (Raup, 1994).

Verblüffend bleibt die Tatsache, dass der Beginn der exponentiellen Entfaltung des Lebens auf der Erde (die „kambrische Explosion“) anscheinend mit dem Zeitpunkt zusammenfällt, der in der Hypothese der expandierenden Erde dem Beginn des exponentiellen Radiuszuwachses entspricht. Wenn also die wachsende Erde eine Tatsache sein sollte, dann wäre die Darwinsche Evolution nichts weiter als eines ihrer getreuen Spiegelbilder.

Literatur

- Aarestrup, K., Økland, F., Hansen, M.M., Righton, D., Gargan, P., Castonguay, M., Bernatchez, L., Howey, P., Sparholt, H., Pedersen, M.I., McKinley, R.S. (2009): Oceanic spawning migration of the European eel (*Anguilla anguilla*). *Science*, 325, 1660
- Adamicka, P., Ahnelt, H. (1976): Beiträge zur funktionellen Analyse und zur Morphologie des Kopfes von *Latimeria chalumnae* Smith. *Ann. Naturhistor. Mus. Wien*, 80, 251-271
- Alfaro, M.E., Santini, F., Brock, C., Alamillo, H., Dornburg, A., Rabosky, D.L., Carnevale, G., Harmon, L.J. (2009): Nine exceptional radiations plus high turnover explain species diversity in jawed vertebrates. *PNAS*, 106/32, 13410-13414. doi: 10.1073/pnas.0811087106
- Alvarez, L.W., Alvarez, W., Asaro, F., Michel, H.V. (1980): Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science*, 208 (No. 4448), 1095-1108
- Amemiya, C.T., Powers, T.P., Prohaska, S.J., Grimwood, J., Schmutz, J., Dickson, M., Miyake, T., Schoenborn, M.A., Myers, R.M., Ruddle, F.H., Stadler, P.F. (2010): Complete HOX cluster characterization of the coelacanth provides further evidence for a slow evolution of its genome. *PNAS*, 107/8, 3622-3627. doi: 10.1073/pnas.0914312107
- Amemiya, C.T., Alföldi, J., and others (2013): The African coelacanth genome provides insights into tetrapod evolution. *Nature*, 496, 311-316. doi: 10.1038/nature 12027
- Arratia, G. (2000): Phylogenetic relationships of Teleostei. Past and Present. *Estud. Oceanol.*, 19, 19-51
- Armansson, H., Jónsson, S.P. (2012): Vertical migrations of saithe (*Pollachius virens*) in Icelandic waters as observed with data storage tags. *ICES Journal of Marine Science*. doi: 10.1093/icesjms/fss121
- Baghai-Riding, N.L., DiBenedetto, J.N. (2001): An unusual Dinosaur coprolite from the Aguja Formation, Texas. *AAPG Bulletin*, 85/9, 1697
- Baguaña, J., Martínez, P., Paps, J., Riutort, M. (2008): Back in time: a new systematic proposal for the Bilateria. *Philos. Trans. R. Soc. London, B. Biol. Sci.*, 363, 1481-1491. doi: 10.1098/rstb.2007.2238
- Ball, E.E., de Jong, D.M., Schierwater, B., Shinzato, C., Hayward, D.C., Miller, D.J. (2007): Implications of cnidarian gene expression patterns for the origins of diploblasty – is the glass half full or half empty? *Integr. Comp. Biol.*, 47/5, 701-711
- Bemis, W.E., Hetherington, T.E. (1982): The rostral organ of *Latimeria chalumnae*: morphological evidence of an electroreceptive function. *Copeia*, 467-471
- Bengtson, S. (2002): Origins and early evolution of predation. In: The Fossil Record of Predation (Eds. M. Kowalewski, P.H. Kelley). *The Paleontological Society Papers*, 8, 289-317
- Benton, M.J. (2007): Paläontologie der Wirbeltiere. Dr. Friedrich Pfeil Verlag, München, 472 S.
- Berenbrink, M. (2007): Historical reconstructions of evolving physiological complexity: O₂ secretion in the eye and swimbladder of fishes. *J. Exp. Biol.*, 209, 1641-1652. doi: 10.1242/jeb.003319
- Berner, R.A. (1999): Atmospheric oxygen over Phanerozoic time. *PNAS*, 96/20, 10955-10957
- Berner, R.A., Beerling, D.J., Dudley, R., Robinson, J.M., Wildman, Jr., R.A. (2003): Phanerozoic Atmospheric Oxygen. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 31, 105-134
- Bird, R.T. (1944): Did *Brontosaurus* ever walk on land? *Nat. Hist.*, 53, 60-67
- Blackburn, T.J., Olsen, P.E., Bowring, S.A., McLean, N.M., Kent, D.V., Puffer, J., McHone, G., Rasbury, E.T., Et-Touhami, M. (2013): Zircon U-Pb geochronology links the end-Triassic extinction with the Central Atlantic Magmatic Province. doi: 10.1126/science.1234204

