

Massenextinktionen aus Sicht der Hypothese eines wachsenden Erdballs

Carl Strutinski, Saarbrücken
cstrutinski@yahoo.com

Zusammenfassung. Ausgehend von der Hypothese des Erdwachstums und der postulierten Erhöhung der Schwerkraft, wird die Rolle analysiert, die während der periodisch aufgetretenen größeren oder kleineren Massenextinktionen des Phanerozoikums dieser Erhöhung zukam. Dabei wird nicht von einer exponentiellen Zunahme der Masse und Schwerkraft ausgegangen, wie die meisten heutigen Verfechter der Erdexpansion es tun, sondern davon, dass das Wachstum im Einklang mit der SN(Supernova)-Kurve Svensmarks stattfand, also mit der Variation der Intensität der galaktischen Strahlung in der Umgebung unseres Sonnensystems. Die etappenweise Verfolgung der SN-Kurve über die letzten 510 Millionen Jahre zieht sich dementsprechend wie ein roter Faden durch die gesamte Abhandlung. Es zeigt sich, dass eine gute Übereinstimmung zwischen Aufwärts-Trends der SN-Kurve, die der hier vertretenen Auffassung zufolge Schübe der Schwerkraft darstellen, und den biotischen Krisen auf der Erde existiert. Somit wird der Schwerkraft zuerkannt, einer der Verursacher dieser Krisen zu sein. Jedoch tritt dabei auch der Unterschied zwischen Ereignissen wie Vulkanismus oder Meteorit-Impakten einerseits und dem Anstieg der Schwerkraft andererseits zutage. Während erstere als „blinde Kräfte“ geologisch betrachtet plötzlich eintreten und dabei verheerende Wirkungen ausüben können (aber nicht müssen), wirkt der Anstieg der Schwerkraft langsamer und vermittelnder und gibt den Organismen so die Chance, sich anzupassen. Deshalb erschien es mir sinnvoll, erstere Kräfte als „böartig“, die Schwerkraft jedoch als „gutartig“ einzustufen. Wie die Auswertung der Daten zeigt, gehen ab dem oberen Karbon die großen Massenextinktionen maßgeblich auf das Konto der „böartigen“ Kräfte, wobei der Schwerkraft höchstens die Rolle zukam, die Extinktionen selektiv beeinflusst zu haben. Zum Zeitpunkt der Massenextinktion an der Trias-Jura-Grenze verzeichnete die SN-Rate einen Abwärts-Trend, weshalb die Schwerkraft so gut wie gar nicht an diesem Ereignis beteiligt gewesen sein dürfte, eine Voraussetzung, die durch die Eigenheiten dieser Krise gerechtfertigt erscheint. Prägend war hingegen der Einfluss der Schwerkraft während langer Zeiträume (40-70 Millionen Jahre) im oberen Paläozoikum, im mittleren Mesozoikum und praktisch während des ganzen Känozoikums, als anhaltende Aufwärts-Trends der SN-Rate mit grundlegenden Änderungen in den Bauplänen der Organismen beziehungsweise mit wichtigen Diversifizierungen übereinstimmten. Im oberen Paläozoikum wurden die Baupläne für die in den folgenden Erdzeitaltern dominierenden Saurier und Säugetiere entworfen, im Mesozoikum geht die Diversifizierung der Dinosaurier und im Känozoikum diejenige der Höheren Säugetiere auf das Konto der Schwerkraft. So kommt denn der Schwerkraft praktisch die Rolle als Gestalter zu, der letzten Endes die biologische Entwicklung „ankurbelte“ und effektiv vorantrieb. Strikt auf die großen und mittelgroßen landlebenden Tetrapoden bezogen, bedeutete der Einfluss der Schwerkraft die Schritt für Schritt vollzogene Wandlung von der

stromlinienförmigen Gestalt der ersten Landbewohner des Devons, als Ausdruck ihrer von den Fischen ererbten Merkmale, bis zur Bipedie der Theropoden einschließlich der Vögel einerseits, und der Anhebung des Körperschwerpunkts der höheren Säugetiere andererseits, die dann mit der bipeden Aufrichtung beim Menschen ihren vorläufigen Höhepunkt erreichte. Die Veränderungen, welche die Erhöhung der Schwerkraft veranlasste, sind an den Tetrapoden am eindrucksvollsten nachzuvollziehen, weshalb mit Beginn des höheren Paläozoikums zur Erläuterung immer wieder auf diese Organismengruppe zurückgegriffen wird, wobei vielfach die Behandlung anderer Tiergruppen etwas in den Hintergrund geraten ist. Es war jedoch die erklärte Absicht des Autors, vor allen Dingen das Augenmerk auf die Rolle einer sich nicht kontinuierlich erhöhenden Schwerkraft und deren mögliche Auswirkungen auf die Biosphäre zu richten. Und da schienen sich die Tetrapoden als Paradebeispiel anzubieten.

Abstract. Starting from the hypothesis of Earth growth and the posited increase of gravity, the role of the latter on the succeeding greater or lesser mass extinctions during the Phanerozoic is analyzed. Differently from other advocates of Earth expansion, who are implying the exponential growth of the Earth, it is considered here that the growth took place in conjunction with Svensmark's SN (supernova) rate, i.e. with the intensity variation through time of galactic cosmic rays in the neighborhood of the solar system. Accordingly, the tracing of the SN-curve during the last 510 million years runs like a golden thread through this essay. It could be shown that a remarkable correlation exists between the upturns of the curve, considered to stand for increasing boosts of gravity, and the biotic crises on Earth. Accordingly, it was assumed that gravity may represent one of the agents responsible for these crises. At the same time, however, it became clear that there exist fundamental differences between events like extensive volcanism or meteoritic impacts on the one hand, and gravity on the other. Whereas the former manifested as sheer force, breaking out geologically instant and causing (not always!) catastrophic effects, the increase of gravity operated more slowly and in a stimulating mode, allowing organisms the chance to adapt. Therefore I felt entitled to speak about "malign" forces on one side, and "benign" ones on the other. Analysis of the data shows that beginning with the Late Carboniferous, the really big mass extinctions should be assigned to "malign" forces, gravity having only the capacity to decide about extinction selectivity. During the End-Triassic mass extinction, the SN rate records a downward trend, which is why gravity apparently has not been involved at all in this event. This assumption is underpinned by the peculiar features shown by the crisis. In contrast, the influence of gravity may have been determining during long time spans (40-70 million years) in the Late Paleozoic, Middle Mesozoic and almost all of the Cenozoic when sustained upward trends of the SN rate concurred with fundamental changes in the body plans of organisms or with important radiations and diversifications. In the latest Paleozoic the body plans of emergent dinosaurs and mammals were outlined, while during the Middle Mesozoic and Cenozoic the diversification of the dinosaurs and respectively mammals took place. Thus gravity may be considered an initiator, eventually stimulating and urging biological evolution. Referring strictly to the large and medium-sized terrestrial tetrapods, it seems that gravity influenced the step-by-step crossover from the streamlined body of the first Devonian tetrapods inherited from fishes, to bipedalism of theropods including birds on one side, and to the raising of the center of gravity of mammals on the other side, culminating with the tentative erect posture of man. As the transformations, ascents and descents of living beings caused by the increasing gravity seemed to be most spectacularly tracked by the evolution of tetrapods, these have been preferentially taken as examples in this essay, which should be regarded only as a first step into a new and challenging field of research.

Key words: Massenextinktionen, Schwerkraft, SN (Svensmark)-Rate, LIP-Ereignis, Meteorit-Impakt, (Art-) Neubildung, Diversifizierung, Liliput-Effekt, Phanerozoikum

Throughout evolution, there has been a tremendous drive to master the earth's gravitational pull, and our upright posture is the culmination of that drive. (Im Laufe der Evolution hat es einen gewaltigen Aufwand gegeben, um der Schwerkraft Herr zu werden, und unser aufrechter Gang ist die Krönung dieser Anstrengung.)

Anna Jean Ayres & Jeff Robbins (2005)

Einführung

Es wurde schon enorm viel über Massensterben geschrieben, besonders da es ein Thema ist, das – wie viele andere in den Erdwissenschaften, die noch keine befriedigenden Lösungen gefunden haben – diverse Ansatzpunkte bemüht und ebenso viele Deutungsversuche hervorgebracht hat. Es ist nicht die Absicht dieses Aufsatzes, alle diese Versuche Revue passieren zu lassen. Der Leser findet da genügend Material in Buchform (z.B. „Wendemarken des Lebens“ 1998 von Steven M. Stanley; „Katastrophen der Erdgeschichte: Globales Artensterben“ 2004 von József Pálffy) oder auf unzähligen Internetseiten, wenn er das Stichwort *Massensterben* eingibt. Ich selbst habe mich allerdings für den Begriff *Massensterben* entschieden, der zum mindesten veranschaulichen soll, dass Lebewesen nicht einfach nur wegstarben, sondern auch – durch Mutationen veranlasst – nicht mehr imstande waren, Nachwuchs beziehungsweise lebensfähigen Nachwuchs zu zeugen.

Der vorliegende Versuch geht vom Postulat einer wachsenden Erde aus und davon, dass die damit in Verbindung stehende Schwerkraft in geologischer Zeit zugenommen hat. Desgleichen stütze ich mich auf die Erkenntnisse, welche die Pflanzen- und Tierexperimente unter Bedingungen erhöhter Schwerkraft bisher erbracht haben (siehe u.a. Nakabayashi et al., 2006; Sondag, 1996; Howes, 2014). Diese Experimente haben nämlich gezeigt, dass lebende Organismen sehr rasch und durchaus tiefgreifend auf eine Erhöhung der Schwerkraft reagieren. Ich habe diese Erkenntnisse dazu genutzt, die Hypothese aufzustellen, gemäß deren eine wachsende Schwerkraft für die meisten der Massensterben der Erdgeschichte mitverantwortlich gewesen sein könnte. Dabei bin ich davon ausgegangen, nicht die Erhöhung der Schwerkraft an sich, sondern ihr sprunghafter Anstieg zu verschiedenen Zeitpunkten wäre der eigentliche Grund gewesen, der einen Anpassungs-Stress und womöglich die Extinktion diverser Organismengruppen auslöste (Strutinski, 2012; 2016a, b). Dieser Standpunkt ist neu und ergänzt die herkömmlichen Hypothesen zu den Ursachen von Massensterben (Impakt-Hypothese, Vulkanismus-Hypothese oder ganz allgemein Klimawandel). Andererseits widerspricht er aber den meisten Vorstellungen zu Erdwachstum oder Erdexpansion, die von einem kontinuierlich-beschleunigten Prozess ausgehen (Maxlow, 2012). Eine kontinuierliche Zunahme der Schwerkraft würde aber für die periodisch sich ereignenden Massensterben irrelevant sein, sie also nicht erklären können.

Der Grund für ein sprunghaftes Anwachsen der Schwerkraft und also der Masse des Erdkörpers wurde/wird an anderer Stelle ausführlich erörtert (Strutinski, 2015; Strutinski, in Vorbereitung). Jetzt genügt es zu wissen, dass ich die Hypothese vertrete, Protonen, die ihren

Ursprung in SN (= Supernova)-Ereignissen haben, würden an der Mantel-Kern-Grenze absorbiert und setzten hier einen Prozess in Gang, der das Erdwachstum veranlasst. Die Überlegungen dazu wurden durch einen kürzlich erschienenen Aufsatz von Svensmark (2012) ausgelöst. In diesem analysiert der Autor den Ablauf und die entsprechenden Intensitäten der Supernova-Ereignisse (SN-Rate) in der Nachbarschaft unseres Sonnensystems während der letzten 510 Ma und stellt sie graphisch dar (Abb.1).

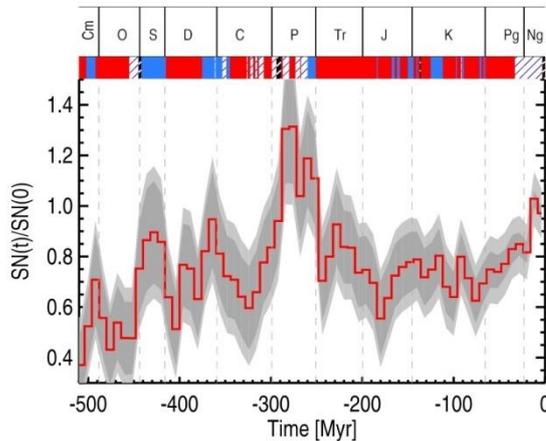


Abb. 1. SN-Rate (rote Kurve) mit 1- σ Streuintervall + 1- σ Poisson-Verteilung (dunkel- bzw. hellgraues Band) während der letzten 510 Ma. Farben im oberen Balken: Rot – Warmzeit; Blau – Kaltzeit; Weiß gestrichelt – Eiszeit (Glazial); Schwarz gestrichelt – Eiszeit-Hoch (aus Svensmark, 2012).

Svensmarks Absicht ist es übrigens, den unmittelbaren Einfluss der SN-Raten auf das Klima und die Biosphäre der Erde nachzuweisen. So stellt er fest, dass hohe SN-Raten und die damit in Verbindung stehenden hohen Werte kosmischer Strahlung zu erhöhter Wolkenbildung geführt haben, die ihrerseits eine Abkühlung des Klimas und sogar Eiszeiten auf der Erde verursachten. Die gute Übereinstimmung zwischen erhöhten SN-Raten und Kälteperioden der Erde, beginnend mit dem oberen Kambrium, ist in der Graphik deutlich sichtbar. Neuerdings wurde die Abhängigkeit der Wolkenbildung vom Ionisierungsgrad der Atmosphäre, der mit der Intensität kosmischer Strahlung korrelierbar ist, auch experimentell nachgewiesen (Svensmark et al., 2013; <https://www.youtube.com/watch?v=EgA8zSSC0zl> Abgerufen: 30.04.2016).

Svensmarks Studie waren schon Jahrzehnte zuvor mehrere Aufsätze vorausgegangen, in denen eine mögliche Verbindung zwischen kosmischen Einflüssen infolge Supernova-Ereignissen und Massenextinktionen thematisiert wurde (darunter: Schindewolf, 1954; Loeblich & Tappan, 1964; Terry & Tucker, 1968; Ellis & Schramm, 1995). Dabei ging es vornehmlich um direkte schädigende Wirkung kosmischer Strahlen und weniger um durch diese verursachte Klimaänderungen. Russel und Tucker (1971) waren die ersten, die annahmen, kosmische Strahlen könnten indirekt über drastische Änderungen des Klimas zum Massenaussterben der Dinosaurier beigetragen haben. Doch erst seit ungefähr 15 Jahren werden durch kosmische Strahlung ausgelöste Klimaänderungen vermehrt untersucht und als mögliche Auslöser von Massenextinktionen in Betracht gezogen (Marsh & Svensmark, 2000; Shaviv & Veizer, 2003; Melott et al., 2004). Speziell die Massenextinktion am Ende des Ordoviziums vor ca. 445 Ma wird von Melott et al. (2004) einem *gamma-ray burst* (= Gammablitz) und der durch diesen hervorgerufenen Eiszeit zugeschrieben.

Es will aber niemand wahr haben, dass eine steigende Schwerkraft der Erde an Massenaussterben beteiligt gewesen sein könnte. Sie wird außerhalb des engen Kreises der Verfechter der Erdwachstumshypothese noch nicht einmal anerkannt. Ich werde nun vorgreifen und postulieren, das Erdwachstum ereigne sich in Schüben, die in etwa den aufsteigenden Balken der SN-Rate in Abbildung 1 entsprechen. Anders ausgedrückt, finden die Schübe zu den Zeitpunkten statt, zu denen ein merklicher Aufwärts-Trend der SN-Rate zu verzeichnen ist. Ich möchte nochmals wiederholen, dass ich jetzt nicht näher darauf eingehen werde, wie sich diese Korrelation erklären lässt beziehungsweise warum die Wachstumsschübe an Aufwärts-Trends des SN-Kurvenverlaufs gebunden sind. Diese Aufwärts-Trends stellen, gemäß meinem Postulat, auch die Zeiten dar, an denen – dem Massezuwachs entsprechend – auch die Schwerkraft sprunghaft zunimmt. Man muss sich allerdings nicht vorstellen, die Schwerkraft nehme über Nacht zu. Buchstäblich über Nacht oder höchstens im Laufe weniger Tage kann aber ein Anstieg der SN-Rate und des damit gekoppelten Strahlenflusses bewirken, dass die durch Organismen aufgenommene Dosis an Röntgen-Strahlung das Mindestmaß überschreitet, das für deren Unversehrtheit noch verkraftbar ist (Terry & Tucker, 1968). Die steigende Schwerkraft wirkt zwar etwas langsamer, aber in geologischem Maßstab doch relativ schnell.

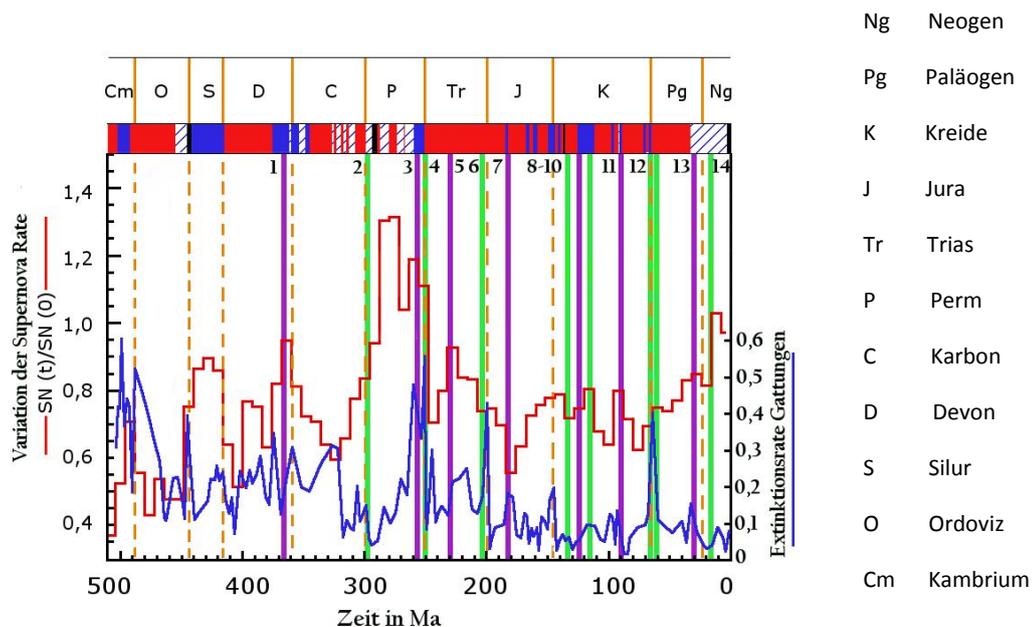


Abb. 2. SN-Rate (nach Svensmark, 2012), Extinktionsrate der Gattungen (nach Melott und Bambach, 2010) und Zeitpunkte der wichtigsten LIP-Ereignisse (Daten laut Large Igneous Provinces Commission) im Laufe der letzten 510 Ma. Nummern entsprechen den in Tabelle I und im Text angeführten LIPs.

Anhand von Literaturdaten habe ich eine Tabelle (Tabelle I) zusammengestellt, in der die derzeit anerkannten Massenextinktionen oder längere Zeitspannen, die mehrere Extinktionen umfassen, in chronologischer Reihenfolge aufgelistet, und parallel dazu die großen LIP-Ereignisse¹, Meteorit-Einschläge und Aufwärts-Trends der SN-Rate wiedergegeben sind.

¹ LIP = Large Igneous Province; LIP-Ereignis = durch intensiven Basalt-Vulkanismus charakterisiertes Ereignis, in dessen Folge die Großprovinzen (LIPs) der Flutbasalte entstanden sind.

Diese Daten werden des Weiteren näher analysiert werden, um aufzuklären, inwiefern die Massnextinktionen mit den genannten Ereignissen korrelierbar sind.

Außerdem stelle ich eine Graphik vor (Abb. 2), die auf der Abbildung 1 basiert und zusätzlich zu dieser die Extinktionsraten der Gattungen und die Zeitpunkte (Beginn) der großen LIP-Ereignisse während der letzten 510 Ma synthetisch wiedergibt.

Korrelation von Massnextinktionen und damit verbundenen Recovery-Zeiten mit der Variation der SN-Raten und der Abfolge von LIP-Ereignissen und Meteorit-Einschlägen während der letzten 510 Ma

Die der weiteren Darstellung zugrunde liegende geologische Zeitskala ist, wenn nicht anders angegeben, diejenige von Gradstein et al. (2004).