- Blair, J.E., Hedges, S.B. (2005): Molecular clocks do not support Cambrian Explosion. *Mol. Biol. Evol.*, 22/3, 387-390
- Blaxter, J.H.S. (1980): The effect of hydrostatic pressure on fishes. In: Environmental Physiology of Fishes (Ed. M.A. Ali), Plenum Press, New York, 369-386
- Block, B.A. (1986): Structure of the brain and eye heater tissue in marlins, sailfish, and spearfishes. *J. Morphol.*, 190/2, 169-189
- Block, B.A., Booth, D. (1992): Direct measurement of swimming speeds and depth of blue marlins. *J. Exp. Biol.*, 166, 267-284
- Bodznick, D., Preston, D.G. (1983): Physiological characterization of electroreceptors in the lampreys *Ichthyomyzon unicuspis* and *Petromyzon marinus*. *J. Comp. Physiol.*, 152/2, 209-217
- Boero, F., Bouillon, J., Piraino, S. (2005): The role of *Cnidaria* in evolution and ecology. *Ital. J. Zool.*, 72, 65-71
- Boero, F., Schierwater, B., Piraino, S. (2007): Cnidarian milestones in metazoan evolution. *Integr. Comp. Biol.*, 47/5, 693-700
- Brito, P.M., Meunier, F.J., Clement, G., Geffard-Kuriyama, D. (2010): The histological structure of the calcified lung of the fossil coelacanth *Axelrodichthys araripensis* (Actinistia: Mawsoniidae). *Palaeontology*, 53/6, 1281-1290
- Brotz, L., Cheung, W.W.L., Kleisner, K., Pakhomov, E., Pauly, D. (2012): Increasing jellyfish populations: trends in large marine ecosystems. *Hydrobiologia*, 690, 3-20. doi: 10.1007/s10750-012-1039-7
- Bugrova, E.M. (1996): Recovery of North Caucasus foraminiferal assemblages after the pre-Danian extinctions. *Geol. Soc., London, Spec. Publ.*, 102, 337-342
- Butler, J.L., Percy, W.G. (1972): Swimbladder morphology and specific gravity of Myctophids off Oregon. *J. Fish Res. Bd. Canada*, 29/8, 1145-1150
- Carpenter, K. (2006): Biggest of the big: a critical re-evaluation of the mega-sauropod *Amphicoelias fragillimus* Cope, 1878. In: Paleontology and Geology of the Upper Jurassic Morrison Formation (Eds.: J.R. Foster & S.G. Lucas). *New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin* 36, 131-137
- Cartwright, P., Halgedahl, S.L., Hendricks, J.R., Jarrard, R.D., Marques, A.C., et al. (2007): Exceptionally preserved jellyfishes from the Middle Cambrian. *PlosONE*, 2/10: e1121. doi:10.1371/journal.pone.0001121
- Cavalier-Smith, T. (2006): Cell evolution and Earth history: stasis and revolution. *Philos. Trans. R. Soc. London, B. Biol. Sci.*, 361, 969-1006
- Cavin, L. (2001): Effects of the Cretaceous-Tertiary boundary event on bony fishes. In: Geological and Biological Effects of Impact Events (Eds. E. Buffetaut, C. Koeberl), Springer Verlag, 141-158
- Cavin, L. (2008): Palaeobiogeography of Cretaceous bony fishes (Actinistia, Dipnoi and Actinopterygii). *Geol. Soc., London, Spec. Publ.*, 295, 165-183
- Cavin, L., Forey, P.L., Buffetaut, E., Tong, H. (2005): Latest European coelacanth shows Gondwanan affinities. *Biol. Lett.*, 1/2, 176-177. doi: 10.1098/rsbl.2004.0287
- Cavin, L.; Guinot, G. (2014): Coelacanths as “almost living fossils”. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2, Art. 49, 5 S.
- Chin, K. (2007): The paleobiological implications of herbivorous dinosaur coprolites from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana: Why eat wood? *Palaios*, 22/5, 554-566
- Christian, A. (2000): Von Mäusen und Dinosauriern – wie die Größe den Körperbau und die Leistungsfähigkeit eines Tieres beeinflusst. *Praxis der Naturwissenschaften – Biologie*, 4/49, 30-39

- Christian, A. (2001): Wie schnell war ein Dinosaurier? *Praxis der Naturwissenschaften – Biologie*, 1/50, 13-23
- Clauss, M. (2011): Sauropod Biology and the Evolution of Gigantism: What do we know? In: *Biology of the Sauropod Dinosaurs: Understanding the Life of Giants* (Eds. N. Klein, K. Remes, C.T. Gee & P.M. Sander; Series Ed. Farlow, J.), Indiana University Press, Bloomington, 344 S.
- Cloutier, R. (1991): Patterns, trends, and rates of evolution within the Actinistia. *Environmental Biology of Fishes*, 32/1-4, 23-58
- Cloutier, R., Forey, P.L. (1991): Diversity of extinct and living actinistian fishes (Sarcopterygii). *Environmental Biology of Fishes*, 32/1-4, 59-74. doi: 10.1007/BF00007445
- Conway Morris, S. (2006): Darwin's dilemma: the realities of the Cambrian 'explosion'. *Philos. Trans. R. Soc. London, B. Biol. Sci.*, 361 (1470), 1069-1083
- Coombs, W.P. (1980): Swimming ability of carnivorous Dinosaurs. *Science*, 207, 1198-1200
- Dalziel, I.W.D. (1997): Neoproterozoic-Paleozoic geography and tectonics: Review, hypothesis, environmental speculation. *Geol. Soc. Am. Bull.*, 108/1, 16-42
- Darlington, Jr., P.J. (1976): Rates, patterns, and effectiveness of evolution in multi-level situations. *PNAS*, 73/4, 1360-1364
- Denton E.J., Marshall, N.B. (1958): The buoyancy of bathypelagic fishes without a gas-filled swimbladder. *J. mar. biol. Ass. UK*, 37, 753-767
- De Vaney, S.C. (2008): The Interrelationships of Fishes of the Order Stomiiformes. Dissertation submitted to the graduate degree program in Ecology and Evolutionary Biology and the Graduate Faculty of the University of Kansas, 233 S.
- Douzery, E.J.P., Snell, E.A., Baptiste, E., Delsuc, F., Philippe, H. (2004): The timing of eukaryotic evolution: does a relaxed molecular clock reconcile proteins and fossils? *PNAS*, 101/43, 15386-15391
- Dudley, R. (1998): Atmospheric oxygen, giant Paleozoic insects and the evolution of aerial locomotor performance. *The Journal of Experimental Biology*, 201, 1043-1050
- Dyson, M. (2003): Chapter 4. Buoyancy and depth. In: *Animal Performance. Animal Physiology Book 4.* (Ed.: D. Robinson). The Open University, UK, 67-90
- Dzik, J. (2005): Behavioral and anatomical unity of the earliest burrowing animals and the cause of the "Cambrian explosion". *Paleobiology*, 31/3, 503-521
- Dzik, J. (2007): The Verdun Syndrome: simultaneous origin of protective armour and infaunal shelters at the Precambrian-Cambrian transition. *Geol. Soc., London, Spec. Publ.*, 286, 405-414
- Eastman, J.T. (1985): The evolution of neutrally buoyant Notothenioid fishes: Their specializations and potential interactions in the Antarctic marine food web. In: *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs* (Eds: W.R. Siegfried, P.R. Condy, R.M. Laws). Springer Verlag, 430-436
- Ebel, K., Falkenstein, F., Haderer, F.-O., Wild, R. (1998): *Ctenosauriscus koeneni* (v. Huene) und der Rausuchier von Waldshut – Biomechanische Deutung der Wirbelsäule und Beziehungen zu *Chirotherium sickleri* Kamp. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, B, 261, 1-18
- Eberth, D.A. (2011): A revised stratigraphic Architecture and History for the Horseshoe Canyon Formation (Upper Cretaceous), Southern Alberta Plains. Search and Discovery Article # 10294
- Eldredge, N. (1989): *Life Pulse: Episodes from the Story of the Fossil Record.* Pelican/Penguin Books, London, 246 S.