504-496 Ma (Höheres Mittelkambrium-Tieferes Oberkambrium). Für diesen Zeitabschnitt weisen die paläontologischen Daten zwei Extinktionsmaxima auf. Diese erscheinen allerdings in Abbildung 2 überhöht dargestellt, weil das Verhältnis der Zahl ausgestorbener Gattungen zu der damals noch relativ niedrigen Zahl aller lebenden Gattungen, folglich die Extinktions-Rate, relativ hoch war. Wie jedoch Bambach et al. (2004) hervorheben, gab es auch eine überdurchschnittlich hohe Rate an Neubildungen während dieser Zeit. Man spricht in solchen Fällen von *Faunenaustausch* (englisch = *turnover*). Die Autoren müssen zugeben: „We do not yet understand why turnover rates should have been so high during the Cambrian and Early Ordovician.“

In Abbildung 2 bemerkt man im Zeitintervall 504-496 Ma einen kräftigen Aufwärts-Trend der SN-Rate. Tragen wir dem Umstand Rechnung, dass wir uns zeitlich noch nicht allzu weit entfernt von der „kambrischen Explosion“ befinden, die an anderer Stelle behandelt und mit einem erstmaligen Aufwärtsschub der Schwerkraft auf der Erde in Verbindung gebracht wurde (Strutinski, 2016a), könnten wir den Faunenaustausch im oberen Kambrium auf den Umstand zurückführen, die Lebewesen hätten sich noch nicht daran gewöhnt, auf einer Erde zu leben, auf der die Schwerkraft nicht unverändert bleibt, sondern in Abständen nach oben schnell. Deshalb waren sie noch in sehr hohem Maße anfällig (hohe Rate an Ausfällen), andererseits aber auch extrem experimentierfreudig, nach den besten „Überlebensformeln“ suchend (hohe Rate an Neubildungen)². Ohne die Schwerkraft als Ursache für den Faunenaustausch in Betracht zu ziehen, haben Bambach et al. (2004) immerhin gemutmaß, die Tiere des Kambriums scheinen aus „funktionellen Gründen anfälliger bei Extinktionen gewesen zu sein“ als in den darauffolgenden Zeiten.

Zu erwähnen bleibt noch, dass während dieser Zeit keine Anzeichen für Meteorit-Impakte oder Flutbasalt-Ereignisse existieren.

² Bambach et al. (2004) geben an, nicht weniger als 87% der Zeitspannen des ganzen Phanerozoikums, in welchen die Rate an Neubildungen mehr als 50% betrug, und 68% der Zeiten, in denen die Extinktionsrate bei über 40% lag, entfielen auf das Kambrium und frühe Ordovizium.

TABELLE 1 Extinktionen ¹ der letzten 510 Ma und Zeikkorrelation mit den wichtigsten Flutbasalt ² , Impakt ³ - und SN-Ereignissen ⁴					
Alter (Ma)	Massenextinktionen	Intensität	Flutbasaltereignis/Provinz	Meteoriten-Impakte	SN-Rate
504-496	Höh. Mittelkambr.-Tief. Oberkambr.	●	?		↗
448-440	Ende Ordovizium-Unterstes Silur	●●●	?		↗
400-384	Mittleres Devon	?			↗
376-359	Oberes Devon	●●	Yakutsk-Vilyui Event (1)	? Alamo; Woodleigh; Siljan	↗
330-323	Sepukhovium	●			↘
312-272	Mittleres Oberkarbon - Unterperm	●	Jutland Event (2)		↗
264-258	Capitanium-Basales Lopingium	●●	Emeishan Event (3)		↗
252-250	Perm-Trias-Grenze	●●●	Siberian Traps Event (4)		↘
237-228	Karnium (Untere Obertrias)	●	Wrangellia Event (5)		↗
≈214	Mittleres Norium	?		Manicouagan	↘
201	Trias-Jura-Grenze	●●	Central Atlantic Magm. Province (6)		↘
183	Pliensbachium-Toarcium-Grenze	●	Karoo-Ferrar Event (7)	? Puchezh-Katunki	↘
176-136	Mittleres Jura-Tiefere Unterkreide	●		Morokweng	↗
136-128	Valanginium (anoxisches Ereignis)	?	Parana-Etendeka Event (8)		↘
128-112	Oberes Barrême-Apt	●	Ontong-Java+Manihiki Plateau Events (9) Kerguelen-Rajmahal (10)	? Tookoooka	↗
96-88	Ob. Cenomanium-Mittleres Coniac	●	Caribbean-Colomb. Cretaceous Igneous Province + Madagascar Event (11) Deccan Event + North Atlantic Volc. Province (NAVP) (12)		↗
72-58	Maastricht-Oberes Paläozän	●●●		Chicxulub	↗
40-31	Oberes Miozän - Unterstes Oligozän	●	Afar Event (13)	Popigai; Chesapeake Bay	↗
16-0	Mittleres Miozän-Holozän	●	Columbia River Event (14)	Nördlinger Ries	↗

¹Größtenteils nach Keller et al., 2012, cf. <https://www.geol Soc.org.uk/Geoscientist/Archive/November-2012/Volcanism-impacts-and-mass-extinctions-2>

²Die Daten wurden von der Large Igneous Provinces Commission übernommen:
<http://www.largeigneousprovinces.org/record>

³Daten aus Palfy, 2004 und Keller et al., 2012 (siehe Fußnote 1)

⁴Daten aus Svensmark, 2012. Grün unterlegt: Aufwärts-Trends; Gelb unterlegt: Abwärts-Trends

448-440 Ma (Ende Ordovizium-Unterstes Silur). Die erste große Massenextinktion findet am Ende des Ordoviziums statt. Auch für dieses Aussterben lassen sich keine Zusammenhänge mit Flutbasalt-Ereignissen oder Meteorit-Impakten feststellen. Hingegen verzeichnet man einen starken Anstieg der SN-Rate im Intervall 448-440 Ma. In Übereinstimmung mit der von Marsh & Svensmark (2000) und Shaviv & Veizer (2003) vertretenen Theorie bezüglich der Korrelation zwischen hoher kosmischer Strahlungsdichte und Abkühlung des Klimas findet sich im oberen Ordovizium und im untersten Silurium eine Eiszeit, die nach Page et al. (2007) unwahrscheinlich lange anhielt (30 Ma), nach anderen Autoren jedoch viel kürzer war und ihren Höhepunkt im Hirnantium³ hatte (Brenchley et al., 1994; Ghienne et al., 2014). Die Ursachen dieser Eiszeit sind, soweit man von der Korrelation mit hohen SN-Raten absieht, umstritten, da sie sich – was sie nicht dürfte – unter Bedingungen eines hohen CO₂-Gehalts der Atmosphäre (so genannter *Grünhauseffekt*) abspielte (Page et al. 2007; Hull und Darroch, 2013). Sie ereignete sich aber mit Bezug auf Svensmark (2012) und gemäß meiner eigenen Hypothese etwa zeitgleich mit einem sprunghaften Anstieg der Schwerkraft. Gemeinsam wären diese Stressfaktoren für die Extinktion verantwortlich gewesen. Auf das Konto der Schwerkraft könnte beispielsweise das Aussterben der Riesentrilobiten gehen, die im oberen Ordovizium Längen von bis zu maximal 72 cm aufwiesen (Rudkin et al., 2003). Gleichfalls kann eine erhöhte Schwerkraft als Hauptgrund des so genannten *Liliput-Effektes* betrachtet werden, der für Crinoiden (Borths und Ausich, 2011), teilweise auch für Brachiopoden (Huang et al., 2010), an der Wende Ordovizium-Silur festgestellt wurde. Der Liliput-Effekt beinhaltet eine zum Teil erhebliche Verringerung der Dimensionen tierischer wie auch pflanzlicher Organismen, die im Zusammenhang mit Massenextinktionen erfolgt und den betreffenden Taxa anscheinend das Überleben ermöglicht. Näheres dazu siehe im Exkurs ab Seite 15.

Eine andere Hypothese bezüglich der Massenextinktion am Ende des Ordoviziums vertreten Melott et al. (2004), die in ihren Erwägungen von einem Gammablitz ausgehen, welcher eine Schädigung der Ozonschicht der Erde hervorgerufen hätte. Diese soll die Organismen nicht mehr vor dem Einfluss der UV-Strahlung der Sonne geschützt haben. Als Argument führen die Autoren den Umstand an, dass vorwiegend planktonisch lebende Organismen vom Aussterben betroffen waren, die der UV-Strahlung stärker ausgesetzt sind als die Bewohner bathialer Bereiche. Landlebewesen gab es zu dem Zeitpunkt noch nicht. Auch für die Eiszeit und möglicherweise für sauren Regen wird der Gammablitz verantwortlich gemacht.

[400-384 Ma (Mittleres Devon). Der extrem zackige Verlauf der Extinktionsrate während dieses Zeitintervalls (vergleiche Abb. 2), der deutlich veranschaulicht, dass kurzzeitige Extinktionen stattfanden, scheint an ein kleines Hoch der SN-Rate gekoppelt zu sein.]

376-359 Ma (Oberes Devon). Genau wie am Ende des Ordoviziums ist auch jetzt ein klarer Aufwärts-Trend der SN-Rate bemerkbar⁴. Dazu fand um diese Zeit das erste große Flutbasalt-Ereignis statt, im Zuge dessen die Yakutsk-Vilyui-LIP entstand (① in Abb. 2 und Tabelle I). Auch die ersten großen Meteoriteinschläge des Phanerozoikums fallen in diese Zeit (Alamo,

³ Das Hirnantium (445-444 Ma, nach Gradstein et al., 2012) ist die oberste Stufe des Ordoviziums.

⁴ Nach Svensmark (2012) markiert das Maximum um 372,6 Ma den Durchlauf unseres Sonnensystems durch einen der Spiralarme der Milchstraße.

Woodleigh und Siljan Meteorite, siehe auch Tabelle I). Es wurden zwei Extinktionen festgestellt, die allerdings von vielen Autoren eher als Faunen- oder Biodiversitäts-Krisen angesehen werden (Farsan, 1986; Bambach et al., 2004; Stigall, 2012; McGhee et al., 2013). Die erste fand an der Wende Frasnium/Famennium statt (*Kellwasser Event*), während sich die zweite am Übergang Devon/Karbon ereignete (*Hangenberg Event*). Die Ursachen für ihr Erscheinen sind umstritten. Stigall (2012) nimmt an, die „Krisen“ beruhten auf einem Niedergang der Artbildung, verursacht durch massive Ausbreitung invasiver „Generalisten“ auf Kosten der „Spezialisten“. Doch gibt sie keine Hinweise darauf, was so einen massiven Druck verursacht haben könnte. Carmichael et al. (2015) erkennen, wie andere Autoren auch, zwei ozeanische anoxische Ereignisse (OAEs), deren Ursachen vor allem massive Nährstoffzufuhr vom Festland in die marinen Becken, möglicherweise aber auch tektonische Aktivität und Vulkanismus gewesen sein könnten. Die massive Nährstoffzufuhr sei nach Ansicht der Autoren auf die intensive Entwicklung der Pflanzen- und Bodendecke des Festlandes zurückzuführen. Man sollte jedoch beachten, dass die beiden Krisen fast haargenau zu den beiden aufwärtsstrebenden Abschnitten in der Svensmark-Graphik passen (siehe Abb. 2), weshalb auch hier ein Einfluss der SN-Rate auf der Hand liegt. Schon die Einwirkung auf das Klima ist offensichtlich, indem wir es auch jetzt wieder mit kurzzeitigen Eiszeiten zu tun haben, die ungefähr um die Mitte des Famenniums einsetzen und bis ins unterste Tournaisium andauern (Isaakson et al., 2008).



Abb. 3 Schädel des Panzerfisches *Dunkleostus* (aus Wikipedia)

Für den bedeutenden Einfluss der erhöhten SN-Rate auf Pflanzen- und Tierwelt sprechen andererseits der Niedergang der ersten waldbildenden *Archaeopteris*-Flora und das Aussterben der mit schweren Knochenplatten versehenen Panzerfische (*Placodermi*, Abb. 3) sowie der „primitiven“ Fleischflosser (*Sarcopterygii*), die noch mit einer normalen „ungepanzerten“ Schwimmblase bestückt waren⁵. Erstere waren berüchtigte Räuber, die die silurischen und devonischen Meere unsicher machten. Gegen Ende des Devons neigten sie, wie andere dominierende Taxa vor und nach ihnen, zu Gigantismus.

„Sie existierten beinahe 60 Millionen Jahre lang, bevor sie gegen Ende des Devons ausstarben. Ein solcher Zeitraum klingt beeindruckend. Hält man sich jedoch vor Augen, dass Haie seit 400 Millionen

⁵ Für die Entwicklung von der normalen zur „eingekapselten“ und dann zur ölgefüllten Schwimmblase der Quastenflosser, einer Ordnung der Fleischflosser, siehe meinen Aufsatz auf http://www.wachsende-erde.de/web-content/2_material6strutinski11.html (Strutinski, 2016a).

Jahren durch die Weltmeere ziehen, haben die Panzerfische die Ozeane nur für eine kurze Zeit «regiert»⁶.

Sowohl die Schwere ihres Plattengerüsts als auch ihre Neigung zum Gigantismus mögen der Grund dafür gewesen sein, dass sie der von mir postulierten sprunghaft gestiegenen Schwerkraft gegen Ende des Oberdevons nicht mehr standhalten konnten und „schon“ nach 60 Ma das Feld räumen mussten. Gemäß neuerer Studien (Smithson et al., 2012; Sallan & Galimberti, 2015) starben die meisten der großen Meeresbewohner am Ende des Devons aus und wurden durch viel kleinere Arten ersetzt. Wir begegnen hier erneut dem schon erwähnten Liliput-Effekt. Wie Sallan und Galimberti (2015) hervorheben, sind weder Temperaturschwankungen noch ein vermindertes Sauerstoffangebot für die „Schrumpfung“ der Dimensionen verantwortlich. Eine erhöhte Schwerkraft kommt für sie allerdings auch nicht in Betracht.

[ca. 330-323 Ma (Serpukhovium). Die Extinktions-Rate weist ein Maximum auf, das weder durch die SN-Rate, die ein Minimum verzeichnet, noch durch andere Ereignisse gerechtfertigt erscheint. Das Maximum folgt der so genannten Romer-Lücke (= *Romer's gap*), einer 15 Ma anhaltenden Zeit innerhalb des unteren Karbons, die durch äußerst große Fossilienarmut gekennzeichnet ist, für die es bisher noch keine zufrieden stellende Erklärung gibt. Es könnte sein, dass das Maximum, weil auf die geringe Zahl der Taxa in der Romer-Lücke bezogen, überproportional hoch erscheint.]

312-272 Ma (Mittleres Oberkarbon-Unteres Perm). Ungefähr ab dem Moskovium setzt ein bis ins untere Perm andauernder Anstieg der SN-Rate ein. Der Anstieg ist besonders ab 288 Ma dramatisch, und das erreichte Maximum bleibt als Plateau über die nächsten 16 Ma bis ans Ende des unteren Perms bestehen (Abb. 2). Mehrere kurzzeitige Kälteperioden und/oder Eiszeiten lösten sich bis ins Sakmarium ab (Veevers & Powell, 1987; Svensmark, 2012). Australien und Sibirien behielten ihre Eiskappen sogar noch bis ins Capitanium (Fielding et al., 2008). Bezeichnenderweise kann dieser lange Zeitabschnitt mit keiner großen Massenextinktion in Verbindung gebracht werden. Dafür aber wissen wir, dass es kleinere Extinktionen gab, die von dem so genannten *Carboniferous Rainforest Collapse* eingeleitet wurden (Sahney et al., 2010). Dieser Regenwald-Kollaps fand wohl nicht zufällig in der Anfangsphase des Aufwärts-Trends der SN-Rate statt. Jenseits der mehr oder minder durch Daten gefestigten Gewissheit, dass der Niedergang des karbonen Kohlewaldes auf einem drastischen Klimawandel beruht, rätselt man jedoch herum, welchen Umständen letzterer geschuldet sei. Denn Svensmarks These ist alles andere als anerkannt. Wie ich schon an anderer Stelle annahm (Strutinski, 2016a), konnten sich die „Riesenkräuter“ des Karbonwaldes wegen eines schubartigen Anstiegs der Schwerkraft nicht mehr auf ihren schwachen Stämmen und Rhizomen halten und mussten relativ schnell untergehen, worauf sie von Buschwerk und stabileren Baumfarnen, die übrigens nicht mehr die Höhen der Sigillaria- und Lepidodendron-Giganten erreichten (Liliput-Effekt?), ersetzt wurden. Das einsetzende aride Klima hat das Seine zu dieser Entwicklung beigetragen (Sahney et al., 2010). Parallel

⁶ Aus „Gepanzerte Bewohner der Urmeere“, <http://www.tierwelt.ch/?rub=5419&id=38247> (Abgerufen: 27.04.2016). Ich verweise darauf, dass ich dieser Aussage nur teilweise zustimme, da ich die Überzeugung hege, es habe während des ganzen Paläozoikums keine wirklichen Ozeane gegeben. Weshalb die Haie nicht das Los der Panzerfische teilten, habe ich an anderer Stelle zu begründen versucht (Strutinski, 2016a).

zum Niedergang der *Lycopodium*-Wälder hat sich auch ein wichtiger Wandel innerhalb der Tetrapoden vollzogen (Sahney et al., 2010). Die bis dahin vorherrschenden Amphibien (*Lepospondyli*; *Temnospondyli*, Abb. 4) erlitten durch Extinktion herbe Verluste und mussten den basalen Amnioten (primitive Synapsiden oder *Pelycosauria*) den Vortritt lassen. Da Amnioten im Gegensatz zu Amphibien über ein entwickelteres Kreislaufsystem verfügen, sind sie nach Mardfar (2012) besser an erhöhte Schwerkraft angepasst. Anders als Amphibien produzieren sie außerdem von einer Kalkschale umhüllte Eier, die die Embryos vor widrigen Wetterbedingungen (besonders Dürre) und eierfressenden Feinden besser schützen.

Abb. 4 *Dendrerpeton*, ein Vertreter der *Lepospondyli* aus dem oberen Karbon (aus Wikipedia)



Es muss noch erwähnt werden, dass um 300-297 Ma ein neues Flutbasalt-Ereignis stattfand, das sogenannte Jutland Event (② in Abb. 2 und Tabelle I; Torsvik et al., 2008), das die Skagerrak LIP ins Leben rief. Inwieweit ersteres die Geschehnisse innerhalb der lebenden Welt beeinflusste, ist noch weitgehend ungeklärt, da es keiner Massnextinktion zugeordnet werden kann.

Gegen Ende der hier umrissenen Zeitspanne, also um 272 Ma, wird erneut von einem Aussterben berichtet, das unter dem Namen Olson-Extinktion (Sahney & Benton, 2008) bekannt ist. Die eben erst im oberen Karbon erschienenen *Pelycosauria* kamen nach einer kurzen ungestümen Entwicklung, in deren Folge sie drei bis fünf Meter große „Mini-Giganten“ hervorgebracht hatten, zum Erliegen. Typische Vertreter wie *Cotylorhynchus*, *Dimetrodon* (Abb. 5), *Diadectes* und *Ophiacodon* als auch einige sich aus dem Karbon herübergerettete Groß-Amphibien starben jetzt aus. Die freigewordenen ökologischen Nischen sollten unter anderen von den aus den Pelycosauriern hervorgegangenen Therapsiden eingenommen werden.