- Eldredge, N., Gould, S.J. (1972): Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. In: Models of Paleobiology (Ed. T.J.M. Schopf), Freeman, Cooper and Co., San Francisco, 82-115
- Ezquerro, R., Doublet, S., Costeur, L., Galton, P.M., Perez-Lorente, F. (2007): Were non-avian theropod dinosaurs able to swim? Supportive evidence from an Early Cretaceous trackway, Cameros Basin (La Rioja, Spain). *Geology*, 35/6, 507-510
- Fänge, R. (1958): The structure and function of the gasbladder in *Argentina silus*. *Quart. Jour. of Microscopical Sci.*, 99, 95-102
- Fernandes, A.C.S., Carvalho, I.S. (2006): Invertebrate ichnofossils from the Adamantina Formation (Bauru Basin, Late Cretaceous), *Brasil. Rev. Bras. Paleontol.*, 9/2, 211-220
- Fike, D.A., Grotzinger, J.P., Pratt, L.M., Summons, R.E. (2006): Oxidation of the Ediacaran Ocean. *Nature*, 444, 744-747
- Finnerty, J.R., Pang, K., Burton, P., Paulson, D., Martindale, M.Q. (2004): Origins of bilateral symmetry: Hox and dpp expression in a sea anemone. *Science*, 304, 1335-1337
- Fischbach, E., Jenkins, J.H., Sturrock, P.A. (2011): Evidence for time-varying nuclear decay rates: experimental results and their implications for New Physics. Rencontres de Moriond 2011: Gravitational Waves and Experimental Gravity (20-27 March 2011), La Thuile, Aosta Valley, Italy. *arXiv*: 1106.1470v1 [nucl-ex]
- Forey, P.L. (1998): History of the Coelacanth Fishes. Chapman & Hall, London, 443 S.
- Frey, E., Tischlinger, H., Krüger, W.R., Hone, D. (2007): Pterosaurier als Flugmaschinen: Bionische Forschung in der Paläontologie? *Fossilien*, 24/2, 79-84
- Fricke, H. (2002): Quastenflosser, Gaias Welt und unsere Verantwortung. *Oldenburger Universitätsreden Vorträge Ansprachen Aufsätze*, 136, 26 pp
- Friedman, M. (2009): Ecomorphological selectivity among marine teleost fishes during the end-Cretaceous extinction. *PNAS*, 106/13, 5218-5223. doi: 10.1073/pnas.0808468106
- Friedman, M. (2010): Explosive morphological diversification of spiny-finned teleost fishes in the aftermath of the end-Cretaceous extinction. *Proc. R. Soc. B*, 277 (No. 1688), 1675-1683. doi: 10.1098/rspb.2009.2177
- Friedman, M. (2012): Ray-finned fishes (Osteichthyes, Actinopterygii) from the type Maastrichtian, the Netherlands and Belgium. *Scripta Geologica, Spec. Issue*, 8, 113-142
- Friedman, M., Coates, M.I. (2006): A newly recognized fossil coelacanth highlights the early morphological diversification of the clade. *Proc. R. Soc. B*, 273, 245-250. doi:10.1098/rspb.2005.3316
- Friedman, M., Shimada, K., Martin, L.D., Everhart, M.J., Liston, J., Maltese, A., Triebold, M. (2010): 100-million-year dynasty of giant planktivorous bony fishes in the Mesozoic seas. *Science*, 327 (No. 5968), 990-993
- Gaucher, C., Sial, A., Haverson, G., Frimmel, H.E. (2010): The Neoproterozoic and Cambrian: A time of upheavels, extremes and innovations. In: Neoproterozoic-Cambrian Tectonics, Global Change and Evolution: A Focus on Southwestern Gondwana. (Eds.: C. Gaucher, A.N. Sial, G.P. Halverson & H.E. Frimmel). *Developments in Precambrian Geology* 16, 3-11
- Gill, A.C., Mooi, R.D. (2002): Phylogeny and Systematics of Fishes. In: Handbook of Fish Biology and Fisheries. Vol.1 Fish Biology (Eds.: P.J.B. Hart, J.D. Reynolds), Wiley, 15-42
- Gosh, P., Bhattacharya, S.K., Sahni, A., Kar, R.K., Mohabey, D.M., Ambwani, K. (2003): Dinosaur coprolites from the Late Cretaceous (Maastrichtian) Lameta Formation of India: isotopic and other markers suggesting a C₃ plant diet. *Cret. Research*, 24/6, 743-750
- Gould, S.J., Eldredge, N. (1977): Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, 3/2, 115-151

- Grazhdankin, D. (2004): Patterns of distribution in the Ediacaran biotas: facies versus biogeography and evolution. *Paleobiology*, 30/2, 203-221
- Haggerty, B.M. (1996): Episodes of flood-basalt volcanism defined by $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ age distributions: Correlation with mass extinctions? *J. Undergrad. Sci.*, 3, 155-164
- Hall, B.K., Hallgrímsson, B. (2008). *Strickberger's Evolution*. 4th Edition. Jones and Bartlett Publishers, 760 S.
- Han, J., Kubota, S., Uchida, H-o., Stanley, G.D. Jr., Yao, X., et al. (2010). Tiny sea anemone from the Lower Cambrian of China. *PlosONE*, 5/10, e13276. doi:10.1371/journal.pone.0013276
- Harlé, E., Harlé, A. (1911): Le vol de grands Reptiles et Insectes disparus semble indiquer une pression atmosphérique élevée. *Bull. Soc. Géol. France* (4), XI, 118-121
- Heintz, A. (1939): Die Entwicklung des Tierreiches. *Die Naturwissenschaften*, 27/14, 223-226
- Helfman, G.S., Collette, B.B., Facey, D.E., Bowen, B.W. (2009): *The Diversity of Fishes: Biology, Evolution and Ecology*. 2nd edition, Wiley-Blackwell, Chichester, 736 S.
- Hildebrand, M., Goslow, G.E. (2004): *Vergleichende und funktionelle Anatomie der Wirbeltiere*. Springer Verlag, 719 S.
- Hoffman, P.F., Schrag, D.P. (2000): Snowball Earth. *Scientific American*, 282, 68-75
- Hokkanen, J.E.I. (1986): The size of the largest land animal. *Journal of Theoretical Biology*, 118, 491-499
- Holland, H.D. (1992): Chemistry and Evolution of the Proterozoic Ocean. In: *The Proterozoic Biosphere: a Multidisciplinary Study* (Eds.: J.W. Schopf & C. Klein). Cambridge University Press, 169-172
- Hollocher, T.C., Chin, K., Hollocher, K.T., Kruge, M.A. (2001): Bacterial residues in coprolite of herbivorous Dinosaurs: Role of Bacteria in mineralization of feces. *Palaio*, 16/6, 547-565
- Huber, B.T., MacLeod, K.G., Leckie, R.M. (2009): Planktonic foraminiferal extinction and associated paleoceanographic changes across the Aptian-Albian boundary. In: Anonymous, *GSA, 2009 annual meeting*, 41/7, 241
- Huelsenbeck, J.P., Rannala, B., Masly, J.P. (2000): Accomodating phylogenetic uncertainty in evolutionary studies. *Science*, 288 (No. 5475), 2349-2350. doi: 10.1126/science.288.5475.2349
- Hummel, J., Gee, C.T., Südekum, K.-H., Sander, P.M., Nogge, G., Clauss, M. (2008): *In vitro* digestibility of fern and gymnosperm foliage: implications for sauropod feeding ecology and diet selection. *Proc. R. Soc.*, B, 275, 1015-1021
- Hurrell, S. (1994): *Dinosaurs and the Expanding Earth*. Oneoff Publishing, 250 S.
- Hurrell, S. (2011): Ancient Life's Gravity and its Implications for the Expanding Earth. Extended Abstracts Book, 31-34, 37th Interdisciplinary Workshop of the International School of Geophysics, Erice, Sicily, 4-9 October 2011
- Jablonski, D. (2000): Micro- and Macroevolution: Scale and Hierarchy in Evolutionary Biology and Paleobiology. *Paleobiology*, 26/4, Supplement, 15-52
- Janik, S. (2007) <http://www.e3.physik.unidortmund.de/~suter/Seminare/MedPhys06/Skalierungsgesetz.pdf> (Abgerufen: 05.04.2016)
- Johnson, G.D., Patterson, C. (1993): Percomorph phylogeny: a survey of acanthomorphs and a new proposal. *Bulletin of Marine Science*, 52/1, 554-626
- Jordan, D.S. (1905): *A Guide to the Study of Fishes*. Vol. I. Henry Holt & Comp., New York, 624 S.