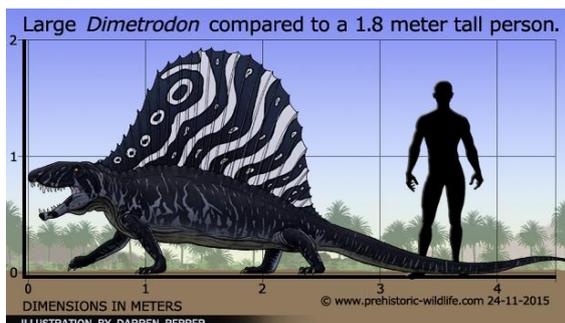
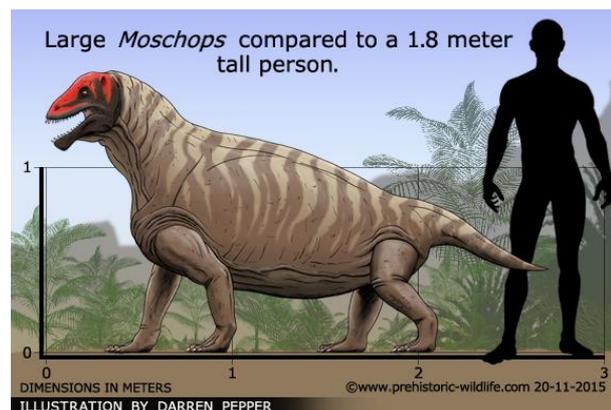


Abb. 5 *Dimetrodon* (aus: <http://www.prehistoric-wildlife.com/species/d/dimetrodon.html> b. 5 *Dimetrodon*, Autor Darren Pepper)

264-258 Ma (Capitanium-basales Lopingium). Nach einer kurz andauernden rückläufigen Phase (270-264 Ma) steigt die SN-Rate wieder an. Dieser Anstieg entspricht nach Svensmark (2012) einer erneuten Durchquerung eines Spiralarmes der Milchstraße (Norma-Arm). Kurz darauf setzt eine Massenextinktion ein, die als *End-Guadalupian* oder *Capitanian Mass Extinction* bekannt ist (Retallack et al., 2006; Sahney & Benton, 2008; Bond et al., 2010a). Zur selben Zeit findet auch ein bedeutendes Flutbasalt-Ereignis statt, und die Emeishan LIP entsteht im Yangtse-Block Südchinas (③ in Abb. 2 und Tabelle I; Shellnut, 2014). Es gab also gleich zwei lebensfeindliche Faktoren, welche die Massenextinktion am Ende des mittleren Perms erklären können. Auch hier zeigt sich wieder, wie anfällig Großformen unter solchen Bedingungen sind: Die *Alatoconchida*, Riesen-Muscheln mit einer Breite von 0,50-1,00 Meter, starben aus, genauso wie die sie oftmals begleitenden rugosen Korallen und die *Verbeekinidae*, eine Familie von Großforaminiferen. Isozaki et al. (2007) führen diese Extinktion zwar auf eine zeitweilige Abkühlung des Klimas zurück (ihr *Kamura-Abkühlungsereignis*), doch weist Svensmark (2012) darauf hin, dass die Abkühlung selber eine Folge des Anstiegs der SN-Rate ist. Gleichfalls stirbt jetzt auch die Unterordnung der *Dinocephalia* aus (Bond et al., 2010a; Abb. 6). Letzere hatten sich, als älteste Vertreter der Therapsiden, erst kaum nach der Olson-Extinktion aus den Pelycosauriern entwickelt. Auch die Baumwelt war von der Extinktion betroffen, Baumfarne wurden von den aufkommenden Nacktsamern immer mehr verdrängt. Obgleich diverse Autoren wie zum Beispiel Ward et al. (2005) und Sengör & Atayman (2009)⁷ die erdumspannende Capitanium-Extinktion nicht anerkennen und stattdessen von einem allmählichen Aussterben ausgehen, das sich nach ihnen über das ganze obere Perm ausdehnte, erbrachten Bond et al. (2010b; 2015) Argumente, die die globale Reichweite der Extinktion glaubhaft machen. Sie konnten beispielsweise aufzeigen, dass in China die Karbonatgesteine, in denen die fossilen Spuren vom Aussterben Zeugnis ablegen, mit vulkanischen Produkten der Emeishan LIP wechsellagern.

Abb. 6 *Moschops*, ein Dinocephale (aus: <http://www.prehistoric-wildlife.com/species/m/moschops.html>, Autor Darren Pepper)



252-250 Ma (Perm-Trias-Grenze). An der Perm-Trias-Grenze ist schon ein bedeutender Abwärts-Trend der SN-Rate bemerkbar, der bis zum Erreichen des Minimums in der untersten Trias fort dauert. Theoretisch sollte also die größte Massenextinktion des

⁷ Sengör und Atayman behaupten, das Aussterben sei durch das „vergiftete“ Tiefenwasser der Paläothethys ausgelöst worden und habe sich erst allmählich auf die Schelfgebiete angrenzender Bereiche ausgebreitet.

Phanerozoikums, die sich an dieser Grenze ereignete, unabhängig von der SN-Rate gewesen sein. Nur erwähnte ich eingangs, dass sich erhöhte Schwerkraft und damit auch ihre Folgen mit einiger Verspätung gegenüber der Erhöhung der SN-Rate bemerkbar machen. Das hat man bei den Ereignissen während des älteren Paläozoikums (Kambrium – Devon) nicht so mitbekommen. Ein Grund dafür möge die kleinere Erdkugel zu jener Zeit gewesen sein, welche die Zeitdifferenz zwischen Ursache und Wirkung minimiert hatte. Wenn man sich aber die Graphik in Abbildung 2 genau ansieht, bemerkt man, dass der Anstieg der SN-Rate ab ungefähr 320 Ma, also seit dem oberen Karbon, mit dem Anstieg der Extinktions-Rate durchaus harmoniert. Der Zick-Zack-Verlauf der letzteren ist zwar Tatsache, aber der allgemeine Trend ist unübersehbar. So gibt es keine triftigen Gründe, die enge Beziehung zwischen SN-Rate und Extinktions-Rate in Frage zu stellen. Zu der hohen SN-Rate, die über lange Zeitabschnitte während des Perms herrschte, kam am Ende der Periode noch das Flutbasalt-Ereignis des Sibirischen Trapp hinzu (④ in Abb. 12 und Tabelle I). Anzeichen für Meteoriteneinschläge gab es jedoch nicht. Auch Vereisungen gab es keine.

Wenn Sengör und Atayman (2009) feststellen, der Rückgang der Biodiversität hätte schon ab dem mittleren Perm begonnen, weshalb die Massensterben an der Perm-Trias-Grenze nicht von einem schlagartigen Ereignis, wie einem Meteorit-Einschlag oder katastrophalen Vulkanausbrüchen, hätte ausgelöst werden können, haben sie teilweise Recht. Unrecht hat dagegen, von meinem Standpunkt aus betrachtet, Svensmark (2012), wenn er im Gegenzug die Behauptung aufstellt, der massive Einbruch der SN-Rate am Ende des Perms habe das Aussterben ausgelöst. Er begründet das mit der Behauptung, der plötzliche Temperaturanstieg, der seiner Theorie zufolge dem Absturz der SN-Rate entspreche, habe einen wahren Schock dargestellt, der für die meisten Lebewesen tödlich endete⁸. Ähnlich argumentieren Song et al. (2014), wenngleich sie keinen Bezug zu Svensmarks SN-Raten herstellen. Bei ihnen spielen die hohen Temperaturen der oberflächennahen Wasserschicht der Meere einerseits und die sauerstoffarme Zone der Tiefengewässer andererseits die Hauptrolle bei der selektiven Dezimierung der marinen Fauna an der Perm-Trias-Grenze. Nun resultiert aber aus den von ihnen mitgeteilten Daten, dass der Temperaturanstieg während des Changhsingiums, des letzten Abschnitts des Oberperms, nur ca. drei Grad betrug ($21^{\circ} \rightarrow 24^{\circ}$)⁹. Das kann kein Grund für die Extinktionen gewesen sein, die schon *vor der Perm-Trias-Grenze* einsetzten. Wenn man dagegen postuliert, hohe SN-Raten seien Hinweise auf einen überdurchschnittlich hohen Massezuwachs der Erde, dann steht einem ursächlichen Zusammenhang zwischen der entsprechend erhöhten Schwerkraft und Massensterben nichts mehr im Wege. Die vielen „kleinen“ Extinktionen, beginnend mit dem karbonen Regenwald-Kollaps, und die „große“ Extinktion am Ende des Perms ließen sich sogar besser mit der Evolution der SN-Rate vereinbaren als mit irgendwelchen anderen Ursachen. Jedoch räume ich ein, dass das Sibirische Trapp ausschlaggebend für das nie dagewesene Ausmaß der Massensterben an der Perm-Trias-Wende war. Dabei ist aber festzustellen, dass die Schwerkraft offenbar eine wichtige Rolle bei dem selektiven Wirken der Extinktion spielte.

⁸ Für die Capitanium-Extinktion hatte Svensmark demgegenüber extreme Abkühlung als Ursache betrachtet, diesmal hervorgerufen durch den steilen *Anstieg* der SN-Rate. Es kommt also bei Svensmark vorrangig auf den Temperaturgradienten an, *ungeachtet der auf- oder abwärtsgerichteten Tendenz*.

⁹ Das Temperaturmaximum von 36° wurde, den Daten von Song et al. (2014) zufolge, erst an der Grenze Griesbachium-Dienerium (untere Trias) erreicht.

Als Beispiel hierfür seien die Fische genannt. Wie Friedman und Sallan (2012) anhand der Auswertung paläontologischer Funde mitteilen, sollen besonders Vertreter der Meerestattungen ausgestorben sein, während Süßwasserfische und im Brackwasser lebende Arten (sowohl Knorpel- als auch Knochenfische) anscheinend problemlos den Flaschenhals durchquert haben. Eine ähnliche Situation werden wir auch an der Kreide-Tertiär-Grenze vorfinden, wo sie eingehender besprochen werden wird (siehe Seite 31-32).

Alles in allem kann man aufgrund des allgemeinen Hochstands der SN-Rate während des gesamten Perms und der fast ständig steigenden Extinktions-Rate die Behauptung aufstellen, *diese Periode sei die stressreichste für die Entwicklung der biologischen Welt überhaupt gewesen*. Von länger anhaltenden, ruhigen Entwicklungsphasen, die selbst den Panzerfischen des Devons zuteil wurden, konnten beispielsweise die ersten Synapsiden, die Pelycosaurier des Perms, nur träumen: Ihnen waren für ihren Erdenwandel weniger als 40 Ma beschieden. Ganz allgemein verlief die Evolution von den Lurchen zu den Therapsiden, den Vorfahren der Säugetiere, rasend schnell. Diese Evolution lässt sich gut mit den höchsten SN-Raten des gesamten Phanerozoikums in Einklang bringen, immer unter der Voraussetzung, sie hätten einen stetigen Zuwachs der Schwerkraft veranlasst. Letztere muss zwangsläufig einen extremen Selektionsdruck auf die lebendige Welt ausgeübt haben, der sich entsprechend sowohl in Extinktionen als auch in der Entstehung neuer Baupläne niederschlug.

Der Liliput-Effekt, den ich schon bei Extinktionen kleineren Ausmaßes erwähnte, hat sich über weite Teile des Perms und an der Perm-Trias-Grenze besonders stark ausgewirkt. Fast alle Bereiche der Tier- und Pflanzenwelt waren davon betroffen¹⁰. Nur wenn man einen Zuwachs der Schwerkraft nicht in Betracht zieht, nimmt man bloß eine Verschlechterung der Lebensbedingungen während der unteren Trias (hohe Temperaturen, Sauerstoffarmut, hohe Schwefel-Gehalte der Luft und des Meerwassers, beschränktes Nahrungsangebot oder einfach „unberechenbare“ Umweltbedingungen) als mögliche Erklärung an (Twitchett, 2007; Chatterjee et al., 2014; Song et al., 2014; Botha-Brink, 2016). Der von mir vertretenen Hypothese zufolge waren jedoch die Umweltbedingungen des Perms durchaus „unberechenbarer“, wobei der Liliput-Effekt vor allen Dingen eine Ursache der gestiegenen Schwerkraft war (siehe nachfolgenden Exkurs).

¹⁰ Anhand der Vermessung von über 2700 Arten mariner Organismengruppen (Schnecken, Muscheln, Brachiopoden, Ammonoideen, Ostracoden, Conodonten und Foraminiferen) des Zeitintervalls oberes Perm-mittlere/obere Trias, kommen Schaal et al. (2016) zu dem Schluss, Ammonoideen und Conodonten wären die Einzigen gewesen, die nicht oder nur unbedeutend vom Liliput-Effekt betroffen waren. Es gibt jedoch auch Daten, die dem widersprechen. So weisen Korn et al. (2013) beziehungsweise Chu et al. (2015) nach, dass zumindest lokal Ammonoideen und Süßwasser-Conodonten gar wohl eine Reduzierung ihrer Dimensionen erfahren haben.

EXKURS

DER LILIPUT-EFFEKT

“Gravity is an important environmental cue that has shaped biological responses”

(Plaut et al., 2003)

Der Liliput-Effekt bezieht sich auf eine ausgeprägte Reduzierung der Größe lebender Organismen, welche sich im Laufe von oder im Anschluss an Massenextinktionen einstellt (Harries & Knorr, 2009). Gewissermaßen stellt er die Kehrseite der Tendenz zum Gigantismus dar, die auch als Copesches Gesetz bekannt ist. Über die Ursachen dieses Effekts wird gerätselt. Grundsätzlich geht man davon aus, verschlechterte Umweltbedingungen seien dafür verantwortlich. Dazu gehören vor allen Dingen niedrige Sauerstoffwerte der Luft, meist gekoppelt mit hohen CO₂-Werten (*Anoxie*). Erhöhte Luft- und Wassertemperaturen werden auch in Betracht gezogen. Reduzierte Sauerstoffmengen im Meerwasser und das Erliegen von Strömungen, welches den Wasseraustausch nicht mehr ermöglicht, führen vielerorts zu *euxinischen Milieus*, die wegen ihrer hohen H₂S-Gehalte extrem lebensfeindlich sind. Eine erniedrigte Bioproduktion innerhalb der untersten Glieder der Nahrungskette ist meist die Folge und führt zu akutem Nahrungsmangel. Besonders große Organismen müssen davon betroffen sein, weil sie größere Nahrungsmengen benötigen. Ihre ohnehin kleineren Populationen und die wegen der Nahrungsknappheit verminderten Reproduktionsraten führen dann dazu, dass sie vornehmlich von Massenextinktionen betroffen sind. In der Fachwelt ist zum Teil heute noch umstritten, ob der Liliput-Effekt darin besteht, beim Durchqueren eines biologischen Flaschenhalses die größeren Taxa auszusondern und nur die kleineren durchzulassen (Aussortierung), oder aber ob es darum geht, dass große Taxa ihre Dimensionen reduzieren („Miniaturisierung“ nach Harries & Knorr, 2009). Im letzteren Fall ist zu unterscheiden, ob einfach nur Kleinwuchs (englisch, *dwarfism*) vorliegt oder ob sich auch morphologische Merkmale dabei verändern, die zu neuen Arten innerhalb einer Gattung oder selbst zu neuen Gattungen führen. Dazu müssten die untersuchten Exemplare in relativ großer Zahl erscheinen, aber vor allem gut erhalten sein, um solche ins Detail gehende Untersuchungen zu ermöglichen, was in der Regel selten der Fall ist.

Der Liliput-Effekt lässt sich, wenn auch in unterschiedlichem Maße, für alle Lebensbereiche (an Land und im Wasser) sowohl bei Tieren (Yin et al., 2007; Twitchett, 2007; Harries & Knorr, 2009; Sallan & Galimberti, 2015; Botha-Brink et al., 2016) als auch bei Pflanzen (Chatterjee et al., 2014) nachweisen. Dieser letzte Aspekt lässt schon Zweifel aufkommen, ob der Sauerstoff- beziehungsweise CO₂-Gehalt der Luft oder des Wassers dafür verantwortlich gemacht werden könnten. Denn erhöhte CO₂-Werte würden zwar die Tiere benachteiligen, nicht aber die Pflanzen; die Situation kehrte sich bei erhöhten O₂-Werten einfach um. Sallan und Galimberti (2015) lehnen es übrigens strikt ab, für den Liliput-Effekt am Ende des Devons Sauerstoffgehalt oder Temperatur verantwortlich zu machen, und auch Twitchett (2007) spricht sich für eine bloß untergeordnete Rolle des Faktors Sauerstoff aus. Im marinen Bereich kann der Salzgehalt des Wassers auch nicht zufriedenstellend erklären, weshalb sich der Liliput-Effekt sowohl auf schalenbildende Organismen als auch auf

schalenlose Wühltiere auswirkt (Twitchett, 2007). Andererseits könnte ein reduziertes Nahrungsangebot zwar Kleinwuchs verursachen, doch es geht hier offenbar um mehr als bloß um eine Körperreduzierung.

Interessant sind in dieser Hinsicht die Rückschlüsse von Huttenlocker und Botha-Brink (2014) und Botha-Brink et al. (2016), die aufgrund ihrer detaillierten Analyse des Knochengefüges verschiedener Therapsidengattungen, welche die Festländer des Oberperms und der Untertrias bevölkerten, den Standpunkt vertreten, die meisten Gattungen hätten ein beschleunigtes Wachstum bis zum Zeitpunkt geschlechtlicher Reife durchgemacht. Entsprechend seien die Dimensionen geschrumpft - all das, um die geminderte Lebenserwartung auszugleichen, die sich aufgrund der widrigen Umwelteinflüsse eingestellt hatte. Obgleich die Autoren in keiner Weise andeuten, diese Entwicklungen könnten über genetische Veränderungen stattgefunden haben, ist es wahrscheinlich, dass Mutationen am Werke waren. Andere Autoren reden im Zusammenhang mit dem Liliput-Effekt, wenn es denn um Miniaturisierung geht, eher von „Unterentwickeltheit“ (englisch *stunting*) (Mancini, 1978; Urlichs, 2012), die angeblich nichts mit genetischen Prozessen zu tun hätte. Demgegenüber heben jedoch Harries und Knorr (2009) hervor: *“The ‘Lilliput Effect’ has the potential to also reflect profound morphologic, physiologic, and behavioral changes within taxa”*. Derartige tiefe strukturelle Veränderungen sind schwer vorstellbar unter den Bedingungen eines intakt gebliebenen Erbgutes.

Nun treten aber bezeichnenderweise ähnliche Erscheinungen auch bei Tieren auf, die dem Einfluss von Hypergravitation ausgesetzt wurden. In seiner Dissertation gibt Sondag (1996) im Kapitel 3 „Effects of prolonged hypergravity on the anatomy and behaviour of small animals“ einen Überblick über die bis zum Datum der Niederschrift des Werkes gesicherten Tatsachen, die anhand von Experimenten in Anlagen zur Simulierung von Hypergravitation weltweit erzielt wurden. So fand man heraus, Versuchstiere (Mäuse, Hamster und Ratten) verlören unter dem Einfluss von Hypergravitation an Gewicht und würden kleiner¹¹, wobei das Gewicht in umgekehrtem Verhältnis zum Anstieg der Schwerkraft linear variiert. Die Gewichtsabnahme resultiert zum Großteil aus dem Abbau von Fettgewebe. Gleichfalls werden Knochen kürzer, aber dichter. Die Muskulatur ändert sich entsprechend. Obgleich die absolute Knochenmasse abnimmt, erhöht sich das Verhältnis der Masse der Oberschenkelknochen zur Gesamtkörpermasse. Bei Muttertieren sind Trächtigkeitsabbrüche und Totgeburten im Vergleich zu Kontrolltieren häufiger, was sich in der erhöhten Sterblichkeitsrate der Föten niederschlägt. Alle Organe werden praktisch in Mitleidenschaft gezogen und erfahren Veränderungen, unter anderen auch das Gleichgewichtsorgan, das das eigentliche Untersuchungsobjekt Sondags darstellte. Plaut et al. (2003) kamen zu ähnlichen Ergebnissen, das Gewicht von Muttertieren und Föten von Ratten betreffend, die einer erhöhten Schwerkraft ausgesetzt wurden. Howes (2014), der das Verhalten von Kaulquappen der Art *Xenopus laevis* unter Hypergravitation untersuchte, fand heraus, dass diese zwar an Gewicht verloren, ihr Herz, vor allem die Herzkammer, sich aber vergrößerte. Er erklärt das durch den erhöhten mechanischen Stress und die hierdurch ausgelöste erhöhte Stoffwechselrate als Folge der Anpassung an die Bedingungen erhöhter Schwerkraft.

¹¹ Experimente an Fruchtfliegen (*Drosophila melanogaster*) erbrachten gleichfalls die Erkenntnis, dass Embryos unter Schwerelosigkeit größer, unter Hypergravitation aber kleiner waren als diejenigen der entsprechenden Kontrolltiere (Vernos et al., 1989).

An überlebenden Tieren wurden außerdem organische Veränderungen an Geweben festgestellt, die die Vermutung nahelegen, erhöhte Schwerkraft bewirke auch gesteigerte Alterungsraten. Bei einigen Experimenten, bei denen die Schwerkraft bestimmte Werte überschritt, kamen die Versuchstiere alle zu Tode. Man konnte allerdings auch feststellen, wie Tiere – unter normale Bedingungen zurückversetzt – Gewichtsverluste nach einiger Zeit wettmachten und sich auch sonst vollkommen wieder anpassten. All diese Experimente zeigen übereinstimmend, wie schnell Organismen auf Hypergravitation reagieren¹². Sie alle verlieren an Masse und werden kleiner, wobei aber wegen geforderter Mehrarbeit das Herz anscheinend eine Ausnahme macht und sich vergrößert. Gliedmaßen werden zwar kleiner, aber kräftiger, da die Knochendichte zunimmt. Die Geburtenrate fällt, und Würfe werden unter Umständen (z.B. bei einer Schwerkraft von über 3G, siehe Sondag, 1996) von den Muttertieren gar nicht mehr gestillt. Gleichfalls gibt es Anzeichen dafür, dass die Lebenserwartung der Tiere herabgesetzt ist. Jenseits dieser in großem Maßstab erfolgten physiologischen Veränderungen wirkt sich eine veränderte Schwerkraft einschließlich auf Zellniveau aus, indem sie Form und Dimensionen der Zellen wie auch die Struktur des Cytoskeletts beeinflusst (Moroz, 1984). Die Auswertung der Ergebnisse der STS-90 Space Shuttle Mission brachte dann erstmals die Gewissheit, erniedrigte Schwerkraft verändere die Expression bestimmter Gene (Becker und Souza, 2013). Das Gleiche muss man logischerweise auch für die Hypergravitation annehmen. All die Veränderungen aber, die durch eine erhöhte Schwerkraft hervorgerufen werden, vor allem die Neigung zu Liliputismus und die erhöhten Alterungs- und Sterblichkeitsraten erinnern stark an die Merkmale, die in Zeiten von Massenextinktion bei vielen Taxa angetroffen werden.

Im Falle der von mir postulierten schubartigen Erhöhung der Schwerkraft auf der Erde würden Großtiere am gefährdetsten und die ersten sein, die aussterben. Teilweise könnten sie überleben, sofern es ihnen gelänge, sich entsprechend dem Liliput-Effekt durch Miniaturisierung anzupassen. Das setzt allerdings mehr als nur Kleinwuchs voraus und erfordert genetische Umstrukturierungen, die nur infolge von Mutation stattfinden können. Auch das Herz muss der zusätzlichen Belastung entsprechend angepasst werden. Mardfar (2012) weist in diesem Zusammenhang darauf hin, dass die ganze Entwicklung, die das Herz der Tetrapoden seit ihrem „Landgang“ durchgemacht hat, eigentlich nur durch eine ständige Zunahme der Schwerkraft erklärbar ist. Ich nehme an, diese Zunahme findet schubweise statt in Übereinstimmung mit merklichen Erhöhungen der SN-Rate (siehe weiter oben). Svensmarks Graphik (Abb. 1, 2) lässt einen äußerst steilen Anstieg der SN-Rate ab dem oberen Karbon und ein einmalig hohes Niveau der Rate während des Perms erkennen. Der Gedanke ist nicht von der Hand zu weisen, dass diese beispiellose Situation für die Erde weitreichende Konsequenzen gehabt haben muss. Tatsächlich umspannt das Intervall einer extrem erhöhten SN-Rate die Zeit, in welcher zum einen die am längsten dauernde Eiszeit des Phanerozoikums ablief, zum anderen aber in kurzer zeitlicher Aufeinanderfolge vier Faunenschnitte stattfanden (Regenwald-Kollaps, Olson-Extinktion, Capitanium-Extinktion, Perm-Trias-Massenextinktion). Es wird angenommen, die Massenextinktion an der Perm-Trias-Grenze sei ein einschneidendes Ereignis gewesen, in dessen Verlauf über 90% der Meeresorganismen und 75% der Landbewohner ausstarben. Dieser Einschnitt ereignete sich jedoch nicht plötzlich, was meistens übersehen wird, sondern wurde durch diverse Vorläufer eingeläutet. So schreiben Sengör und Atayman (2009):

¹² Die Experimente verlaufen meist über Tage, seltener über ein Jahr oder mehr.

„Stanley (1987, p. 97) pointed out that great transitions had taken place on land and at sea and that these were not confined to the very end of the Permian, but spread over a time interval of some ten million years and perhaps more. [...] the time interval becomes even longer as more research results accrue, effectively disposing of explanations involving fast events such as meteorite impact and catastrophic vulcanicity confined to a million years or less.”

Diesen Autoren zufolge konnte also eine rasch einsetzende Katastrophe wie ein Meteorit-Impakt oder ein LIP-Ereignis (anvisiert ist das Sibirische Trapp) ein verlängertes Aussterben wie das mit Unterbrechungen sich über viele Millionen Jahre erstreckende innerhalb des Perms nicht ausgelöst haben.

So hat auch der allgemeine Trend zur Verringerung der Dimensionen bei Schnecken und Muscheln laut Twitchett (2007) schon ab dem mittleren oder sogar dem unteren Perm

begonnen, d.h. 20-30 Ma vor der Massenextinktion an der Perm-Trias-Grenze. Mehr noch, das Minimum bei Großmuscheln wurde schon im oberen Perm erreicht (Bild 1). Diese Daten sprechen entschieden gegen die Annahme, die Veränderungen in direkter Beziehung zur großen Massenextinktion hätten den Liliput-Effekt ausgelöst.

Was die landbewohnenden Therapsiden betrifft, heben Huttenlocker und Botha-Brink (2014) hervor: “Body size reductions occurred early during the evolution of eutheriocephalians¹³” (ab dem mittleren Perm gemäß ihrer Abbildung 7). Die Abnahme der Dimensionen beschränkt sich also nicht auf die erst in der Trias erschienenen Taxa.

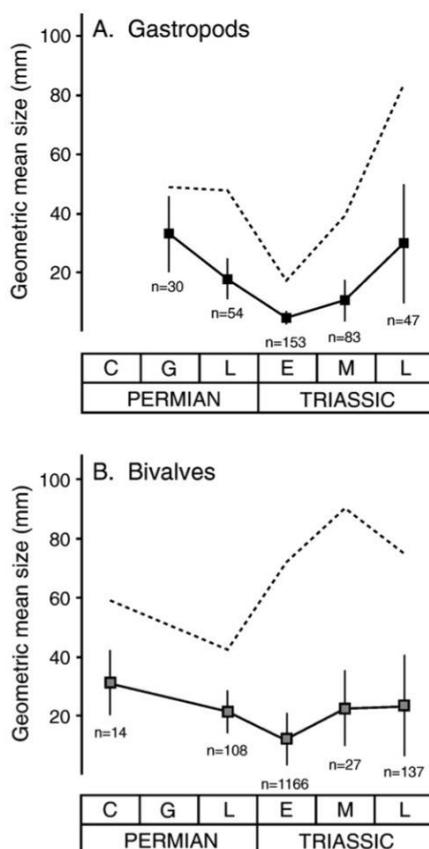


Bild 1. Evolution der mittleren (quadratische Symbole) und der maximalen Dimensionen (mm) von Schnecken und Muscheln während Perm und Trias. C-Cisuralium (Unterperm), G-Guadalupium (Mittelperm), L-Lopingium (Oberperm), E-Untertrias, M-Mitteltrias, L-Obertrias). „n“-Zahl der vermessenen Individuen. (Aus: Twitchett, 2007)

Sahney und Benton (2008) liefern gleichfalls Argumente, die diese Feststellung untermauern. Sie führen an, die Olson-Extinktion zu Beginn des mittleren Perms habe 2/3 der Landwirbeltiere dahingefegt. Sie erholten sich nur, um in der Capitanium-Extinktion erneut arg gebeutelt zu werden. Und dann nochmals am Ende des Perms.

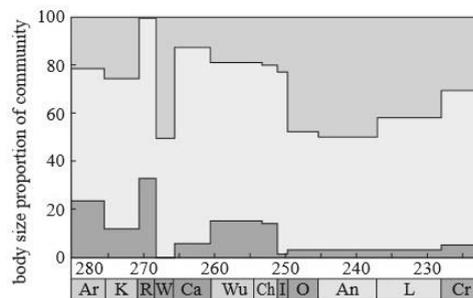
Diese Situation stellen Sahney und Benton (2008) graphisch dar, indem sie den jeweiligen Anteil der großen, mittelgroßen und kleinen Tetrapoden während mehrerer Stufen des Perms und der Trias angeben (Bild 2). Wie man sieht, ist während des Perms ein Auf und Ab der Großformen zu verzeichnen. Das mag auf die schnelle Abfolge von Zeitabschnitten

¹³ Die *Eutheriocephalia* stellen eine der wichtigsten Untergruppen der Therapsiden dar.

zurückzuführen sein, in denen abwechselnd das Copesche Gesetz und der Liliput-Effekt, als Ausdruck der Unbeständigkeit der Umwelt, regierten. Die Kleinformen drücken dann Anfang der Trias massiv die Anteile der großen wie auch der mittelgroßen Tetrapoden herab. Doch diese Tendenz war schon seit dem mittleren Perm vorgegeben. Viele andere Autoren führen paläontologische Daten an, denen zufolge das Aussterben spätestens während des oberen Perms eingesetzt hat (Yin et al., 2007) und diachron (Algeo et al., 2012) beziehungsweise schrittweise (Ward et al., 2005) verlief. Ward et al. (2005) schreiben hinsichtlich der Problematik der Perm-Trias-Extinktion:

„The pattern that we observe for the P-T is consistent with a *long-term deterioration of the terrestrial ecosystem* [meine Hervorhebung, C.S.], with a heightened pulse of both extinction and origination approximately coincident with the P-T boundary.”

Bild 2 .Die prozentuale Verteilung der großen, mittelgroßen und kleinwüchsigen Tetrapoden zwischen Artinskium (oberes Unterperm) und Karnium (tiefere Obertrias). Die großen Tetrapoden (dunkelgrau) sind im unteren Teil der Graphik dargestellt, die kleinen im oberen. (Vereinfacht nach Sahney und Benton (2008))



Was die Entwicklung der Pflanzenwelt betrifft, kann man einen ähnlichen Ablauf verfolgen. Erwin (1990) weist darauf hin, dass über eine Zeitspanne von 25-30 Ma ein allmählicher Rückgang der Vielfalt der Floren zu verzeichnen ist, wobei die paläophytischen Taxa zunehmend von mesophytischen abgelöst wurden.

Denjenigen Forschern, die davon ausgehen, die Trias sei vom Standpunkt der Lebensbedingungen her eine „extremere“ oder zumindest „unberechenbarere“ Periode als das Perm gewesen (z.B. Chatterjee et al., 2014; Sahney & Benton, 2008), widersprechen ihre eigenen Daten. Twitchett (2007) macht zudem folgende Bemerkung: „Microgastropods ... are so common in Lower Triassic rocks that they may reach rock-building densities.“ Die Schnecken waren also, wenn auch kleinwüchsig, äußerst zahlreich, was nicht gerade auf ungünstige Lebensbedingungen hindeutet. Die Krisen der Karbon-Zyklen an der Perm-Trias-Grenze, die Retallack et al. (2006) als wichtige Hinweise auf eine lebensfeindlichere Umwelt deuten, mögen direkt oder indirekt mit der vulkanischen Tätigkeit und der Bildung des Sibirien-Trapps in Verbindung stehen und können auch die biotische Krise entscheidend beeinflusst haben, ausschlaggebend waren sie jedoch nicht. Anhand meiner Interpretation der SN-Raten (Strutinski, 2015; Strutinski, in Vorbereitung), fand während des Perms, aber eigentlich schon seit dem oberen Karbon, eine sich in mehreren Schüben bemerkbar machende außergewöhnliche Steigerung der Schwerkraft statt. Dieser Umstand hat den Organismen zwar gehörig zugesetzt und einen hohen Tribut gefordert (mehrere Extinktionen in relativ schneller Aufeinanderfolge), doch hat er andererseits die Evolution mächtig angekurbelt. Die rasche Entwicklung der Tetrapoden von den Temnospondylen des Karbons über die Synapsiden des Unterperms zu den Therapsiden des Oberperms lässt sich so erklären. Dementsprechend hat die Ära der Lurche bloß 70 Ma gedauert, nicht einmal halb soviel wie die Ära der Dinosaurier im Mesozoikum. Die Trias war dagegen wahrscheinlich eine Zeit „berechenbarer“ Umweltbedingungen gewesen. Die Schwerkraft scheint zumindest eine Zeit lang konstant geblieben zu sein. Von den Strapazen während des

Perms und des Übergangs zur Trias konnten sich Fauna und Flora jedoch nur allmählich erholen. Das mag der Hauptgrund dafür gewesen sein, weshalb über 1-2 Millionen von Jahren die Evolution nur träge verlief und sich die liliputanen Formen noch einige Zeit erhalten konnten/mussten. Wenn es aber in der Trias trotzdem noch einige mehrere Meter lange Vertreter der antiquierten Temnospondylen gab (z.B. *Mastodonsaurus*), scheint das darauf zu beruhen, dass diese Tiere seichte Gewässer bewohnten, in denen sie dank des Auftriebs des Wassers von der verheerenden Wirkung der wachsenden Schwerkraft größtenteils verschont blieben (Strutinski, 2016a, b). Sie stellen die Ausnahme dar, die die Regel bestätigt. Schlussendlich war in der hier vertretenen Hypothese der Liliput-Effekt in Verbindung mit den Extinktionen an der Perm-Trias-Grenze nicht den „neuen Bedingungen“ zu verdanken, die Anfang der Trias einsetzten, sondern der langanhaltenden Instabilität der Permzeit, ausgelöst durch wiederholte Schübe in der Erhöhung der Schwerkraft in Abhängigkeit von erhöhten SN-Raten. Wenn in den Hypergravitations-Experimenten die Versuchstiere anschließend an ihr Aussetzen unter erhöhte Schwerkraft sich wieder an die normale Schwerkraft, die derzeit auf der Erde herrscht, anpassen konnten, zeigt das zwar die relative Schnelligkeit, mit der sich Organismen an sich ändernde Schwerebedingungen anpassen, ist aber kein Indiz dafür, dass sich diese Anpassungen jenseits genetischer Prozesse abspielen. Zum Unterschied von Experimenten gibt es bei natürlichen evolutionsbiologischen Prozessen genügend Zeit, um die neu erworbenen Merkmale zu verankern.

237-228 Ma (Karnium, Gradstein et al., 2012). Die scheinbar doch ziemlich „berechenbare“ Zeit nach der großen Massensterben an der Perm-Trias-Grenze hat nicht lange angehalten. Laut Benton (1990) fand schon Ende der Untertrias ein erneutes „Sterben“ statt. Mutmaßlich handelte es sich dabei aber bloß um das so genannte „*dead clade walking*“ (Jablonski, 2001), das auf einem „Überleben ohne Genesung“ (englisch: *survival without recovery*) beruht. Dieses besagt, dass viele Taxa, die es irgendwie geschafft haben, eine Massensterben zu überleben, in der Folgezeit doch aussterben, wahrscheinlich weil ihr Bauplan oder ihre Physiologie auf lange Sicht den neuen ökologischen Anforderungen nicht mehr entsprechen oder weil sich ihre „erstbeste Lösung“ im Überbrücken der Massensterben (siehe dazu die Ausführungen in Strutinski, 2016a, S. 29-30) als nicht nachhaltig erwies. Ein neuer Stressfaktor ist dazu nicht vonnöten.

Die relativ „ruhige“ Zeit umfasste dann noch die mittlere Trias, worauf aber ab ca. 240 Ma die SN-Rate wieder anstieg, wenngleich sie bei Weitem nicht mehr die Werte der Permzeit erreichte (Abb. 2). Die geologische Zeitskala von 2004 würde den Anstieg der SN-Rate noch zur mittleren Trias rechnen, neuesten Daten zufolge (Gradstein, 2012) muss der Beginn des Aufwärts-Trends allerdings an die Grenze zwischen Ladinium und Karnium (mittlere/obere Trias) verlegt werden. Damit setzte eine Zeit folgenschwerer Umwälzungen ein, die sich über das gesamte Karnium ausdehnte. Olsen und Sues (1986) bezeichnen sie als „period of (perhaps less concentrated) extinctions“. Erschwerend kommt hinzu, dass um 230 Ma auch ein LIP-Ereignis stattfand (Wrangellia LIP, ca. 230 Ma; ⑤ in Abb. 2 und Tabelle I). Heckert (2004) stellt vielsagend fest:

„During the Late Triassic, terrestrial ecosystems underwent one of the most significant reorganizations in their history, as indicated by widespread changes in the composition of tetrapod communities.”

Mit Ausnahme der Klasse der Vögel und der Unterklasse der Höheren Säugetiere (*Placentalia*), entstanden während des Karniums alle Klassen der Tetrapoden, die in den kommenden geologischen Perioden zur Entfaltung kommen sollten und die, mit Ausnahme der Dinosaurier, bis heute fort dauern.

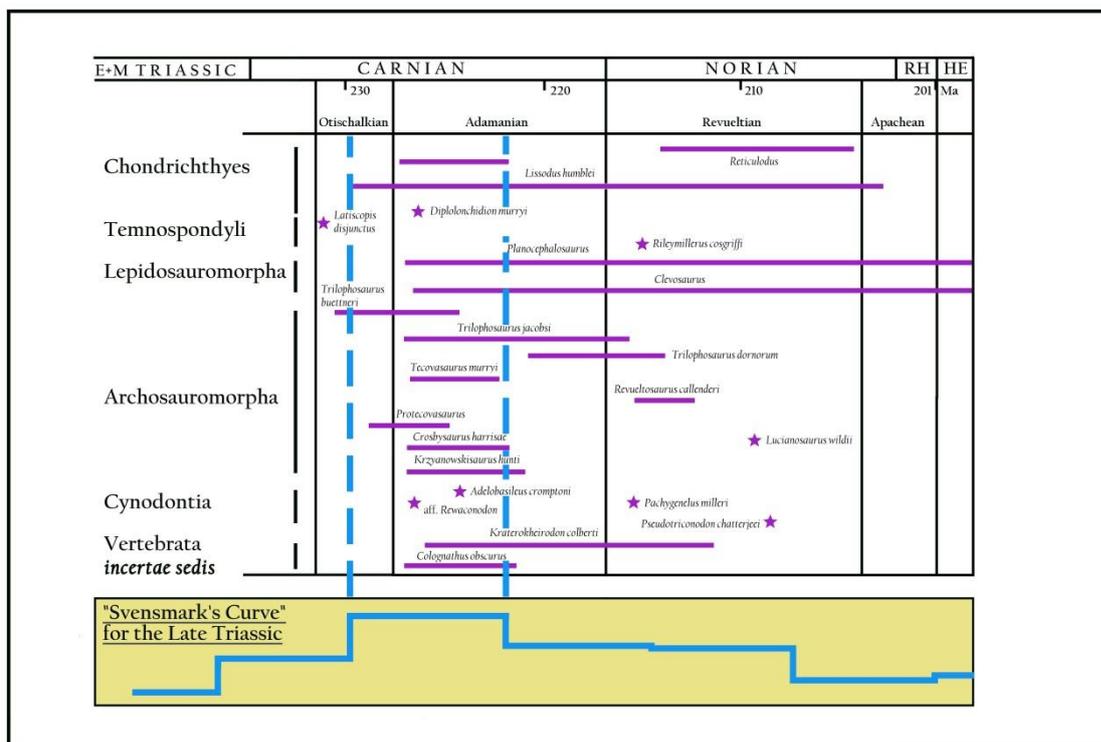


Abb. 7 Zeitliche Abfolge der Mikro- und Kleinvertebratentaxa der Chinle-Formation/USA (Obertrias) nach Daten von Heckert und Lucas (2006) und Lucas (2010). Einzelercheinungen sind durch Sterne gekennzeichnet. Die Svensmark-Kurve wurde im unteren Teil der Abbildung hinzugefügt. Man sieht, dass das Maximum an Neubildungen mit dem Maximum der SN-Kurve übereinstimmt und gleichfalls auch, dass viele Neubildungen nach kurzer Zeit schon wieder verschwinden.

Die „altertümlichen“ Vertreter der *Temnospondyli*, *Therapsida* und *Archosauromorpha* verschwanden bis auf unwichtige Restbestände und wurden durch „moderne“ Taxa ersetzt, die - wie sollte es anders sein? – anfangs in Kleinformat auftraten (Heckert, 2004). Immer mit der Svensmark-Graphik im Hinterkopf, mutet das Karnium durchaus als „der kleinere Bruder“ des Perms an; denn auch jetzt finden in rascher Aufeinanderfolge große biologische Umwälzungen statt, d.h. alte Taxa sterben aus und viele neue füllen die Lücken¹⁴, die

¹⁴ Das Karnium ist durch seine hohe Rate an Neubildungen (englisch = *high origination rates*) gekennzeichnet (Olsen und Sues, 1986).

allerdings nach einer kurzen, rasanten Entwicklungszeit auch meist wieder verschwinden. Das sieht dann, graphisch dargestellt, in etwa so wie in Abbildung 7 aus. Es geht hier vor allen Dingen um die Auswertung von Überresten kleinwüchsiger Tiere, von denen meist nur Zähne oder Bruchteile ihres Skeletts erhalten sind (Heckert, 2004). Der Gedanke ist nicht fortzuweisen, wir hätten es hier, wie im Falle der Therapsiden während des Perms und an der Perm-Trias-Grenze, mit einer neuen Äußerung des Liliput-Effektes zu tun, besonders wenn man dazu auch die Auswirkungen desselben auf die Wirbellosen (*Mollusca*) in Betracht zieht, auf die verschiedentlich hingewiesen wurde (Nützel et al., 2010; Urlichs, 2012). Die Kleinwüchsigkeit wird in diesen Fällen zwar als „*stunting*“ abgetan, also als eine Erscheinung, die nicht genetisch verankert ist (Urlichs, 2012), doch das Argument, sie kehre mehrmals zu verschiedenen Zeitpunkten infolge wechselnder Umweltfaktoren wieder, ist alles andere als stichhaltig. Dasselbe Argument kann nämlich auch angeführt werden, wenn wiederholte Schübe der Schwerkraft stattfinden. Umso weniger besteht die Berechtigung, aufgrund des Nachweises großformatiger Gastropoden im Norium, die ganze These des Liliput-Effektes in Frage zu stellen (Nützel et al., 2010). Ich rufe auch wieder die Daten von Schaal et al. (2016) auf, aus denen klar hervorgeht, dass Gastropoden, Ammonoitiden, Conodonten und Foraminiferen während des Karniums ein Minimum ihrer Ausmaße verzeichneten. Noch ein Merkmal, das für die „kleine Extinktion“ im Karnium typisch ist, besteht darin, dass der Austausch der Taxa innerhalb der Pflanzenwelt offenbar früher stattgefunden hat oder schneller abgelaufen ist als derjenige der Landwirbeltiere (Olsen und Sues, 1986). Dieser Asynchronismus spricht eher für einen Auslöser, wie ihn der Anstieg der Schwerkraft darstellt, als für einen, der strenger zeitgebunden ist wie ein Meteorit-Impakt oder auch ein LIP-Ereignis. Trotzdem sollte die Rolle des Wrangellia-LIPs nicht unterschätzt werden. Was die karnischen Umwälzungen grundsätzlich betrifft, ist festzustellen, dass sie, obgleich ähnlich wie jene im Perm und an der Perm-Trias-Grenze, um eine Größenordnung geringer waren als letztere. Das deckt sich ganz gut mit der Svensmark-Graphik (Abb. 2).