- Jorgensen, J.M. (2005): 3. Morphology of electroreceptive sensory organs. In: Electroreception (Eds. T.H. Bullock, C.D. Hopkins, A.N. Popper, R.R. Fay), Springer Verlag, 47-67. doi: 10.1007/0-387-28275-0_3
- Junker, R. (1998): Einzigartige Baumgestalten: Die Bärlappbäume des Karbons. *Studium Integrale Journal*, 5/2, 51-57
- Kar, R.K., Sharma, N., Kar, R. (2004): Occurrence of fossil fungi in dinosaur dung and its implication on food habit. *Current Science*, 87/8, 1053-1056
- Kazmierczak, J., Ittekkot, V., Degens, E.T. (1985): Biocalcification through time: environmental challenge and cellular response. *Paläontologische Zeitschrift*, 59/1-2, 15-33
- Kazmierczak, J., Kempe, S. (2006): Genuine modern analogues of Precambrian stromatolites from caldera lakes of Niuafo'ou Island, Tonga. *Naturwissenschaften*, 93, 119-126
- Keller, G., Armstrong, H., Courtillot, V., Harper, D., Joachimski, M., Kerr, A., MacLeod, N., Napier, W., Palfy, A., Wignall, P. (2012): Volcanism, impacts and mass extinctions (long version). <http://www.geolsoc.org.uk/Geoscientist/Archive/November-2012/Volcanism-impacts-and-mass-extinctions-2> (Abgerufen: 19.10.2015)
- Kempe, S., Kazmierczak, J. (2007): Hydrochemical key to the genesis of calcareous non-laminated and laminated Cyanobacterial Microbialites. In: Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments (Ed. J. Seckbach), 239-264
- Kerp, H. (1996): Der Wandel der Wälder im Laufe des Erdalters. *Natur und Museum*, 126/12, 421-430
- Kershaw, S., Cundy, A. (2000): Oceanography: An Earth Science Perspective. Stanley Thornes, Cheltenham, UK, 276 S.
- Khanna, D.R., Yadav, P.R. (2004): Biology of Fishes. Discovery Publishing House, New Delhi, 389 S.
- Kingsolver, J.G. and Pfennig, D.W., (2004). Individual-level selection as a cause of Cope's Rule of phyletic size increase. *Evolution*, 58/7, 1608-1612
- Kirschvink, J.L. (1992): Late Proterozoic low-latitude global glaciation: The Snowball Earth. Section 2.3 In: The Proterozoic Biosphere: A Multidisciplinary Study (Eds. J.W. Schopf, C. Klein, & D. Des Maris). Cambridge University Press, 51-52.
- Kleckner, R.C. (1980): Swim bladder volume maintenance related to initial oceanic migratory depth in silver-phase *Anguilla rostrata*. *Science*, 208, 1481-1482
- Kleckner, R.C., Krueger, W.H. (1981): Changes in swimbladder retial morphology in *Anguilla rostrata* during premigration metamorphosis. *Journal of Fish Biology*, 18/5, 569-577
- Klimley, A.P. (1993): Highly directional swimming by scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, and subsurface irradiance, temperature, bathymetry, and geomagnetic field. *Marine Biology*, 117/1, 1-22. doi: 10.1007/BF00346421
- Klimley, A.P., Beavers, S.C., Curtis, T.H., Jorgensen, S.J. (2002): Movements and swimming behaviour of three species of sharks in La Jolla Canyon, California. *Environmental Biology of Fishes*, 63, 117-135
- Klimley, A.P., Kihlslinger, R.L., Kelly, J.T. (2005): Directional and non-directional movements of bat rays, *Myliobatis californica*, in Tomales Bay, California. *Environmental Biology of Fishes*, 74, 79-88. doi: 10.1007/s10641-005-3997-3
- Koch, I. (2009): Lebende Fossilien. In: Evolution. Der Fluss des Lebens (Eds. U. Schmid, G. Bechly). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, Ser. C, 66-67, 124-135
- Kollmann, F. (1982): Technologie des Holzes und der Holzwerkstoffe. 2. Auflage. Springer Verlag, Berlin, 1050 S.
- Kort, L. (1949): Das Wachsen der Erde und die Wanderung der Kontinente. Eigenverlag, Hannover, 55 S.