[ca 214 Ma (mittleres Norium). Um diese Zeit wird von einem Asteroiden-Impakt in der Provinz Quebec in Kanada berichtet (Manicouagan, siehe auch Tabelle I). Das Aussterben einiger Taxa während oder zu Ende des Noriums möge damit in Verbindung stehen (Hodych und Dunning, 1992). Wie jedoch Onoue et al. (2012) hervorheben, kann dieser Einschlag nur lokal ein Aussterben ausgelöst haben, da es dafür in Japan keine Hinweise gibt.]

201 Ma (Trias-Jura-Grenze, Gradstein et al., 2012). Die Extinktion an der Trias-Jura-Grenze wird von den meisten Forschern zu den fünf einschneidendsten des Phanerozoikums, also zu den „*Big Five*“, wie sie im Fachjargon genannt werden, gezählt. Der zuvor erwähnte Meteorit-Impakt wurde noch bis vor drei Jahrzehnten als potentieller Auslöser dieser Massenextinktion in Betracht gezogen (Olsen, 1986; Olsen et al., 1987). Dafür sprach – ungeachtet einer Zeitdifferenz von mehr als 10 Ma, die auf eventuellen ungenauen Datierungen beruhen konnte – der Umstand, dass die Indizien mit einer plötzlich hereinbrechenden Katastrophe vereinbar waren (Olsen, 1986; Olsen et al., 1987; 1990). Vor allem der Synchronismus der Zeitpunkte des Aussterbens von Pflanzen, Landwirbeltieren und marinen Faunen, den Olsen und Sues (1986) und Olsen et al. (1990) dem allmählichen Niedergang der verschiedenen Taxa an der Karnium-Norium-Grenze gegenüberstellen, galt als Hinweis auf eine plötzliche Umweltkatastrophe. Außerdem fiel auf, dass die Überlebenden

der Extinktion taxonomischen Gruppen angehörten, die es auch schon vor der Wende gegeben, der Faunenschnitt also so gut wie keine Neuerscheinungen hervorgebracht hatte (Olsen, 1986; Olsen et al., 1987). Nach Bambach et al. (2004) sollte dieser überhaupt nicht zu den „*Big Five*“ gerechnet werden. Da sich die Rate an Neubildungen zu dieser Zeit „im Keller“ befand, behaupten Bambach et al., die Extinktion sei bloß durch diese erkennbar, also ein „künstliches“ Konstrukt. Es ist auch, von meinem Standpunkt betrachtet, aufschlussreich, dass fast keine Hinweise auf einen Liliput-Effekt existieren¹⁵. Die SN-Rate wies nämlich Ende der Trias einen deutlichen Abwärts-Trend auf (siehe Abb. 2). Also erfolgte wohl auch kein nennenswerter Anstieg der Schwerkraft, der den Liliput-Effekt hätte auslösen können. In die gleiche Richtung weist auch Buffetauts (2006) Feststellung, die Trias-Jura Extinktion liefere, im Gegensatz zu derjenigen an der Kreide-Tertiär-Grenze, keine Anhaltspunkte dafür, Großwuchs sei für die Organismen extrem nachteilig gewesen. Im Gegensatz zu Bambach et al. (2004), erkenne ich die Massenextinction an, wenngleich nicht bestritten werden kann, dass ihr Ausmaß meist stark übertrieben wurde¹⁶. Die niedrige Rate an Neubildungen lässt sich ganz gut dadurch erklären, dass es in Abwesenheit eines Schwerkraft-Schubs keinen Ansporn zur Neuanpassung und also zum Experimentieren gab.

Die genannten Merkmale führen darum auch mich zu der Einsicht, der sich heute die meisten Forscher anschließen, die Extinktion habe sich als Folge des LIP-Ereignisses zugetragen, das zur Entstehung der CAMP¹⁷ führte (Keller et al., 2012; Hull und Darroch, 2013; Palfy und Kocsis, 2014) (⑥ in Abb. 2 und Tabelle I). Da die Argumente in diesem Sinne von den hier angeführten Autoren eingehend erörtert wurden, verweise ich auf sie und gehe nicht weiter darauf ein.

183 Ma (Pliensbachium-Toarcium-Grenze). Eine weltweit zu verfolgende Extinktion kleineren Ausmaßes hat sich an der Grenze zwischen Pliensbachium und Toarcium im unteren Jura zugetragen. Es waren marine Invertebraten, die davon betroffen waren, hauptsächlich *Mollusca*. Ichthyosaurier dagegen haben das Aussterben anscheinend unversehrt überstanden (Maxwell und Vincent, 2016). Die SN-Rate registriert zu diesem Zeitpunkt ein absolutes Minimum, weshalb sie für mich als Auslöser der Extinktion nicht in Betracht kommt. Von einem Falle abgesehen, in dem Kleinwuchs im Zusammenhang mit je einer Ammoniten- und einer Muschelgattung thematisiert wird (Morten und Twitchett, 2009), scheint der Liliput-Effekt für diese Extinktion, ebenso wie für diejenige am Ende der Trias, untypisch zu sein. Was als möglicher Auslöser der Extinktion übrig bleibt, ist auch hier ein gewaltiges LIP-Ereignis, das die Karoo- und Ferrar-LIPs hervorgerufen hat (Palfy et al., 2002)(⑦ in Abb. 2 und Tab. I). Damit im Zusammenhang könnte ein OAE stehen. Zusätzlich

¹⁵ Eine Ausnahme bilden einige Gattungen von Foraminiferen, bei denen nach der Massenextinktion Kleinwuchs festgestellt wurde (BouDagher-Fadel, 2008). Doch sollte hier beachtet werden, dass Kleinwuchs bei Foraminiferen nicht, oder nicht nur, mit Massenextinktionen in Verbindung vorkommt (Wade und Olsson, 2009)

¹⁶ Friedman und Sallan (2012) vermerken auch die minimale Auswirkung der Extinktion auf die Knochenfische (*Osteichthyes*), die sonst bei Erhöhung der Schwerkraft so anfällig wirken (z.B. an der Perm-Trias- und Kreide-Tertiär-Grenze). Sie schreiben, dass nicht eine einzige Familie dem Aussterben am Ende der Trias zum Opfer fiel. Diese Tatsache allein könnte schon auf die nicht aktive Rolle der Schwerkraft zu diesem Zeitpunkt hindeuten.

¹⁷ CAMP = Central Atlantic Magmatic Province, eine der ausgedehntesten Flutbasalt-Provinzen der Erde. Nach Marzoli et al. (1999) soll sie eine Fläche von mindesten 7 Millionen qkm bedeckt haben.

käme auch ein Asteroid-Impakt für das Aussterben in Frage (Puchezh-Katunki-Impakt in Russland, siehe Tab. I; Palfy, 2004).

176-136 Ma (Mittleres Jura – Tiefere Unterkreide). In der Svensmark-Graphik entspricht dieser relativ lange Zeitraum einem stufenweisen, wenn auch nicht steilen, Anstieg der SN-Rate (Abb. 2). In ihrem Maximum, entsprechend 140,6 Ma, bezeichnet die Kurve den Punkt, an dem das Sonnensystem zum dritten Mal im Laufe des Phanerozoikums einen Spiralarm der Milchstraße kreuzt (Svensmark, 2012). Der Beginn des hier behandelten Zeitabschnitts markiert die Bildung der ältesten mesozoischen Ozeankruste. Der Zeitabschnitt umfasst auch die Jura-Kreide-Grenze, die über Jahrzehnte hinweg als Zeitpunkt betrachtet wurde, an dem eine große Massenextinktion stattgefunden haben soll (Raup und Sepkoski, 1984; siehe auch Tennant et al., 2016). Erkenntnisse älteren aber auch neueren Datums haben allerdings gezeigt, dass es keine stichhaltigen Anhaltspunkte gibt, die auf einen plötzlichen Faunenschnitt hinweisen, der annähernd den Extinktionen an der Trias-Jura- oder an der Kreide-Tertiär-Grenze gleichkäme. Dazu schreiben Tennant et al. (2016):

„This likely relates to the lack of unambiguous evidence for dramatic environmental shifts or catastrophic events, or identification of significant biotic fluctuations (i.e. the extinction of a major group) through this period, ultimately leading to the J/K boundary being downgraded from mass-extinction status.”

Andererseits müssen Tennant et al. jedoch anerkennen, dass die Übergangszeit zwischen oberem Jura und Kreide – und sie nennen eine Dauer von nicht weniger als 25 Ma – von vielfältigen Umwälzungen geprägt war. Nun hatten aber Raup und Sepkoski (1984) nicht nur eine Massenextinktion an der Jura-Kreide-Grenze festgeschrieben, wie Tennant et al. (2016) andeuten, sondern innerhalb des mittleren und oberen Juras gleich drei kleinere Extinktionen angenommen, und zwar in etwa an der Bajoc-Bathon-, der Callov-Oxford- und der Tithon-Berrias (J/K)-Grenze. Diese Tatsache sollte uns daran erinnern, dass wir schon einer ähnlichen Situation begegnet sind, nämlich während der Zeit des oberen Karbons und des Perms. Auch damals hatten wir es – allerdings auf höherem Niveau – mit einem über einen längeren Zeitraum andauernden Aufwärts-Trend der SN-Rate zu tun, und auch für jene Zeit hat man mehrere Extinktionen kleineren Ausmaßes festgestellt. Ähnlichkeiten gibt es dann auch mit dem Sachverhalt, der für das Karnium charakteristisch ist, nur diesmal über einen vierfach längeren Zeitraum, der aber durchaus demjenigen während des Oberpaläozoikums entspricht.

Als LIP-Ereignis kennen wir während dieser langen Zeit nur das *Shatsky Rise Event* vor rund 150 Ma (unterste Kreide), das von der LIP-Kommission (siehe: <http://www.largeigneousprovinces.org/0events>. Abgerufen: 05.07.2016) als zweitrangig eingestuft wird und wohl nur von untergeordneter Bedeutung für die Bioevolution gewesen sein dürfte (nicht in Abb. 2 und Tabelle I dargestellt). Dagegen hat sich an der Jura-Kreide-Grenze ein Meteorit-Impakt ereignet. Die Rede ist vom Morokweng-Meteoriten, welcher neueren Daten zufolge einen Krater verursacht hat, der 1,3–2 mal so groß wie der Chicxulub-Krater in Yucatan zur Zeit der Kreide-Tertiär-Wende gewesen sein soll (siehe zitierte Literatur in Tennant et al., 2016). Also sollte man einen negativen Einfluss dieses Ereignisses auf die Entwicklung der lebendigen Welt möglicherweise im Auge behalten.

Der Liliput-Effekt wird in Verbindung mit den Umwälzungen während des langen Zeitintervalls von 40 Ma, welches das gesamte mittlere und obere Jura sowie die tiefste Kreide umfasst, kaum thematisiert, was im Vergleich zu den vielen Beiträgen, die dem Liliput-Effekt an der Perm-Trias-Grenze gewidmet sind, auffällt. Das kann verschiedene Gründe haben, unter anderen:

- a. Der Liliput-Effekt hat sich im betrachteten Zeitintervall überhaupt nicht offenbart, was meine Hypothese in Frage stellen würde. Dazu würde passen, dass wir uns eigentlich im Zeitalter der Riesensaurier befinden, in dem eher ein entgegengesetzter „Goliath-Effekt“ zu verzeichnen wäre.
- b. Der Anstieg der SN-Rate ereignete sich viel zu langsam und einformig (es gab keine großen Schübe), um einen Liliput-Effekt auslösen zu können.
- c. In der Glanzperiode der Riesensaurier fiel den Forschern der Liliput-Effekt kaum auf, weshalb sie ihm so gut wie keine Aufmerksamkeit schenkten.

Ich glaube, den ersten Grund als ungerechtfertigt abtun zu können; denn es gibt verschiedene Anhaltspunkte, welche den Schluss zulassen, dass sich zumindest während des oberen Juras und der tieferen Kreide der Liliput-Effekt bemerkbar gemacht hat. So beschreibt Rogov (2015) mehrere kleinwüchsige Ammoniten-Faunen innerhalb der borealen Faunenregion, die den Liliput-Effekt schon ab der untersten Stufe des oberen Juras, dem Oxfordium, belegen. Da er aber die übliche Meinung vertritt, derzufolge der Liliput-Effekt bloß im Anschluss an eine Massenextinktion in Erscheinung tritt, und er solch eine Extinktion nur an der Jura-Kreide-Grenze voraussetzt, mutmaßt er, dass nur die rezenteste dieser Faunen, bestehend aus der Gattung *Kachpurites*, die ungefähr diese Grenze markiert, eine „echte“ Konsequenz des Liliput-Effekts darstellt. Die älteren Fälle von Kleinwüchsigkeit werden ganz allgemein lokalen Umständen (*environmental stress*) zugeschrieben. Demgegenüber vertrete ich die Ansicht, dass auch in diesem Falle, wie in den schon vorher beschriebenen (Perm, Karnium), der Liliput-Effekt mit dem Anstieg der Schwerkraft im Zusammenhang steht, und da sich dieser, entsprechend meiner Hypothese, schon ab dem mittleren Jura bemerkbar machen musste, erscheint es logisch, alle Fälle von Kleinwüchsigkeit, die Rogov (2015) anführt, als Folge des Liliput-Effekts aufzufassen.

Die Dinosaurier sind eines der am gründlichsten untersuchten Taxa, und besonders intensiv wurde ihr fossiler Bestand an der Jura-Kreide-Grenze analysiert (siehe z.B. Benson et al., 2014; Tennant et al., 2016). Wenngleich der Liliput-Effekt mit ihnen bisher nicht in Verbindung gebracht wurde, wird anerkannt, dass in allen Unterordnungen während des oberen Juras die Diversität abgenommen hat, obgleich zur selben Zeit auch eine hohe Rate an Artbildung zu verzeichnen war. Letztere steht entweder für eine Vielzahl von frei gewordenen ökologischen Nischen, zum Beispiel nach einem Massenaussterben, welche die überlebenden Taxa anregt, neue für sie ungewohnte Lebensräume zu erobern, oder aber für eine stressige Umwelt, die die Lebewesen unter besonders großen Anpassungsruck stellt. In beiden Fällen steigt die Zahl der Variationen, die schließlich zur Artbildung führen¹⁸. Im letzteren Fall

¹⁸ Im ersten Fall würde es sich um allopatrische, im zweiten, dagegen, um gepunktete sympatrische Artbildung handeln (gemäß den Ausführungen in Strutinski, 2016b).

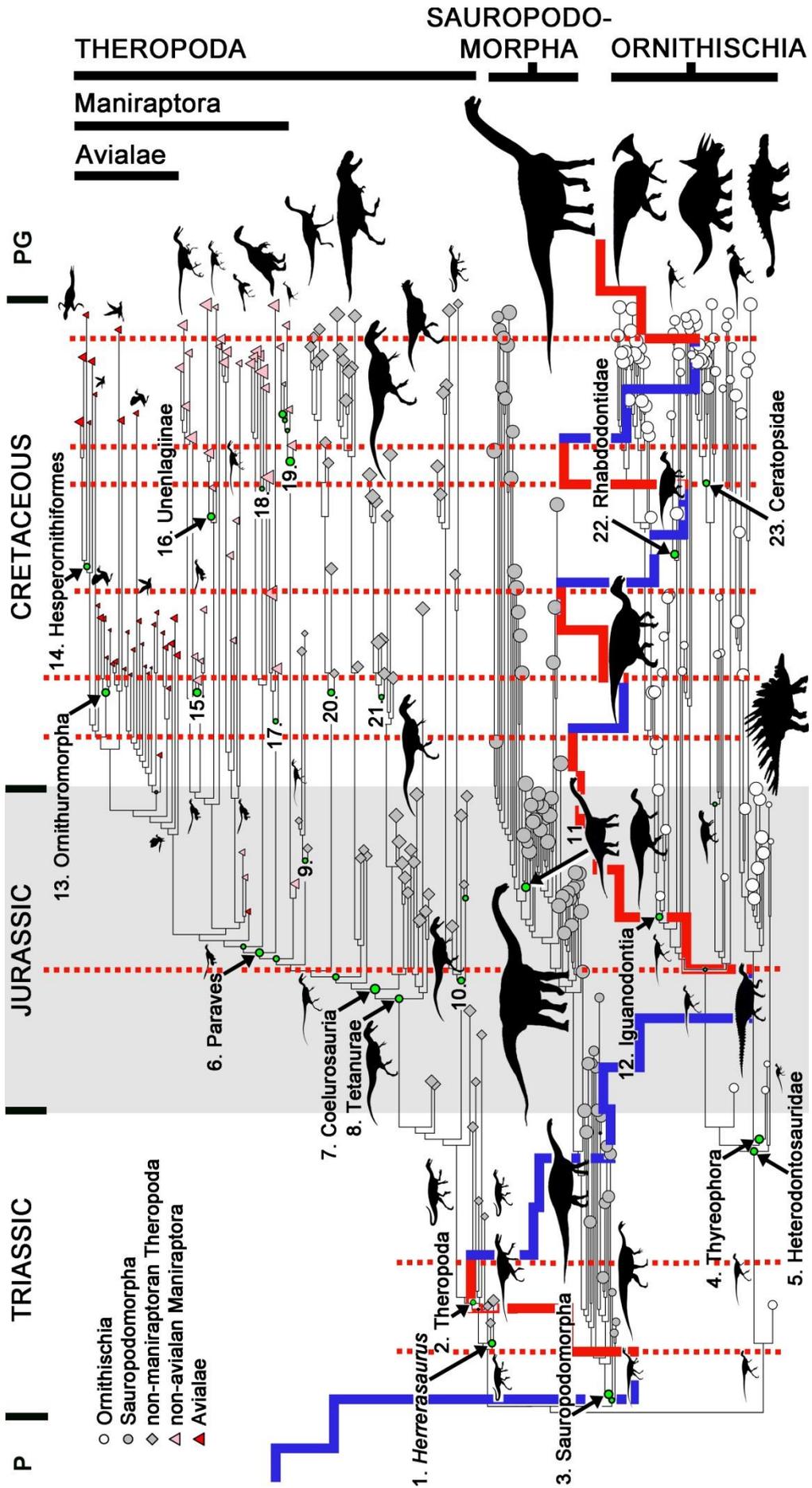


Abb. 8 (umseitig) Phylogenie der Dinosaurier während des Mesozoikums (nach Benson et al., 2014). Die Svensmark-Kurve wurde der Graphik hinzugefügt. Blaue Segmente stellen Abwärts-Trends, rote hingegen Aufwärts-Trends der SN-Rate dar. In die langanhaltende „rote Phase“, die die Zeit des mittleren-oberen Juras und der tiefsten Kreide umfasst, fällt die ereignisreichste Diversifizierungsphase der Dinosaurier.

jedoch erweisen sich weit mehr Neubildungen als lebensuntüchtig oder bedingt tüchtig, wodurch sehr viele neue Arten auch relativ rasch die Bühne verlassen, ein Umstand, der zusammen mit der Extinktion vieler alten Arten die Extinktionsrate erhöht und die Biodiversität reduziert. Und genau das, vermute ich, hat ab dem mittleren Jura stattgefunden, ausgelöst durch die langanhaltend steigende SN-Rate. Dazu passt, dass vornehmlich große Tiere ausstarben. Tennant et al. (2016) notieren: "There is a seemingly selective extinction of larger-sized dinosaurs (sauropods and theropods) across the J/K boundary". In Abbildung 8 ist die Evolution der Dinosaurier während des gesamten Mesozoikums äußerst aussagekräftig dargestellt (Benson et al., 2014). Mittels der Überlagerung der Graphik durch die Svensmark-Kurve sticht auch der enge Zusammenhang zwischen den Aufstiegs-Trends (in Rot) der SN-Rate und den evolutionsbiologisch sehr ereignisreichen Zeiten des Karniums und des mittleren-oberen Juras hervor. Die große Anzahl von Knotenpunkten (Artenneubildungen), aber auch von Endpunkten (Extinktionen) innerhalb dieser Intervalle ist nicht zu übersehen und entspricht meiner Hypothese der „Ankurbelung“ der Evolution durch die Erhöhung der Schwerkraft.