- Kriwet, J., Benton, M. (2004): Neoselachian (Chondrichthyes, Elasmobranchii) diversity across the Cretaceous-Tertiary boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 214/3, 181-194
- Kutschera, U. (2001): *Evolutionsbiologie. Eine allgemeine Einführung*. Parey Buchverlag, 273 S.
- Landry Jr., S.O. (1994): Love's labor lost: mating in large dinosaurs. Presentation at an international conference of vertebrate morphologists at the University of Chicago (in: http://articles.chicagotribune.com/1994-08-30/features/9408300026_1_large-dinosaurs-landry-two-dinosaurs (Abgerufen: 05.04.2016))
- Lee, Y.-N., Huh, M. (2002): Manus-only sauropod tracks in the Uhangri Formation (Upper Cretaceous), Korea and their paleobiological implications. *Journal of Paleontology*, 76/3, 558-564
- Li, D., Azuma, Y., Fujita, M., Lee, Y.-N., Arakawa, Y. (2006): A preliminary report on two new vertebrate track sites including dinosaurs from the Early Cretaceous Hekou Group, Gansu Province, China. *J. Paleont. Soc. Korea*, 22/1, 29-49
- Liem, K.F. (1990): Key evolutionary innovations, differential diversity and symecomorphosis. In: *Evolutionary Innovations* (Ed. M.H. Nitecki), The University of Chicago Press, 147-170
- Lockley, M.G., Wright, J.L. (2003): Pterosaur swim tracks and other ichnological evidence of behaviour and ecology. *Geol. Soc., London, Spec. Publ.*, 217/1, 297-313
- Logan, G.A., Hayes, J.M., Hieshima, G.B., Summons, R.E. (1995): Terminal Proterozoic reorganization of biogeochemical cycles. *Nature*, 376, 53-56
- Lund, R., Lund, W.L. (1985): Coelacanths from the Bear Gulch Limestone (Namurian) of Montana and the evolution of the *Coelacanthiformes*. *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, 25, 1-74
- MacLeod, N. (2005a): End-Cretaceous extinctions. In: *Encyclopedia of Geology* (Eds. R.C. Selley, L.R.M. Cocks, I.R. Plimer). Academic Press, London, 372-386
- MacLeod, N. (2005b): Cretaceous. In: *Encyclopedia of Geology* (Eds. R.C. Selley, L.R.M. Cocks, I.R. Plimer). Academic Press, London, 360-372
- Magueijo, J. (2003): *Schneller als die Lichtgeschwindigkeit. Der Entwurf einer neuen Kosmologie*. Verlag Bertelsmann, München, 352 S.
- Maisey, J.G. (1986): Coelacanths from the Lower Cretaceous of Brazil. *An. Mus. Nat. Hist.*, 2866, 1-30
- Mantell, G.A. (1822): *The Fossils of the South Downs; or Illustrations of the Geology of Sussex*, London, 327 S.
- Mantell, G.A. (1851): *Petrifactions and their Teachings; or A Hand-book to the Gallery of Organic Remains of the British Museum*. Henry G. Bohn, London, 496 S.
- Marshall, N.B. (1960): Swimbladder structure of deep-sea fishes in relation to their systematics and biology. *Discovery Reports*, XXXI, University Press, Cambridge, 1-122
- Marshall, N.B. (1962): Observations on Heteromi, an order of teleost fishes. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, Zool., 9/6, 249-270
- Martindale, M.Q., Pang, K., Finnerty, J.R. (2004): Investigating the origins of triploblasty: 'mesodermal' gene expression in a diploblastic animal, the sea anemone *Nematostella vectensis* (phylum, *Cnidaria*; class *Anthozoa*). *Development*, 131/10, 2463-2474
- Marzoli, A., Renne, P.R., Piccirillo, E.M., Ernesto, M., Bellieni, G., De Min, A. (1999): Extensive 200-Million-Year-Old Continental Flood Basalts of the Central Atlantic Magmatic Province. *Science*, 284, 616-618
- Mateus, O. (2006). Late Jurassic dinosaurs from the Morrison Formation (USA), the Lourinhã and Alcobaça Formations (Portugal), and the Tendaguru Beds (Tanzania): a comparison.

- In: Paleontology and Geology of the Upper Jurassic Morrison Formation (Eds. J.R. Foster, S.G. Lucas). *New Mexico Museum of Natural History and Science*, Bulletin 36, 223-231.
- Matus, D.Q., Pang, K., Marlow, H., Dunn, C.W., Thomsen, G.H., Martindale, M.Q. (2006): Molecular evidence for deep evolutionary roots of bilaterality in animal development. *PNAS*, 103/30, 11195-11200. doi: 10.1073/pnas.0601257103
- Maxlow, J. (1998): Global expansion tectonics: Exponential Earth Expansion from the Early Jurassic to the Present. Terrella Consultants, 81 S.
- Maxlow, J. (2011): Global Expansion Tectonics. Extended Abstracts Book, 69-73, 37th Interdisciplinary Workshop of the International School of Geophysics, Erice, Sicily, 4-9 October 2011
- McAllister, J.A. (1989): Dakota Formation tracks from Kansas; implications for the recognition of tetrapod subaqueous traces. In: Dinosaur Tracks and Traces (Eds. D.D. Gillette & M.G. Lockley). Cambridge University Press, 343-348
- McCall, G.J.H. (2010): New paradigm for the early Earth: did plate tectonics as we know it not operate until the end of the Archean? *Australian J. Earth Sci.*, 57/3, 349-355
- McMenamin, M.A.S. (1998): The Garden of Ediacara. Columbia University Press, New York, 295 S.
- Meyer, S.C., Ross, M.R., Nelson, P., Chien, P. (2004): The Cambrian Explosion: Biology's "Big Bang". In: Darwinism, Design and Public Education (Eds. J.A. Campbell & S.C. Meyer). Michigan State University Press, Lansing, 323-402
- Meyers, P.A., Simoneit, B.R.T. (1990): Global comparisons of organic matter in sediments across the Cretaceous/Tertiary boundary. *Org. Geochem.*, 16/4-6, 641-648
- Mickelson, D.L., King, M.R., Getty, P., Mickelson, K.A. (2005): Subaqueous tetrapod swim tracks from the Middle Jurassic: Bighorn Canyon National Recreation Area (BCNRA), Wyoming, U.S.A. Paper No. 195-11 at the 2005 Salt Lake City Annual Meeting
- Miya, M., Pietsch, T.W., Orr, J.W., Arnold, R.A., Satoh, T.P., Shedlock, A.M., Ho, H.-C., Shimazaki, M., Yabe, M., Nishida, M. (2010): Evolutionary history of anglerfishes (Teleostei: Lophiiformes): a mitogenomic perspective. *BMC Evol., Biol.*, 10:58. doi: 10.1186/1471-2148-10-58
- Moffat, J.W. (2008): Reinventing Gravity. A Physicist Goes Beyond Einstein. HarperCollins Publishers, 272 S.
- Moore, B.R., Donoghue, M.J. (2009): A Bayesian approach for evaluating the impact of historical events on rates of diversification. *PNAS*, 106/11, 4307-4312. doi: 10.1073/pnas.0807230106
- Moyes, C.D., Schulte, P.M. (2008): Tierphysiologie. Pearson Studium, München, 785 S.
- Nakabayashi, I., Karahara, I., Tamaoki, D., Masuda, K., Wakasugi, T., Yamada, K., Soga, K., Hoson, T., Kamisaka, S. (2006): Hypergravity stimulus enhances primary xylem development and decreases mechanical properties of secondary cell walls in inflorescence stems of *Arabidopsis thaliana*. *Ann. Bot.*, 97/6, 1083-1090
- Nakanishi, M., Tamaki, K., Kobayashi, K. (1992): Magnetic anomaly lineations from Late Jurassic to Early Cretaceous in the west-central Pacific Ocean. *Geophys. J. Int.*, 109, 701-719
- Nakatani, M., Miya, M., Mabuchi, K., Saitoh, K., Nishida, M. (2011): Evolutionary history of Otophysi (Teleostei), a major clade of the modern freshwater fishes: Pangean origin and Mesozoic radiation. *BMC Evol., Biol.*, 11:177. doi: 10.1186/1471-2148-11-177
- Narbonne, G.M. (1998): The Ediacara Biota: A Terminal Neoproterozoic Experiment in the Evolution of Life. *GSA Today*, 8/2, 1-6
Nature, 143, 464 (18 March 1939), doi: 10.1038/143464a0 (24.05.2012)
- Nelson, J. (2006): Fishes of the World. 4th. Ed., John Wiley & Sons, Hoboken, USA, 624 S.

- Niemz, P. (2005): Physik des Holzes. ETH. Institut für Baustoffe, Zürich, 50 S.
- O’Leary M.A., Bloch, J.I., Flynn, J.J., Gaudin, T.J., Giallombardo, A., Giannini, N.P. u.a. (2013): The placental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of placentals. *Science*, 339, 662-667. doi: 10.1126/science.1229237
- Omland, K.E., Cook, L.G., Crisp, M.D. (2008): Tree thinking for all biology: the problem with reading phylogenies as ladders of progress. *BioEssays*, 30/9, 854-867
- Owen, R.M., Zimmerman, A.R.B. (1991): 20. Geochemistry of the Cretaceous/Tertiary boundary at hole 752B, Broken Ridge. In: Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results (Eds. J. Weissel, J. Peirce, E. Taylor, J. Alt et al.), 121, 423-433
- Palfy, J., Smith, P.L., Mortensen, J.K. (2002): Dating the end-Triassic and Early Jurassic mass extinctions, correlative large igneous provinces, and isotopic events. In: Catastrophic Events and Mass Extinctions: Impacts and Beyond (Eds. C. Koeberl, K.G. MacLeod), *Geol. Soc. Am., Spec. Paper* 356, 523-532
- Parenti, L.E. (2008): Life history patterns and biogeography: an interpretation of diadromy in fishes. *Ann. Missouri Bot. Garden*, 95, 232-247
- Patterson, C. (1964): A review of Mesozoic acanthopterygian fishes, with special reference to those of the English Chalk. *Philos. Trans.R. Soc. London*, 247, 213-482
- Patton, S., Thomas, A.J. (1971): Composition of lipid foams from swim bladders of two deep ocean fish species. *Journal of Lipid Research*, 12, 331-335
- Pelster, B. (2009): Buoyancy control in aquatic vertebrates. In: Cardio-Respiratory Control in Vertebrates: Comparative and Evolutionary Aspects (Eds. M.L. Glass, S.C. Wood), Springer Verlag, 65-98
- Percival, S.F., Fischer, A.G. (1977): Changes in calcareous nannoplankton in the Cretaceous – Tertiary biotic crisis at Zumaya, Spain. *Evol. Theory*, 2, 1-35
- Phleger, C.F., Benson, A.A. (1971): Cholesterol and hyperbaric oxygen in swimbladders of deep sea fishes. *Nature*, 230, 122
- Phleger, C.F., Holtz, R.B. (1973): The membranous lining of the swimbladders of deep sea fishes: I. Morphology and chemical composition. *Comp. Bioch. Physiol.*, 45B, 867-873
- Prasad, V., Ströberg, C.A.E., Alimohammadian, H., Sahni, A. (2005): Dinosaur coprolites and the early evolution of grasses and grazers. *Science*, 310, 1177-1180
- Premoli Silva, I., Bolli, H.M. (1973): 11. Late Cretaceous to Eocene planktonic foraminifera and stratigraphy of Leg15 sites in the Caribbean Sea. In: DSDP Initial Reports, XV (Eds. N.T. Edgar, J.B. Saunders et al.), Washington (U.S. Government Printing Office), 499-547. doi: 10.2973/dsdproc.15.1973
- Rampino, M.R., Stothers, R.B. (1988): Flood basalt volcanism during the past 250 million years. *Science*, 241, 663-668
- Rannala, B., Yang, Z. (2007): Inferring speciation times under an episodic molecular clock. *Syst. Biol.*, 56/3, 453-466. doi: 10.1080/10635150701420643
- Raup, D.M. (1994): The role of extinction in evolution. *PNAS*, 91, 6758-6763
- Revell, L.J., Harmon, L.J., Glor, R.E. (2005): Under-parameterized model of sequence evolution leads to bias in the estimation of diversification rates from molecular phylogenies. *Syst. Biol.*, 54/6, 973-983. doi: 10.1080/10635150500354647
- Righton, D., Aarestrup, K., Jellyman, D., Sébert, P., Thillart, G., Tsukamoto, K. (2013): Extreme swimming: the oceanic migrations of Anguillids. In: Swimming Physiology of Fish (Eds. A.P. Palstra, J.V. Planas), Springer Verlag, 19-44
- Robertson, D.S., McKenna, M.C., Toon, O.B., Hope, S., Lillegraven, J.A. (2004): Survival in the first hours of the Cenozoic. *GSA Bull.*, 116/5-6, 760-768. doi: 10.1130/B25402.1
- Rößler, R. (2006): Einzigartig und dennoch ausgestorben – die Schachtelhalmgiganten des Perms. *Fossilien*, 23/2, 87-92