Nicht nur die Dinosaurier waren unter diesen Bedingungen betroffen, sondern die meisten anderen Tiergruppen auch, einschließlich der Säugetierartigen¹⁹, allerdings in unterschiedlichem Maße. Unter den Flugsauriern ersetzten die im Jura noch relativ kleinen Kurzschwanzflugsaurier (*Pterodactyloidea*) die langschwänzigen *Rhamphorhynchoidea*, die schon seit der oberen Trias existierten. Auf Fossilien-Statistiken von Sepkoski (2002) fußend, die jedoch wegen Unausgewogenheit des Fossilbestands nicht immer zu 100% die Realität wiedergeben, erstellen Friedman und Sallan (2012) Graphiken, in denen sie die Schwankung der Abgänge (Extinktionen) und Neuzugänge (Artbildung) während des Phanerozoikums im Bereich der marinen Fischfauna darstellen. Daraus ersieht man, dass die Knochenfische (*Osteichthyes*) gegen Ende des Juras starke Einbußen erlitten haben, die durch keine neuen Gattungen kompensiert wurden. Dagegen schafften die Knorpelfische (*Chondrichthyes*) den Übergang zur Kreide ohne große Verluste. Das hat wohl, wie schon an anderer Stelle erörtert (Strutinski, 2016a), damit zu tun, dass der ganze innere Aufbau der Knorpelfische wie auch ihre Schwimmtechnik an steigende Schwerkraft besser angepasst sind. Das mag mit ihrem vestibulären System zusammenhängen, das, wenngleich „archaisch“ (oder genau darum), einen unmittelbaren Kontakt mit dem Meerwasser erlaubt (Wersäll und Bagger-Sjöbäck, 1974). Aus diesem Grunde, schätze ich, werden erfolgte Schübe der Schwerkraft direkt wahrgenommen; denn diese tut sich durch erhöhte hydrostatische Drücke des Wassers kund. Somit kann darauf schneller reagiert werden. Es mag eine Ironie des Schicksals sein, dass sich ein rudimentäres Organ im Endeffekt als vorteilhafter erweist als eine Weiterentwicklung

¹⁹ Aus diesen entstanden um diese Zeit die Baupläne für die ersten Höheren Säugetiere (Brusatte und Luo, 2016).

desselben, wie wir sie bei den Knochenfischen vorfinden²⁰. Wie Tennant et al. (2016) hervorheben, ist an der Jura-Kreide-Grenze keine Unterabteilung der schon seit dem Devon existierenden Klasse der Plattenkiemer (*Elasmobranchii*) ausgestorben. Mehr noch, es gibt sie heute noch, die Haie und Rochen, was viel über ihre Anpassungsfähigkeit aussagt. Auch für das mittlere-obere Jura gilt: Die hohe Rate der Artbildung ist mit dem Liliput-Effekt eng verbunden, denn grundsätzlich fangen alle neu entstandenen Arten klein an. Folglich müssen ihre Stammtaxa größeren Ausmaßes gewesen sein und durch Mutation als Antwort auf erhöhte Schwerkraft ihre Dimensionen reduziert haben. Am besten veranschaulichen das die „fliegenden Theropoden“ (*Avialae*), die zum erstenmal im oberen Jura in Erscheinung treten. Sie waren anfangs sehr klein, bedeutend kleiner als ihre Stammtaxa. In der untersten Kreide erfuhren sie eine starke Differenzierung, wobei aber die meisten der neu entstandenen Arten auch bald wieder ausstarben (siehe Abbildung 8). Aus ihnen sollten sich aber während der höheren Kreide die echten Vögel (*Aves*) entwickeln.

128-112 Ma (Oberes Barrême-Apt). Nach einer relativ ruhigen Zeit von ca. 8 Ma (136-128 Ma), die im Sinne von Eldredge und Gould (1972) als Intervall der *Stasis* gekennzeichnet werden könnte und durch fallende SN-Raten bestimmt wird, folgt eine längere Zeit, die durch mehrere LIP-Ereignisse und einen erneuten Anstieg der SN-Rate markiert wird (Abb. 2). Für eine Zeit der *Stasis* zwischen 136 und 128 Ma spricht vor allem der Umstand, dass unter den Dinosauriern sehr wenige Arten aussterben, wie das aus der Graphik in Abbildung 8 zu ersehen ist (die „Lebens-Linien“ der verschiedenen Taxa sind im betreffenden Zeitintervall meist durchlaufend dargestellt). Mit einiger Verwunderung müssen Dodd et al. (2015) feststellen, dass nicht einmal das Einsetzen des Parana-Etendeka LIP-Ereignisses (⑧ in Abb. 2 und Tab. 1) vor ca. 134 Ma prägende negative Auswirkungen auf die Umwelt (Klima und Biosphäre) hatte. Sie versuchen das zu erklären, indem sie die Behauptung aufstellen, die vulkanische Tätigkeit habe sich über eine längere Zeitspanne (4-5 Ma) als bei LIP-Ereignissen üblich (1-2 Ma) entfaltet, ohne Höhepunkte aufzuweisen, weshalb die Pflanzen- und Tierwelt es geschafft habe, negative Einflüsse zu verkraften²¹, das umso mehr als ja auch keine Erhöhung der Schwerkraft erfolgte. Anschließend allerdings fand nicht nur ein Schub der Letzteren statt (gemäß des *Uptrends* der Svensmark-Kurve), sondern vor allem eine ziemlich rege LIP-Tätigkeit. In diese Zeit fällt nämlich die Bildung der ausgedehnten LIP-Provinzen Ontong-Java und Manihiki (⑨ in Abb. 2 und Tab. 1), der zweitrangigen Mid-Pacific Mountains-Provinz (nicht in Fig. 2 und Tab. 1 wiedergegeben), und, gegen Ende der Zeitspanne, der Kerguelen-Rajmahal- (⑩ in Abb. 2 und Tab. 1) und der Hikurangi-Provinz (nicht wiedergegeben). Auch gibt es Hinweise auf einen Meteoriten-Einschlag im Südwesten des australischen Queensland (Tookoonooka in Tab. 1), dessen Alter noch nicht mit allzu großer Genauigkeit bestimmt werden konnte. Es kam zwar trotz alledem zu keiner großen Massenextinktion, aber wahrscheinlich zu vielen kleineren, wie das auch aus dem Diagramm in Abbildung 8 abgelesen werden kann. Typisch für diesen Zeitabschnitt ist, dass trotz vieler

²⁰ Ähnliche Erklärungen könnten vielleicht auch im Falle vieler so genannter „lebender Fossilien“ herangezogen werden.

²¹ Erba et al. (2004) stellen in diesem Zusammenhang immerhin fest, dass es im Valanginium zumindest ein ozeanisches anoxisches Ereignis gab (Weissert-Ereignis), das auf die Bildung der Parana-Etendeka LIP zurückgeführt wird und sich in der Ablagerung von Schwarzschiefern und Änderungen innerhalb des Lebensbereiches des Nannoplanktons geäußert hat.

Abgänge wenige Neuzugänge (Artbildungen) zu verzeichnen sind (siehe nochmals Abb. 8). Neuen statistischen Daten zufolge wurde jetzt in allen drei großen Dinosaurier-Abteilungen (Sauropodomorpha, Theropoda und Ornithischia) der Punkt erreicht, ab dem die Abgänge nicht mehr durch Neuzugänge wettgemacht werden konnten. Dieser Trend sollte sich dann kontinuierlich bis zum völligen Aussterben der Dinosaurier am Ende der Kreidezeit verschärfen (Sakamoto et al., 2016). Es mag sein, dass die erneute Erhöhung der Schwerkraft, gekoppelt mit den zusätzlichen Heimsuchungen durch Vulkanismus und Meteorit-Impakt, die meist überdurchschnittlich großen und schwerfälligen Dinosaurier ab diesem Zeitintervall außer Stand setzte, sich den Anforderungen zu stellen und entsprechend darauf zu reagieren.

Im marinen Bereich wird aus dieser Zeit die Hippuriten-Gattung *Agriopleura* beschrieben. Sie durchlief vom oberen Hauteriv (ca. 132 Ma) bis ungefähr an die Barrême-Apt-Grenze (ca. 127-125 Ma) ein Größenwachstum gemäß dem Copeschen Gesetz. Die Zeit entspricht einem Tiefpunkt der Svensmark-Kurve (siehe Abbildung 2) beziehungsweise dem weiter oben erwähnten Stasis-Intervall. Im unteren Apt wies sie jedoch Kleinwuchs (Liliput-Effekt!) auf und führte zum Erscheinen einer neuen Gattung, der *Archaeoradiolites* (Masse und Fenerci-Masse, 2015). Dieses Einzelbeispiel steht für einen Trend, wie ihn meine Hypothese für den Fall vorsieht, in dem eine Zeit der Stasis durch ein sprunghaftes Anwachsen der Schwerkraft abgelöst wird.

96-88 Ma (Oberes Cenoman-Mittleres Coniac). Ein erneutes Stasis-Intervall (112-96 Ma) mit moderaten Abgangs- und Neubildungs-Raten wird durch einen relativ plötzlichen Anstieg der SN-Rate beendet. Nach Daten von Miller et al. (2005) sank zur selben Zeit der Meeresspiegel, ein Ereignis, das mit der Bildung von Eiskappen kleinen Ausmaßes auf dem antarktischen Festlandblock erklärt wird. Gleichfalls ist aber für die Zeit des Übergangs vom Cenoman zum Turon (ca. 93,5 Ma, nach neueren Daten 93,9 Ma) ein ozeanisches anoxisches Ereignis belegt (Jenkyns, 1980), das gewöhnlich auf erhöhte Werte von Treibhausgasen und eine entsprechende globale Erwärmung zurückgeführt wird. Eiskappen an den Polen scheinen mit globaler Erwärmung im Widerspruch zu stehen. Dabei ist zu berücksichtigen, dass Miller et al. (2005) eigentlich von zwei kurzzeitigen Vereisungen sprechen, eine im oberen Cenoman (ca. 96 Ma), die andere im unteren-mittleren Turon (93-92 Ma). Es könnte durchaus sein, dass wir es hier mit einer Überlagerung von Ursachen zu tun haben, also einerseits Abkühlung durch erhöhte SN-Raten, wie sie das Modell von Svensmark (2012) vorsieht, andererseits zwischenzeitliche Erwärmung durch Treibhausgase. Ab ca. 90 Ma finden auch wieder zwei bedeutende LIP-Ereignisse statt, in deren Folge die Madagaskar- und die Karibisch-Kolumbianische-LIP entstehen (⑪ in Abb. 2 und Tab. 1). Für die Cenoman-Turon-Grenze ist eine Extinktion II. Grades ausgewiesen (Raup und Sepkoski, 1984), die den Belegen zufolge in mehreren aufeinander folgenden kurzen Schüben verlief und vor allem die Meeresfauna in Mitleidenschaft zog. Zumindest gab es Ende der 80er Jahre des vergangenen Jahrhunderts für landbewohnende Taxa der Cenoman-Turon-Grenze nur wenige Untersuchungsergebnisse, um eine Extinktion auch in diesem Bereich zu dokumentieren (Elder, 1989). Nach Abbildung 8 zu urteilen, fanden jedoch im Zeitintervall 96-88 Ma mehrere Abgänge statt, die teils durch Artbildung in einigen Entwicklungslinien der Theropoden und Ornithischiern ausgeglichen wurden (Benson et al., 2014). Am besten belegen jedoch die meeresbewohnenden *Mollusca* und unter ihnen insbesondere die Inoceramen und die Ammoniten die Massenextinktion

(Harries, 1993). Harries spricht von einer ‚*crisis zone*‘, die räumlich (und zeitlich) das Intervall, während dem die meisten Abgänge stattfanden, von der so genannten Recovery-Zeit trennt. Diese ‚*crisis zone*‘ ist durch die äußerste Rarität von Inoceramen und Ammoniten gekennzeichnet, dafür aber durch verschiedene so genannte Disaster- und Opportunisten-Taxa, die gehäuft während Massenextinktionen in Erscheinung treten. Es findet während dieser Zeit wenig Artbildung statt oder neue Arten erlöschen meist wieder. In der Recovery-Zeit hingegen wird ein wahrer Boom an Neubildungen registriert²², wobei auch einige alte Arten wenigstens zeitweilig überleben können („dead clade walking“, gemäß den Ausführungen auf S. 20). Weiterhin ist bezeichnend, dass die Dimensionen während der Recovery-Zeit (aber auch schon davor, siehe Harries, 2008) drastisch abnehmen, ein klares Indiz für das Wirken des Liliput Effekts auch während dieser kleineren Massenextinktion. Dazu schreibt Harries (1993):

„Another interesting feature of Early Turonian taxa is that, for the most part, the earliest repopulation fauna of surviving and new taxa is composed of abnormally small specimens. ... Their size increased through the Early Turonian. ... This phenomenon is best represented in a number of bivalve groups (especially among inoceramids and oysters) and ammonites.”

Bemerkenswert ist, dass Harries den Kleinwuchs sowohl der überlebenden (= *surviving*) als auch der von ihnen abgezweigten neu entstandenen Taxa feststellt, eine Erkenntnis, die wiederum meine weiter oben unterbreitete Hypothese stützt. Zu Harries‘ Daten kann man noch diejenigen von Brom et al. (2015) hinzufügen, die den Liliput-Effekt auch bei ungestielten Crinoiden feststellen.

Gegenüber den vorgestellten Fällen von Liliputismus, die gut zu der Massenextinktion an der Cenoman-Turon-Grenze passen, nehmen sich die Fälle, die Jagd-Yazykova (2011) beschreibt, etwas seltsam aus und können schlecht mit dieser Massenextinktion in Verbindung gebracht werden. So wird von einem Liliput-Effekt berichtet, der sich unter den Inoceramen bemerkbar macht, doch nicht an der Cenoman-Turon-Grenze, sondern im Zeitintervall zwischen unterem und oberem Turon. Die Autorin schreibt:

„Numerous small-sized inoceramid species occur in the early/late Turonian boundary interval ... Usually, all inoceramid species which appeared in the early and middle Turonian are of average size typical of most inoceramid species. In the latest Turonian all of them are small and numerous.”

Diese Sachlage scheint derjenigen von Harries (1993; 2008) zu widersprechen, da Harries (1993) ja ausdrücklich betont (siehe Zitat weiter oben), dass schon kurz nach der Recovery-Zeit, noch während des unteren Turons, die Maße der Faunen erneut zunahmen. Die Faunen, die Jagd-Yazykova beschreibt, stammen aus dem Fernen Osten Russlands und enthalten, wie die Autorin zugibt, keine Arten, die auch in anderen Regionen vorkommen (so genannte Index-Arten), um sicherzustellen, dass die zeitliche Zuordnung einwandfrei ist. Das möge vielleicht ein Grund sein, weshalb der Zeitversatz erscheint. Ansonsten müsste man von Diachronismus ausgehen oder annehmen, dass auch gegen Ende des Turons eine

²² Siehe aber dazu die Daten von Kennedy und Cobban (1976), denen zufolge der endgültige Niedergang der Ammonoiten vor dem Santon einsetzte. Also muss das „Aufblühen“ der Ammoniten während des Turon von relativ kurzer Dauer gewesen sein.

Massenextinktion stattgefunden hat, wofür es aber keine konkreten Hinweise gibt. Selbst die zu dieser Zeit ausgebrochene intensive vulkanische Tätigkeit, die sich in der Entstehung der Madagaskar- und der Karibisch-Kolumbianischen LIPs niedergeschlagen hat, scheint sich auf die Biosphäre kaum ausgewirkt zu haben, was immerhin verwunderlich ist. Gleich hinterher (ca. 88 Ma, unteres Coniac) registrieren wir hingegen einen bedeutenden Abwärts-Trend der Svensmark-Kurve, der fast genau mit einem absoluten Minimum der Extinktions-Rate korreliert (siehe Abbildung 2).

72-58 Ma (Maastricht-Oberes Paläozän, gemäß Gradstein et al., 2012). Wenn man die Svensmark-Kurve genau betrachtet, bemerkt man, dass sie zwischen ca. 72 Ma und ca. 24 Ma einen Aufwärts-Trend aufweist, der einige Ähnlichkeit mit dem Trend hat, der für den größten Teil des Jura und die tiefere Kreide zu verfolgen war (Abbildung 2), bloß etwas unregelmäßiger. Er hält sogar noch etwas länger an, nämlich 48 Ma. Dieser lange Zeitraum umfasst als ersten Abschnitt das Maastricht, die letzte Stufe der Kreide, und das Paläozän. Gleich zu Beginn stellt sich nach Miller et al. (2005) zumindest in großen Teilen Antarktikas eine kurzlebige Eiszeit ein. Sie fällt wie auch im oberen Cenoman mit dem Anstieg der SN-Rate zusammen. Ab ca. 66 Ma finden dann die beiden großen LIP-Ereignisse statt, welche die Dekkan- und die Nordatlantische Vulkanische Provinz entstehen lassen sollten (⑫ in Abbildung 2 und in Tabelle 1). Desgleichen ereignete sich zu Ende der Kreidezeit der Meteorit-Impakt, der den Chicxulub Krater hinterlassen hat. Es treffen somit am Ende der Kreide, wie schon im oberen Devon und im ?Barrême, drei extrem lebensbedrohliche Ereignisse aufeinander (Aufwärts-Trend der SN-Rate, LIP-Vulkanismus und Meteorit-Impakt), die *zusammen* an der Kreide-Tertiär-Grenze (kurz: K-T-Grenze) eine der größten Massenextinktionen zu verantworten hatten. Ich stelle diese Behauptung auf, weil es den Anschein hat, dass keiner dieser Faktoren allein solch eine verheerende Wirkung hervorgebracht haben könnte. Besonders muss ich das für den Einfluss der Schwerkraft annehmen, die ab dem Maastricht im Vergleich zu dem vorhergegangenen Schub an der Cenoman-Turon-Grenze weniger drastisch anstieg (siehe Abbildung 2). Es mag sein, dass aus diesem Grunde, genau wie bei der Massenextinktion an der Trias-Jura-Grenze, nur wenige Anzeichen für das Wirken des Liliput-Effektes zu verzeichnen sind. Die unmittelbaren Ursachen, die das massenhafte Aussterben an der K-T-Grenze ausglöst haben, könnten durchaus der intensive Vulkanismus und der Asteroid-Impakt gewesen sein, wobei der Schwerkraft „nur“ die Rolle zukam, den äußerst selektiven Charakter des Aussterbens zu bestimmen. So konnten ganze Organismengruppen, die entweder über gute adaptive Mechanismen verfügten, welche speziell der Anpassung an eine erhöhte Schwerkraft dienten (Beispiele: Quallen; Haie²³), oder solche, die die seichten Gewässer bevölkerten beziehungsweise sich in diese zurückziehen konnten (Beispiele: Lurche, Krokodile, Schildkröten, Kloakentiere, viele Fischarten), relativ gut abschneiden und den Flaschenhals an der K-T-Grenze überwinden. Letzteres lässt sich leicht erklären, denn zum einen nimmt der Wasserdruck infolge des Anstiegs der Schwerkraft in seichten Gewässern nur unwesentlich zu, zum anderen wirkt sich hier der Auftrieb trotzdem voll aus und verhindert ein Absinken.

²³ Nach Daten von Kriwet und Benton (2004) überlebten trotz Einbußen auf Gattungs- und Spezies-Ebene nicht weniger als 25 der 28 im Maastricht lebenden Hai-Familien die K-T-Grenze, was einem Prozentsatz von 89% entspricht. Den 99 Arten, die im Maastricht ausstarben, stehen im Danium immerhin schon 67 Neubildungen, also ein 2/3-Ersatz, entgegen, ein Umstand, der auf eine relativ schnelle Erholung hindeutet.