- Rothschild, B.M., Molnar, R.E. (2005): Sauropod stress features as clues to activity. In: Thunder-Lizard – The Sauropodomorph Dinosaurs. Tidwell & Carpenter, Indiana University Press, 381-392
- Sahney, S., Benton, M.J., Falcon-Lang, H.J. (2010): Rainforest collapse triggered Carboniferous tetrapod diversification in Euramerica. *Geology*, 38/12, 1079-1082. Doi: 10.1130/G31182.1
- Sahni, A., Khosla, A. Sahni, N. (1999): Fossil seeds from the Lameta Formation (Late Cretaceous), Jabalpur, India. *J. of the Palaeontolog. Soc. of India*, 44, 15-23
- Santini, F., Harmon, L.J., Carnevale, G., Alfaro, M.E. (2009): Did genome duplication drive the origin of teleosts? A comparative study of diversification in ray-finned fishes. *BMC Evol. Biol.*, 9: 194. doi: 10.1186/1471-2148-9-194
- Schaeffer, B. (1952): The Triassic coelacanth fish *Diplurus*, with observations on the evolution of the Coelacanthini. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 99, 25-78
- Schaffner, G. (2001): Bone changes in weightlessness. http://ocw.mit.edu/courses/aeronautics-and-astronautics/16-423j-aerospace-biomedical-and-life-support-engineering-spring-2006/readings/bone_background.pdf (Abgerufen: 05.04.2016)
- Schudack, M.E. (1999): Some Charophytes from the Middle Dinosaur Member of the Tendaguru Formation (Upper Jurassic of Tanzania). *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin*, Geowissenschaftliche Reihe, 2, 201-205
- Schulte, P., et al. (2010): The Chicxulub Asteroid Impact and Mass Extinction at the Cretaceous-Paleogene Boundary. *Science*, 327 (No.5970), 1214-1218
- Schwarzahns, W. (1996): Otoliths from the Maastrichtian of Bavaria and their evolutionary significance. In: Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology (Eds. G. Arratia, G. Viehl), Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 417-431
- Schwarzahns, W. (2003): Fish otoliths from the Paleocene of Denmark. *Geol. Survey Den. Green. Bull.*, 2, 94 S.
- Schwarzahns, W. (2004): Fish otoliths from the Paleocene (Selandian) of West Greenland. *Meddelelser om Grønland, Geoscience*, 42, Danish Polar Center, 32 S.
- Scotese, C.R. (2003): Paleomap Project. <http://www.Scotese.com> (Abgerufen: 05.04.2016)
- Scotese, C.R. (2009): Late Proterozoic plate tectonics and paleogeography: a tale of two supercontinents, Rodinia and Pannotia. *Geol. Soc. London, Spec. Publ.*, 326, 67-83
- Sébert, P., Vettier, A., Amérand, A., Moisan, C. (2009): Chapter 5. High Pressure Resistance and Adaptation of European Eels. In: Spawning Migration of the European Eel: Reproduction Index, A Useful Tool For Conservation Management (Eds. G. Thillart, S. Dufour, J.C. Rankin), Springer Verlag, 99-127
- Seipel, K., Schmid, V. (2005): Evolution of striated muscle: jellyfish and the origin of triploblasty. *Dev. Biol.*, 282/1, 14-26
- Seipel, K., Schmid, V. (2006): Mesodermal anatomies in cnidarian polyps and medusae. *Int. J. Dev. Biol.*, 50/7, 589-599
- Sepkoski, J.J.Jr. (2002): A compendium of fossil marine animal genera. Edited by D. Jablonski & M. Foote. *Bull. Am. Paleont.*, 363, 500 S.
- Sewell, J.O., van der Wal, R.S.W., van der Zwan, K., van Oosterhout, C., Dijkstra, H.A., Scotese, C.R. (2007): Climate model boundary conditions for four Cretaceous time slices. *Clim.Past*, 3, 647-657, doi:10.5194/cp-3-647-2007
- Seymour, R.S., Lilliwite, H.B. (2000): Hearts, neck posture and metabolic intensity of sauropod dinosaurs. *Proc. Biol. Sci.*, 267 (1455), 1883-1887
- Sheehan, P.M., Fastovsky, D. E. (1992): Major extinctions of land-dwelling vertebrates at the Cretaceous-Tertiary boundary, eastern Montana. *Geology*, 20/6, 556-560

- Sinensky, M. (1974): Homeoviscous adaptation – a homeostatic process that regulates the viscosity of membrane lipids in *Escherichia coli*. *PNAS*, 71/2, 522-525
- Soligo, C., Will, O., Tavaré, S., Marshall, C.R., Martin, R.D. (2007): New light on the dates of primate origins and divergence. In: *Primate Origins: Adaptations and Evolution* (Eds. M.J. Ravosa, M. Dagosto), Springer, New York, 29-49
- Sondag, E. (1996): The Effects of Hypergravity on Function and Structure of the Peripheral Vestibular System. Chapter 3 Effects of prolonged hypergravity on the anatomy and behaviour of small animals. [Academic Thesis]. Academic Medical center (AMC) of the University of Amsterdam. <http://www.descsite.nl/Frames.htm> (Abgerufen: 05.04.2016)
- Sparwasser, K. (1999): Neues vom Quastenflosser – die Geschichte eines seltsamen Fisches. <http://www.perentie-productions.de/fileadmin/media/Berichte/pdfs/quastenflosser.pdf> (Abgerufen: 05.04.2016)
- Steen, J.B. (1970): 10. The swim bladder as an hydrostatic organ. In: *Fish Physiology*, vol. IV (Eds. W.S. Hoar, D.J. Randall), Academic Press, 413-443
- Stiassny, M.L.J., Wiley, E.O., Johnson, G.D., de Carvalho, M.R. (2004): 24. Gnathostome fishes. In: *Assembling the Tree of Life* (Eds. J. Cracraft, M.J. Donoghue), Oxford University Press, 410-429
- Stone, D.D., Crisp, E.L. (2000): Field studies in Utah, http://w3.marietta.edu/~biol/utahtrip06/images/utah_handout_2000.pdf (Abgerufen: 05.04.2016)
- Storch, V., Welsch, U., Wink, M. (2007): *Evolutionsbiologie*. 2. Auflage, Springer Verlag, 519 S.
- Storch, V., Welsch, U. (2009): *Kükenthal Zoologisches Praktikum*. 26. Auflage, Spektrum Akademischer Verlag, 530 S.
- Stothers, R.B., Rampino, M.R. (1990): Periodicity in flood basalts, mass extinctions, and impacts; a statistical view and a model. In: *Global Catastrophes in Earth History* (Eds.: V.L. Sharpton, P.D. Ward). *Geol. Soc. Am. Spec. Pap.*, 247, 9-18
- Suess, E. (1888-1909): *Das Antlitz der Erde*. 3 Bde., Verlag F. Tempsky, Wien
- Swenson, N.G., Enquist, B.J. (2007): Ecological and evolutionary determinants of a key functional trait: Wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany*, 94, 451-459
- Taylor, R.L. (1993): The effects of prolonged weightlessness and reduced gravity environments on human survival. *J. Br. Interplanet. Soc.*, 46/3, 97-106
- Tsukamoto, K., Yamada, Y., Okamura, A., Kaneko, T., Tanaka, H., Miller, M.J., Horie, N., Mikawa, N., Utoh, T., Tanaka, S. (2009): Positive buoyancy in eel leptocephali: an adaptation for life in the ocean surface layer. *Mar. Biol.*, 156, 835-846
- Tsukamoto, Y., Okiyama, M. (1997): Metamorphosis of the Pacific Tarpon, *Megalops cyprinoides* (Elopiformes, Megalopidae) with remarks of development patterns in the Elopomorpha. *Bull. Of Marine Science*, 60/1, 23-36
- Tucholke, B.E., Vogt, P.R. (1979): 1. Introduction and explanatory notes, Leg 43 Deep Sea Drilling Project. In: *DSDP Volume XLIII*, 5-27. doi: 10.2973/dsdp.proc.43.1979
- Turner, C.E., Fishman, N.S. (1991): Jurassic Lake T'oo'dichi': a large alkaline, saline lake, Morrison Formation, Eastern Colorado Plateau, *Geol. Soc. Am. Bull.*, 103/4, 538-558
- Turner, C.E., Peterson, F. (2004): Reconstruction of the Upper Jurassic Morrison Formation extinct ecosystem – a synthesis. *Sedim. Geol.*, 167, 309-355
- Van Iten, H., Marques, A.C., Leme, J.M., Pacheco, M.L.A.F., Simoes, M.G. (2014): Origin and early diversification of the phylum Cnidaria Verrill: major developments in the analysis of the taxon's Proterozoic-Cambrian history. *Palaeontology*, 57/4, 677-690
- Vermeij, G.J. (1978): *Biogeography and adaptation: patterns of marine life*. Harvard University Press, Cambridge, 337 S.

- Vermeij, G. J. (1987): Evolution and Escalation. An Ecological History of Life. Princeton University Press, Princeton, N.J., 527 S.
- Vettier, A., Labbe, C., Amérand, A., Da Costa, G., Le Rumeur, E., Moisan, C., Sébert, P. (2006): Hydrostatic pressure effects on eel mitochondrial functioning and membrane fluidity. *UHM*, 33/3, 149-156
- Wedel, M.J. (2003): Vertebral pneumaticity, air sacks, and physiology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology*, 29/2, 243-255
- West, G.B., Brown, J.H., Enquist, B.J. (1997): A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276, 122-126
- White, R.V., Saunders, A.D. (2005): Volcanism, impact and mass extinctions: incredible or credible coincidences? *Lithos*, 79, 299– 316
- Wignall, P.B. (2001): Large igneous provinces and mass extinctions. *Earth Sci. Rev.*, 53, 1-33
- Wiley, E.O., Johnson, G.D. (2010): A teleost classification based on monophyletic groups. In: Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts (Eds. J.S. Nelson, H.-P. Schulze & M.V.H. Wilson), Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 123-182
- Williamson, W.C. (1849): XXIII. On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some Ganoid and Placoid Fish. *Philos. Trans. R. Soc. London*, 139, 435-475
- Wittenberg, J.B., Copeland, D.E., Haedrich, F.R.L., Child, J.S. (1980): The swimbladder of deep sea fish: the swimbladder wall is a lipid-rich barrier to oxygen diffusion. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 60/2, 263-276
- Worsley, T.R. (1971): The terminal Cretaceous event. *Nature*, 230, 318-320
- Wray, G.A., Levinton, J.S., Shapiro, L.H. (1996): Molecular evidence for deep Precambrian divergences among metazoan phyla. *Science*, 274, 568-573.
- Yoshida, K. (2002): Long survival of “living fossils” with low taxonomic diversities in an evolving food web. *Paleobiology*, 28/4, 464-473

Bildnachweis

Abb.1 Parrish, M. <http://paleobiology.si.edu/PaleoArt/Techniques/images/swamp.jpg>
(Abgerufen: 04.04.2016)

Abb.2 Kort, L. (1949). Das Wachsen der Erde und die Wanderung der Kontinente. Abb. 2. Eigenverlag, Hannover, 55 S.

Abb.3 Ebel, K. Wie war das eigentlich wirklich mit den Dinosauriern? <http://www.ebel-k.de/dinosaurier/dinosaurier.html> (Abgerufen: 04.04.2016)

Abb.4 Pepper, D. Meganeura. <http://www.prehistoric-wildlife.com/species/m/meganeura.html>
(Abgerufen: 04.04.2016)

Abb.5 Pepper, D. Hatzegopteryx. <http://www.prehistoric-wildlife.com/species/h/hatzegopteryx.html> (Abgerufen: 04.04.2016)

Abb.6 Modifiziert nach: Early animal diversification. <http://www.snowballearth.org/slides/Ch12-9.gif> (Abgerufen: 04.04.2016)

Abb.7 Modifiziert nach: Theobald, D.L. "29+ Evidences for Macroevolution: The Scientific Case for Common Descent." The Talk.Origins Archive. Vers. 2.89. 2012. Web. <http://www.talkorigins.org/faqs/comdesc/> (Abgerufen: 04.04.2016)

Abb.8 Fernandez Fernandez, A.
https://de.wikipedia.org/wiki/Quastenflosser#/media/File:Latimeria_Chalumnae_-_Coelacanth_-_NHMW.jpg (Abgerufen: 04.04.2016)

Abb.9 Pepper, D. Mawsonia. <http://www.prehistoric-wildlife.com/species/m/mawsonia.html>
(Abgerufen: 04.04.2016)

Abb.10 Forey, P.L. (1998). History of the Coelacanth Fishes. Chapman & Hall, London, 443 S.

Abb.11 Bachmann, M.F.G., Mosley-Bachmann, S.S. Systematik rezenter Fische.
<http://aquadisk-masuba.de/uploads/pics/System-der-rezenten-Fische.gif> (Abgerufen: 05.04.2016)

Abb.12 Klimley, A.P., Beavers, S.C., Curtis, T.H., Jorgensen, S.J. (2002): Movements and swimming behaviour of three species of sharks in La Jolla Canyon, California. Environmental Biology of Fishes, 74, Fig. 1 (S. 119)

Abb. 13 NOAA Photo Library. <http://www.photolib.noaa.gov/htmls/fish4088.htm>
(Abgerufen: 05.04.2016)

Abb.14 Gemeinfrei
https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/d/db/Eurypharynx_pelecanoides.jpg
(Abgerufen: 05.04.2016)

Abb.15 www.bio.davidson.edu/ (Abgerufen: 15.01.2013)

Abb.16 Merck, J. <https://www.geol.umd.edu/~jmerck/geol431/lectures/09teleostei.html>
(Abgerufen: 05.04.2016)

Abb. 17 Modifiziert nach: Miya, M., Pietsch, T.W., Orr, J.W., Arnold, R.A., Satoh, T.P., Shedlock, A.M., Ho, H.-C., Shimazaki, M., Yabe, M., Nishida, M. (2010): Evolutionary history of anglerfishes (Teleostei: Lophiiformes): a mitogenomic perspective. BMC Evol., Biol., Fig. 9 (S.22)

Dr. Carl Strutinski
Saarbrücken, 12.04.2013

Letzte Überarbeitung: 03.05.2016

Erstmals veröffentlicht auf:
http://www.wachsende-erde.de/web-content/2_material6strutinski16.html