Es lohnt sich, sich ein wenig näher mit den unterschiedlichen Überlebenschancen an dem K-T-Übergang der Elasmobranchier einerseits und der Modernen Knochenfische (*Neoteleostei*) andererseits zu befassen. Wie schon in Fußnote 23 vermerkt, haben die Haie den Flaschenhals an der K-T-Grenze relativ gut überstanden. Das gilt in etwas kleinerem Maßstab für die Elasmobranchier im Allgemeinen, wenngleich von den Rochen ein größerer Tribut gefordert wurde (Kriwet und Benton, 2004). Es ist aber immerhin festzuhalten, dass *alle Ordnungen* der Elasmobranchier die Massenextinktion überlebt haben. Dahingegen starben im Maastricht nicht weniger als vier Ordnungen der Modernen Knochenfische völlig aus. Des Weiteren stellen Cavin (2001) und Friedman (2009, 2012) fest, dass besonders pelagische Schnellschwimmer vom Aussterben betroffen waren, während die Bewohner seichter Gewässer (Süß- und Brackwasser) in überwiegenderem Maße überlebten (Nach Cavin erreichte die Überlebensrate auf Familienebene gar 94%.) Der Ersatz für die acht ausgestorbenen ausschließlich marinen Familien der *Neoteleostei* erfolgte im Danium nur schleppend und laut Daten von Cavin zu bloß 25% (zwei neu entstandene Familien), wodurch sie sich auch wieder von den Haien unterschieden. Diese einfachen statistischen Daten können von den üblichen Hypothesen zur Erklärung der Massenextinktion an der K-T-Grenze (Vulkanismus, Meteorit-Impakt) nicht zufriedenstellend erklärt werden, während die Hypothese des Schwerkraft-Schubs damit weniger Probleme hat. Ferner sollte auch dem Umstand Rechnung getragen werden, dass die Extinktionen nicht eigentlich mehr oder weniger plötzlich am Ende der Kreide einsetzten, sondern lediglich zu diesem Zeitpunkt ihren Höhepunkt erreichten. Eine ähnliche Situation hatten wir schon am Ende des Perms. Somit konnten ein plötzlicher Meteorit-Impakt oder ein immerhin geologisch betrachtet relativ rasch einsetzender Vulkanismus am Ende des Maastrichts gar wohl für einen Höhepunkt der Extinktions-Raten sorgen, erklären aber nicht, warum in bestimmten Organismengruppen der Niedergang schon sehr viel früher einsetzte. Schon für die meeresbewohnenden *Neoteleostei* zeigt die Statistik, dass die Anzahl der Familien und somit die Vielfalt eigentlich schon ab dem Campan zu schrumpfen begann (für das Campan sind 21 Familien belegt, für das Maastricht bloß noch 14, siehe Savin, 2001). Ähnlich verhält es sich aber auch bei denjenigen Organismengruppen, die am Ende der Kreide völlig ausstarben (Ammoniten, Belemniten, Dinosaurier). Wie Kennedy und Cobban (1976) anhand der einschlägigen Literatur hervorheben, lebten im Cenoman 22 Ammoniten-Familien, während es im Maastricht bloß noch 11 gab. Es wird gleichfalls betont, dass die meisten der Abgänge schon vor dem Santon stattfanden, was teilweise auch auf die „kleine Extinktion“ an der Cenoman-Turon-Genze zurückgehen könnte. Hancocks (1967) Daten zufolge gab es im Campan immerhin noch 78 Gattungen, die sich im gesamten Maastricht auf 34 reduzierten. Davon blieben im oberen Maastricht bloß noch elf übrig, die schließlich allesamt ausstarben. Indem sie sich auf Wiedmann beziehen, erwähnen Kennedy und Cobban (1976) gleichfalls, dass bei den Ober-Maastricht-Formen „Kleinwüchsigkeit“ festgestellt wurde, einer der seltenen Belege für den Liliput-Effekt in Verbindung mit der K-T-Extinktion. Ganz allgemein meinen Kennedy und Cobban zu dem allmählichen Aussterben der Ammoniten, aber auch anderer Taxa:

„Assessment of the causes of this slow decline is difficult, and many of the ‘reasons’ for extinctions at the Cretaceous-Palaeocene boundary are too sudden to be acceptable, whilst others are equally unsatisfactory because they fail to explain changes in both marine and terrestrial spheres.”

Wenn wir uns erneut die Abbildung 8 ansehen, fällt auf, dass die meisten Abgänge unter den Dinosauriern in die Zeit vor dem oberen Maastricht fallen (der blaue Abschnitt der SN-Kurve), was auch nicht für einen plötzlich einsetzenden „Schlag“ gegen die lebendige Welt spricht. Ich verweise in diesem Zusammenhang auch wieder auf die Ergebnisse von Sakamoto et al. (2016). Dagegen meinen Longrich et al. (2012), der Faunenwechsel an der K-T-Grenze innerhalb einer anderen großen Abteilung der Reptilien, den *Squamata* (Eidechsen und Schlangen), war so unvermittelt, dass er am besten durch den Chicxulub-Einschlag erklärt werden könnte. Sie verallgemeinern ihre Sicht, indem sie, entgegen anderen Erkenntnissen (die ich zum Teil weiter oben angeführt habe), den allmählichen Niedergang anderer Tiergruppen zumindest über das ganze Maastricht hinweg in Frage stellen:

„the persistence of an exceptionally diverse lizard and snake fauna just before the K-Pg extinction argues against the idea that late Maastrichtian terrestrial ecosystems were stressed before the Chicxulub impact. The available evidence suggests instead that extinctions among the squamates were abrupt and coincided with the K-Pg boundary, supporting the hypothesis that *the Chicxulub asteroid impact was the sole cause of the end-Cretaceous mass extinction* [Meine Hervorhebung]”.

Longrich et al. (2012) geben jedoch zu, dass die größten Squamaten ausstarben und nur kleine Arten überlebten, was sie mit dem impakt-bedingten Zusammenbruch der trophischen Kette begründen, die vorwiegend größere Tiere „aushungerte“. Gleichzeitig konnten sich kleine Tiere auch besser vor den durch den Impakt ausgelösten extrem hohen (unmittelbar nach dem Einschlag) und extrem niedrigen Temperaturen („Impakt-Winter“ jahrelang nach dem Einschlag) schützen, indem sie sich in Höhlen verkrochen. Mit ähnlichen Erklärungen hatten schon Robertson et al. (2004) aufgewartet. Wie ich jedoch verschiedentlich aufzeigte (Strutinski, 2016 a, b), kann der Anstieg der Schwerkraft Kleinwuchs auslösen, und entsprechend werden Kleinformen beim Überleben bevorteilt. Während des Maastrichts wurde Kleinwüchsigkeit lokal auch unter Dinosauriern angetroffen, wird aber dem so genannten Insel-Gesetz zugeschrieben (Benton et al., 2010). Ein Argument für das Auslösen der Massnextinktion durch das plötzlich eingetretene Ereignis des Chicxulub-Impakts könnte, neben dem von Longrich et al (2012) vorgebrachten, der Floren-Umbruch an der K-T-Grenze sein. Einiges spricht dafür, dass zu diesem Zeitpunkt relativ plötzlich der Niedergang der immergrünen und ein Entwicklungsschub der laubabwerfenden Pflanzen stattfand, eine Tatsache, die Blonder et al. (2014) mit dem Meteorit-Impakt in Verbindung bringen. Allerdings bestätigen vorläufig nur Daten aus dem Westen Nordamerikas diese Entwicklung, die mit der Existenz eines „Impakt-Winters“ zu begründen wäre. Überhaupt keine Argumente gibt es dagegen für Waldbrände, die unmittelbar nach dem Impakt stattgefunden haben müssten. Dazu schreiben Nichols und Johnson (2008):

„While the impact model seems to predict fires, we are impressed by the apparent lack of direct evidence for them in the well-constrained sections of North America ... there may have been a major blast effect independent of any major burn.”

Also mutmaßen sie, die Schockwelle hätte ganze Wälder umgelegt, ohne sie jedoch in Brand zu setzen, eine ziemlich gewagte Hypothese.

Von den einschlägigen Argumenten für eine plötzlich einsetzende Extinktion an der K-T-Grenze mal abgesehen, konnten wir feststellen, dass der Niedergang, der im Falle der

Ammoniten, Dinosaurier (mit Ausnahme der Vögel) und anderer Taxa mit deren völligem Untergang endete, eigentlich schon Millionen Jahre vor dieser Grenze einsetzte. Dieser Tatbestand lässt sich nicht gut mit relativ plötzlich einsetzenden Katastrophen (Vulkanismus oder Meteoriten-Impakte) als Auslöser der Extinktion in Einklang bringen, kann aber zufriedenstellend mit einer wachsenden Schwerkraft erklärt werden, die mit der SN-Kurve Svensmarks harmoniert. Wir wollen nun noch sehen, inwiefern sich die Ereignisse im Maastricht und an der K-T-Grenze auf diejenige Tiergruppe ausgewirkt haben, die als der Gewinner des Faunenschnitts gilt, nämlich die Höheren Säugetiere (*Placentalia*). Es ist kein Geheimnis, dass die Höheren Säugetiere die dominante Tiergruppe des Känozoikums²⁴ darstellen, nicht zuletzt weil sie durch das Aussterben der Dinosaurier alle durch diese vakant gelassenen Nischen besetzten. Doch wird noch immer heftig darüber debattiert, wie und ab wann es zu der breiten Radiation der *Placentalia* kam. Besonders besteht Uneinigkeit zwischen den Forschern, die den paläontologischen Daten den Vorzug geben, und denjenigen, welche die Resultate der Molekularbiologie als vorrangig betrachten. Archibald und Deutschman (2001) haben die verschiedenen Ansichten in drei Modelle zusammengefasst, die im Folgenden kurz besprochen werden sollen (Abb. 9).

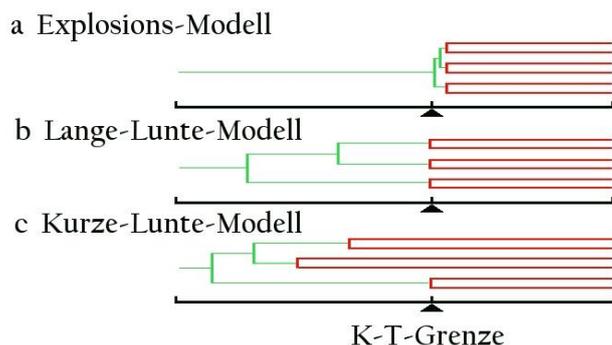


Abb. 9 Vereinfachte Darstellung dreier Modelle zur Diversifizierung der Höheren Säugetiere im Bereich der K-T-Grenze. Rote Balken: Diversifizierungen auf Ordnungsebene; Grüne Balken: Ebenso auf übergeordneter Ebene. (Nach Springer et al., 2003)

Dem *Explosions-Modell* zufolge haben sich alle heute existierenden Ordnungen der *Placentalia* erst ab dem Paläozän, also nach der Massenextinktion an der K-T-Grenze herausgebildet. Diese Ansicht entspricht im Allgemeinen den Fossildaten und könnte noch am ehesten mit einem plötzlich eingetretenen Faunenschnitt, ausgelöst durch den Dekkan-Vulkanismus und/oder den Chicxulub-Impakt, in Einklang gebracht werden (Abbildung 9a). Das *Lange-Lunte-Modell*²⁵ (Abbildung 9b) geht davon aus, dass sich einige wenige Stammtaxa der *Placentalia* bis in die oberste Kreide zurückverfolgen lassen, dass aber die meisten Radiationen auf Ordnungsebene ab dem Paläozän stattfanden. Das *Kurze-Lunte-Modell* wiederum, das vorrangig den molekulargenetischen Daten Rechnung trägt, aufgrund deren die Diversifizierungsalter an den verschiedenen „Knoten“ meist tief in die Kreide zurückversetzt werden, aber gerade deshalb kaum durch die paläontologischen Funde gestützt

²⁴ Känozoikum ist die neuere Bezeichnung für Neozoikum.

²⁵ Die Ausdrücke „lange Lunte“ und „kurze Lunte“ wollen allem Anschein nach darauf hinweisen, dass die Zeit bis zur Radiation/Explosion lang oder aber kurz war.

werden, nimmt an, die Kronengruppen²⁶ der Höheren Säugetiere hätten schon während der oberen Kreide bestanden, und folglich müsse eine ganze Reihe der heutigen Ordnungen spätestens ab diesem Zeitpunkt existiert haben (Abbildung 9c). Vor Kurzem ist ein Aufsatz erschienen, der das Diversifizierungs-Dilemma der *Placentalia* wieder aufgreift und eine interessante Graphik veröffentlicht, die gleich vier verschiedene Möglichkeiten wiedergibt, die mehr oder weniger auf dem oben beschriebenen Dreier-Modell fußen (Dos Reis et al., 2014). Die Autoren ziehen folgenden Schluss:

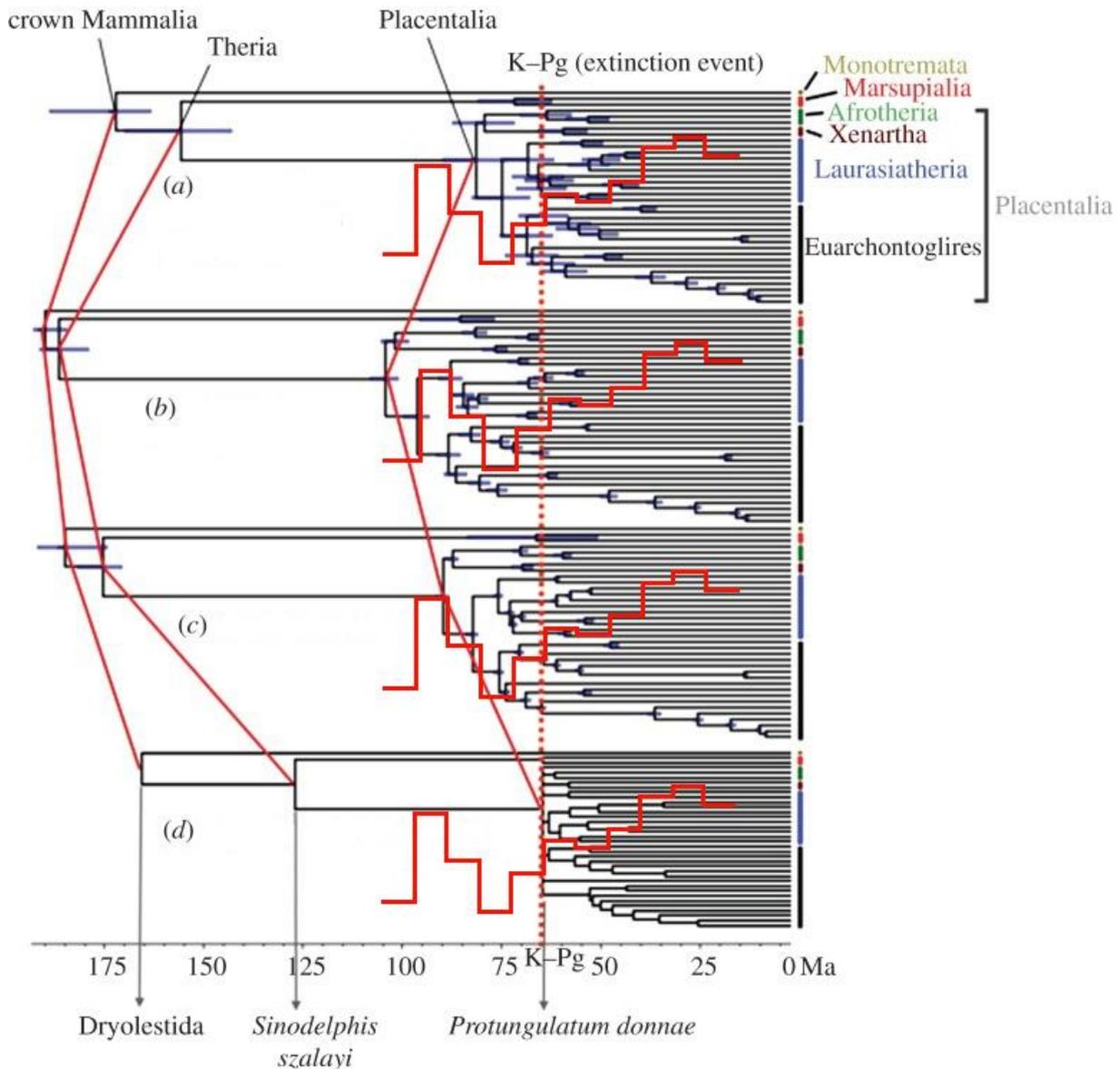


Abb. 10 Vier Modelle zur Diversifizierung der *Placentalia*, nach verschiedenen Kriterien herausgearbeitet (Dos Reis et al., 2014). Die SN-Kurve wurde den Modellen überlagert. Für Einzelheiten siehe Text.

²⁶ *Kronengruppe* ist ein Begriff aus der phylogenetischen Systematik und bezeichnet eine Klade, an deren Basis der letzte gemeinsame Vorfahre aller rezenten Taxa dieser Klade steht (aus Wikipedia).

“The ages of placental groups presented here, together with those from recent studies ..., favour an early Palaeogene (i.e. post K–Pg) scenario for the diversification of placental ordinal level crown groups. However, they also establish the origin of Placentalia firmly within the Cretaceous, supporting Archibald and Deutschman’s [2001] long fuse model and rejecting the explosive model of placental origination in the Palaeocene advocated by O’Leary et al. [2013].”

Ich habe auf die vier Diagramme der Dos Reis et al.-Graphik jeweils die Svensmark-Kurve für die entsprechende Zeitspanne übertragen (Abbildung 10). Man kann deutlich sehen, dass dem langanhaltenden Aufwärts-Trend der SN-Kurve während des Zeitintervalls 72-24 Ma das Diagramm in Abbildung 10a am besten entspricht, dem Daten von Wilkinson et al. (2011) zugrunde liegen. Das heißt, während dieser Zeit hat es innerhalb der Klasse der Säugetiere gehörig „rumort“ beziehungsweise sind die meisten Ordnungen der *Placentalia* entstanden. Die Bauplan-„Fehlgeburten“, die es bestimmt auch gab, werden in der Graphik allerdings nicht aufgezeigt. Lediglich für das vorhergehende Ereignis an der Cenoman-Turon-Grenze würde das Diagramm in Abbildung 10c besser passen, das sich auf Daten von Dos Reis et al. (2012) stützt. Beide Interpretationen entsprechen dem Lange-Lunte-Modell. Weder das Kurze-Lunte- (Abb. 10b) noch das Explosions-Modell (Abb. 10d), denen die Daten von O’Leary et al. (2013) zugrunde liegen, zeigen annähernd Übereinstimmung mit der Svensmark-Kurve, weshalb ich das Lange-Lunte-Modell bevorzuge, für das auch Dos Reis et al. (2012; 2014) eintreten. Das würde heißen, die Radiation der *Placentalia* ist zwar größtenteils auf die Zeit nach dem K-T-Übergang konzentriert, die Entwicklung der Höheren Säugetiere entspricht aber trotzdem nicht demjenigen Modell, das einer bloß durch Vulkanismus oder Meteorit-Impakt ausgelösten Massenextinktion gerecht würde (Explosions-Modell). Dessen ungeachtet hat der Wendepunkt an der K-T-Grenze auch unter den Säugetieren seine Spuren hinterlassen. Dazu schreiben Brusatte und Luo (2016):

„Tatsächlich gingen viele der größeren Säugetiere gleichzeitig mit den Dinosauriern zu Grunde. ... Fast wären auch die Metatheria (die Beuteltiere und ihre Verwandten) ausgestorben, die in der Oberkreide gerade aufzublühen begonnen hatten. Doch einige wenige von ihnen konnten überleben. Sonst gäbe es heute weder Kängurus noch Koalas. Zu den übrigen Säugern, die das Inferno überstanden, zählten einige der ersten Plazentatiere ...“

Die etwas längere Zeit der relativen Ruhe zwischen dem Coniac und der allmählichen Verschlechterung der Umweltbedingungen beginnend mit dem Maastricht (entsprechend dem Abwärts-Trend der SN-Kurve, gemäß Abb. 2) könnte im Sinne des Punktualismus (Eldredge und Gould, 1972) als eine erneute Phase der Stasis aufgefasst werden oder entspräche, in der Archibald-und-Deutschman-Terminologie, der „langen Lunte“ zwischen dem Erscheinen der Stammtaxa und demjenigen der ersten modernen Ordnungen der *Placentalia*. Wie jedoch bereits erwähnt, fand der Niedergang einiger Organismengruppen während dieser Zeit der Stasis ungebremst weiter statt.

Nach all den dargestellten Sachverhalten, muss man die K-T-Massenextinktion als ein komplexes Ereignis auffassen, das allein weder durch den Anstieg der Schwerkraft noch durch den Dekkan-Vulkanismus oder den Chicxulub-Impakt erklärt werden kann. Wahrscheinlich haben alle drei Ursachen und die davon abgeleiteten umweltfeindlichen Prozesse (bezüglich Klima, Meeresschwankungen, Zusammenbruch der trophischen Kette u.a.) zu dem Massenaussterben beigetragen.

Gegen Ende des hier behandelten Zeitintervalls, also im oberen Paläozän und an der Paläozän-Eozän-Grenze, starben einige noch relativ „junge“ *Placentalia* auch schon wieder aus, und es erschienen erstmals die wichtigen Ordnungen der Primaten und der Unpaarhufer. Für denselben Zeitraum wird eine Extinktion benthischer Organismen als auch Kleinwuchs bei Säugern und Insekten dokumentiert (Jardine, 2011). Ob und inwiefern das LIP-Ereignis (62-58 Ma), das zur Entstehung der Nordatlantischen Vulkanischen Provinz führte, bei diesem Umbruch kleineren Ausmaßes eine Rolle spielte, ist wegen der Zeitdifferenz von mindestens 2 Ma ungewiss. Tatsache ist, dass an der Paläozän-Eozän-Grenze ein Temperaturmaximum verzeichnet wurde, das so genannte PETM (*Paleocene-Eocene Thermal Maximum*), das im Zusammenhang mit erhöhten Treibhausgas- (vor allem Methan-) Emissionen steht und somit durchaus auf das Konto des LIP-Ereignisses oder dessen Nachzügler gehen könnte (Rampino, 2013; Svensen et al., 2010). Neuerdings wurde aber auch der Einschlag eines Kometen als möglicher Auslöser in Betracht gezogen (Schaller et al., 2016; Fung et al., 2016). Die SN-Kurve zeigt dagegen für dieses kurze Intervall eine relative Stabilität an. Großtektonisch begann sich mit dem Auseinanderdriften Europas und Nordamerikas der Nordatlantik zu öffnen.

40-31 Ma (Oberes Mitteleozän-Unterstes Oligozän). In dem 48 Ma anhaltenden etwas unregelmäßigen Aufwärts-Trend der SN-Kurve, den ich bereits erwähnte, stimmen die ausgeprägtesten Steigerungen mit der Campan-Maastricht-Grenze (ca. 72 Ma) und dem oberen Abschnitt des mittleren Eozäns (ca. 40 Ma) überein. Das sind mit einem Versatz von vielleicht ein bis drei Millionen Jahren, die auf nicht 100%-ig genaue Altersabschätzungen zurückgehen könnten, auch die Zeiten, die Miller et al. (2005) für bedeutende Tiefstände des Meeresniveaus angeben, von denen sie annehmen, sie wären durch die kurzzeitige Bildung von Polareis ausgelöst worden. Francis et al. (2009) erwähnen im Zusammenhang mit der Problematik paläogener Eiszeiten, dass die ersten Anzeichen von Gletscheraktivität in der antarktischen Region auf das mittlere Eozän zurückgehen, dass aber die einwandfrei ersten Gletscherablagerungen obereozänen Alters sind. Mit dem entsprechenden Kälteeinbruch in Verbindung steht vermutlich die Massenextinktion II. Grades ab der Grenze zwischen dem mittleren und oberen Eozän (ca. 37 Ma), die im Meer vor allem Warmwasser-Taxa betraf. Nach Prothero (1994) starben unter den die Meeresböden bewohnenden Taxa während dieses Ereignisses 89% der Schnecken- und 84% der Muschel-Arten aus. Dazu viele planktonische und benthische Kleinorganismen (Foraminiferen u.a.) wie auch Fische. Infolge der Abkühlung um ca. 10⁰C erlitten auf dem nordamerikanischen Festland viele subtropische Floren einen Niedergang und wurden durch laubabwerfende Gewächse ersetzt. Es starben 25% der Säugetiergattungen aus, darunter viele große Unpaarhufer (Brontotheriiden) sowie baumbewohnende Primaten, welche während des unteren und mittleren Eozäns den europäischen Kontinent bevölkert hatten. Zu der Massenextinktion notiert Prothero (1994):

„ ... among taxa with a sufficiently detailed record, this middle-late Eocene extinction is the most severe of all mass extinctions in the Cenozoic. The most fundamental biotic division of the Cenozoic is not between the Tertiary and Quaternary, or Paleogene and Neogene, but between the middle and late Eocene.”

Eine zweite Extinktion kleineren Ausmaßes fand im untersten Oligozän (ca 33 Ma) statt²⁷. Sie ist auch unter dem Namen *Grande Coupure* bekannt und steht wiederum mit einer Abkühlung von geschätzten 13⁰C in Verbindung. Diese Abkühlung ereignete sich kurz nach einem wärmeren Interludium zu Zeiten des oberen Eozäns und über die Eozän-Oligozän-Grenze hinweg und trug zu einer weitflächigen Ausbreitung der polaren Eiskappe Antarktikas bei (Miller et al., 2005; Francis et al., 2009). In Europa fiel der Extinktion eine große Zahl „archaischer“ Säugetiere zum Opfer. Sie wurden durch asiatische Einwanderer ersetzt, die mit den überlebenden europäischen Arten eine stabile Lebensgemeinschaft bilden sollten, welche bis ins mittlere Miozän erhalten blieb (Prothero, 1994).

Über die genauen Ursachen der beiden „kleinen“ Extinktionen wie auch der Kälteeinbrüche wird spekuliert, und es wurden verschiedene Hypothesen aufgestellt, von denen aber keine das Problem zufriedenstellend löst. Die Kälteeinbrüche erfolgten übrigens auf eine Art und Weise, die sich schwer erklären lässt, da sie anscheinend bloß auf die polaren und nur zum Teil auf die gemäßigten Zonen beschränkt waren. So wurde zum Beispiel angenommen, die Abkühlung Antarktikas erfolgte, nachdem sie sich von Australien abgespalten hatte, was eine Umstrukturierung der Zirkulation innerhalb des Weltmeeres nach sich zog wodurch der Einfluss der wärmeren Gewässer niedriger Breiten drastisch reduziert wurde. Francis et al. (2008) hingegen nehmen an, wechselnde CO₂-Gehalte der Erdatmosphäre hätten das Klima Antarktikas bestimmt. Andererseits ist bekannt, dass im oberen Eozän mehrere Meteoriten die Erde trafen (Chesapeake Bay, vor ca 35,5 Ma; Popigai, vor ca. 35 Ma – siehe Tabelle I). Diese für das Klima verantwortlich zu machen, scheint aber problematisch, da die Impakte sich in einer Zeit zutragen, die für den ersten Kälteeinbruch zu spät, für den zweiten jedoch verfrüht erscheint. Und dann gab es schließlich noch das LIP-Ereignis, welches die Afar-LIP bildete (13 in Abb. 2 und in Tabelle I). Doch fand dieses erst ab 31 Ma statt, also nach den beschriebenen kurzzeitigen Kälteperioden und Massenextinktionen. Wie auch für die Mehrzahl der vorangegangenen Extinktionen größeren oder kleineren Ausmaßes nehme ich für die Ereignisse dies- und jenseits der Eozän-Oligozän-Grenze an, sie seien zu einem guten Teil durch Schübe der Schwerkraft ausgelöst worden, die mit der Evolution der SN-Raten ursächlich verbunden sind. Zugunsten dieses Modells spricht auch der Umstand, dass die beiden Extinktionen zeitlich nicht scharf von einander getrennt werden können und sich, wie das Prothero (1994) schon hervorhob, über einen Zeitraum von annähernd 10 Ma erstreckten. Ein zeitliches Zusammentreffen von Schwerkraft-Schüben, vulkanischen Großeruptionen und Meteorit-Impakten, wie noch an der Kreide-Tertiär-Grenze, hat an der Eozän-Oligozän-Grenze nicht stattgefunden, weshalb auch die negativen Auswirkungen auf die Biosphäre von viel geringerem Ausmaß geblieben sind. Diesen Unterschied zwischen den Extinktionen an der K-T-Grenze und denjenigen im oberen Eozän machen auch Hansen et al. (2004) anhand der Untersuchung der jeweiligen Molluskenfaunen deutlich, indem sie feststellen, die Extinktion an der K-T-Grenze sei schroff erfolgt und von einer relativ langwierigen Erholungsphase gefolgt worden, während diejenige an der Eozän-Oligozän-Grenze eher fließend verlief. Diese Feststellung ist ein weiteres Argument im Sinne meiner Hypothese, die

²⁷ Wie jedoch Prothero (1994) hervorhebt, ereigneten sich Extinktionen vereinzelt auch im oberen Eozän und noch bis an die Grenze zum mittleren Oligozän.

Extinktionen während des oberen Eozäns und tieferen Oligozäns wären hauptsächlich dem Anstieg der SN-Rate zu verdanken gewesen.

16-0 Ma (Mittleres Miozän-Holozän). Abgesehen von der letzten „sechsten großen“ Massenextinktion, deren Zeitgenossen wir sind, hat die letzte Extinktion des Phanerozoikums ungefähr im mittleren Miozän stattgefunden oder zumindest begonnen. Die dem jungen geologischen Zeitalter geschuldete schier unüberschaubare Vielzahl von Fakten macht es jedoch schwer, eine „wirkliche“ Extinktion in Betracht zu ziehen. Deshalb spricht man auch eher von einem Mittelmiozänen Bruch oder einer Mittelmiozänen Diskontinuität (= *Middle Miocene disruption*), der/die während des Langhiums (15,97-13,65 Ma) eine *Welle von Extinktionen* unter Land- und Meerestieren auslöste. Nicht von ungefähr stimmt dieses Geschehen zeitlich mit dem letzten großen Anstieg der SN-Rate überein (Abbildung 2). Auf dem Höhepunkt der SN-Kurve (ungefähr im Abschnitt 16-8 Ma) wurde eine Strahlungsintensität erreicht, die bloß von derjenigen während des Perms überboten wurde²⁸. Ebenfalls um diese Zeit (16,6-14,5 Ma) fand auch das LIP-Ereignis statt, das die Columbia-River-Provinz im westlichen Nordamerika entstehen ließ (⑭ in Abb. 2 und Tabelle I). Und auch die Bildung des Nördlinger Rieses (Tabelle I) infolge eines Meteorit-Impakts fällt in diese Zeit (14,6 Ma nach Buchner et al., 2010). Sowohl das LIP-Ereignis, als auch der Meteorit-Impakt waren allerdings nur Vorfälle zweiter oder dritter Ordnung und es fällt schwer, ihnen eine allzu große Rolle in der Entwicklung der Biosphäre zuzuschreiben. Somit bliebe auch in diesem Fall die Zunahme der Schwerkraft als wichtiges in Betracht zu ziehendes Moment übrig, das das Bild der lebendigen Welt veränderte. Welche Argumente könnten wir dafür ins Feld führen? Schauen wir uns wieder einmal aufmerksamer die Abbildung 2 an. Von der Zeitdauer her entspricht die Länge des aufsteigenden Astes der SN-Kurve vom Maastricht beginnend bis in die Gegenwart ungefähr derjenigen vom oberen Karbon bis an die Perm-Trias-Grenze, umfasst also rund 70 Ma. In beiden Abschnitten hat sich sehr viel in der Evolution des Lebens auf der Erde getan. Im Paläozoikum war es die Entwicklung von Grundmustern, die von den Lurchen zu den Stammlinien der Reptilien und der Säugetiere führten. Größtenteils im Känozoikum fand andererseits eine überdurchschnittlich intensive Entwicklung der Höheren Säugetiere statt, die sich in einer großen Diversifizierung innerhalb dieser Unterklasse offenbarte. Der aufsteigende Ast der SN-Rate während des dazwischen befindlichen Mesozoikums (zwischen Jura und unterster Kreide, siehe den entsprechenden Absatz ab Seite 24) war weniger stark ausgeprägt, entspricht aber auch hier wieder gerade derjenigen Zeit, in der die Dinosaurier ihre größte Diversifizierungsphase hatten. Es scheint also einen engen Zusammenhang zwischen aufsteigenden SN-Raten, die ich mit Schwerkraft-Schüben gleichsetze, und hohen Diversifizierungsraten zu geben. Das Ende des Aufwärts-Trends der SN-Rate im Paläozoikum wie auch der Beginn des Aufwärts-Trends am Ende der Kreidezeit fielen mit großen LIP-Ereignissen zusammen. Offensichtlich konnte die ohnehin durch erhebliche Schübe der Schwerkraft gestresste Biosphäre dem Druck nicht mehr standhalten, wenn zu diesen extrem starke vulkanische Tätigkeit und/oder Meteorit-Impakte hinzukamen. Dann kam es in der Regel zu großen Massenextinktionen. Während der Jura-Kreide-Zeit war das nicht der Fall,

²⁸ Sie entspricht, nach Svensmark (2012), dem vorerst letzten Durchlauf unseres Sonnensystems durch einen der Spiralarme unserer Galaxie.

aber ansonsten schätze ich die Entwicklungen in den drei Phasen der aufsteigenden SN-Raten als durchaus gleichwertig ein. Daraus folgt aber auch, dass die Erhöhung der Schwerkraft ein Faktor ist, der nicht unbedingt letal wirken muss, sondern eher der „Ankurbelung“ dient, was sich dann in hohen Diversifizierungsraten und neuen Bauplänen der Biota niederschlägt, die vor allem dem Zweck dienen, sich der jeweilig herrschenden Schwerkraft anzupassen.

Um nun auf das mittlere Miozän zurückzukommen: Schon Briggs (1995) hatte aufgezeigt, dass:

„ ... recent works on Miocene planktic and benthic organisms indicate that faunal turnovers were associated with gradual changes in oceanic conditions, rather than being caused by some catastrophic event ... These changes probably raised the extinction rate, but they took place throughout the middle and late Miocene, not all at once.“

Das Gleiche kann man allerdings auch von den landbewohnenden Tieren behaupten, speziell von den Höheren Säugetieren (*Placentalia*). So lässt sich beispielsweise aus dem Fossilbestand ablesen, dass die Unpaarhufer, die ihre größte Entfaltung während des Eozäns und Oligozäns hatten, ab dem höheren Oligozän und dann vermehrt im Miozän durch die Paarhufer abgelöst wurden, so dass es heute nur noch drei Familien mit insgesamt 17 Arten gibt, wohingegen die Paarhufer durch zehn Familien und rund 220 Arten vertreten sind. Auf den ersten Blick könnte es scheinen, als ob die Paarhufer besser angepasst seien als die Unpaarhufer, wenn man etwa die Zahl der besetzten ökologischen Nischen oder die Art und Weise der Nahrungs-Aufnahme und –Verdauung, somit auch den Stoffwechselumsatz, in Betracht zieht. Man könnte aber auch davon ausgehen, dass die Unpaarhufer, weil ihr Stammbaum bis ins Paläozän hinunter reicht, ihre Experimentierzeit schon im Eozän oder Oligozän abgeschlossen hatten, während die Paarhufer möglicherweise weiterhin experimentieren. Bei den Unpaarhufern haben sich inzwischen die besten Baupläne durchgesetzt, und diese können durchaus mit denjenigen der Paarhufer konkurrieren. Ich vertrete somit den Standpunkt, die hohe Zahl oder die größere Differenziertheit der Arten müsse noch kein Beweis für eine bessere Anpassungsfähigkeit einer Familie oder Ordnung sein. Desgleichen stelle ich hier die Hypothese auf, dass die jeweilige Tendenz bei den Unpaarhufern wie auch bei den Paarhufern und nicht nur bei diesen, im Laufe der Evolution ihre Gliedmaßen schlanker und leichter, aber gleichzeitig widerstandsfähiger zu entwickeln (siehe z. B. Etnyre et al., 2011), nicht unbedingt, wie für gewöhnlich angenommen, eine Anpassung ist, die dazu dienen soll, ihren Fressfeinden leichter zu entkommen²⁹ beziehungsweise nicht erstrangig zu diesem Zwecke „selektiert“ wurde, sondern eher eine Antwort auf schubweise erfolgte Erhöhungen der Schwerkraft war. Die Auslängung und gesteigerte Widerstandsfähigkeit der Gliedmaßen war dazu angetan, die Stütze des Organismus sowie die Fortbewegung ohne Verlust des Gleichgewichts zu sichern. Automatisch erfolgte dabei die Verlagerung des Körperschwerpunkts nach oben. Die physikalische Begründung hierfür ist einfach: Bei Erhöhung der Schwerkraft muss der Organismus verhindern, beim Gehen das Gleichgewicht zu verlieren. Gleichgewichtssinn, Steuerungssystem des Gehirns, Gliedmaßen, Muskeln, Sehnen und Bänder sind alle gefordert. Sind die Gliedmaßen im Verhältnis zum Körper nicht genügend lang, ist die Reaktionszeit für

²⁹ Sich also in das herkömmliche Konzept des „Wettrüstens“ (=“*arms race*“) einzufügen

die Wiederherstellung des Gleichgewichts extrem kurz und das Risiko des Kippens groß. Um diesem vorzubeugen, muss die Reaktionszeit verlängert werden, und das wird durch die Längung der Gliedmaßen erreicht. Der ursächliche Zusammenhang zwischen erhöhter Schwerkraft und Reaktionszeit wurde mir in einem persönlichen Gespräch von Heiner Studt suggeriert, wofür ich ihm hiermit meinen Dank ausspreche³⁰. Die Beziehung zwischen Reaktionszeit, Beinlänge und Schwerkraft kann durch folgende Formel wiedergegeben werden, die eigentlich für Pendelbewegungen gilt:

$$T = 2\pi\sqrt{l/g} \quad (1)$$

wobei in unserem Falle T die Reaktionszeit, l die Länge der Gliedmaßen und g die Erdbeschleunigung darstellen.

Die durch Mutationen und schließlich Anpassung erworbene „Langbeinigkeit“³¹ kam selbstverständlich auch anderweitig der Fortbewegung zugute, indem sie während des Laufens größere Geschwindigkeiten ermöglichte. Gleichfalls hatte der modernere Bauplan auch auf die Größe der Individuen Einfluss, indem er selektiv Größenzunahmen ermöglichte, wo diese von Vorteil waren, und damit eine neuartige Erklärung für das schon lange bekannte Copesche Gesetz liefert. Der umgestellte Bauplan bezog sich auf den gesamten Stütz- und Bewegungsapparat der Tiere, einschließlich Wirbelsäule, Gelenken, Sehnen und Muskeln und hätte ohne die gleichzeitige Entwicklung des vestibulären Systems nicht umgesetzt werden können. Die modernen Pferde und Hirsche haben als direkte Vorfahren *Pliohippus* und *Dinohippus* beziehungsweise Gattungen wie *Cervavitus*, die alle im mittleren oder im oberen Miozän auftauchten, also genau um die Zeit, die dem letzten großen Aufwärts-Trend der SN-Rate entspricht. Folglich ist es naheliegend, die heutigen Erscheinungsformen direkt mit diesem Anstieg in Verbindung zu bringen. Mehr noch, letzten Daten zufolge scheint es immer wahrscheinlicher, dass auch die Gabelung zwischen Mensch und Schimpansen im mittleren Miozän, vor ca. 12-13 Ma (siehe Langergraber et al., 2012; Venn et al., 2014) stattfand und nicht, wie bisher angenommen, vor bloß 6 Ma (z.B. Glazko und Nei, 2003) oder später (Abb.11). Und wenn der aufrechte (bipede) Gang der ersten Menschen wirklich das wichtigste Unterscheidungsmerkmal zu den Schimpansen darstellte, worüber inzwischen kein Zweifel bestehen sollte, dann lässt sich auch das Aufkommen dieses Ganges auf einen Anstieg der Schwerkraft zurückführen und nicht etwa, wie das beispielsweise Niemitz (2004) annimmt, auf das Waten im Wasser. Nach Sockol et al. (2007) stellt der Urgrund, weshalb die Menschen den aufrechten Gang „erfanden“, noch immer ein Mysterium dar, besonders wenn wir auch die Unannehmlichkeiten wie Bandscheibenleiden, hoher Verschleiß der Kniegelenke oder die Entstehung von Krampfadern in Betracht ziehen, die mit dem bipeden Gang in Kauf genommen wurden. In ihrer minutiösen Studie kommen Sockol et al. (2007) nun aber zu dem Ergebnis, der aufrechte Gang des Menschen wäre, was den Energieaufwand betrifft, um nicht weniger als 75% kostengünstiger im Vergleich zu demjenigen heutiger Schimpansen! Es ging

³⁰ „Macht eine erhöhte Schwerkraft bei gegebener Größe das aufrecht stehende Tier instabiler, muss dieses intern den Schwerpunkt nach oben bringen, also den ganzen Rumpf hochhieven auf möglichst wenig wiegende Stelzen, die Beine der Gazelle, des Rehs usw., um durch verlängerte Reaktionszeit auf die erhöhte Instabilität reagieren zu können.“ (Heiner Studt)

³¹ Kleinsäuger wie beispielsweise Wiesel sind von dem Anstieg der Schwerkraft weniger betroffen, weshalb bei ihnen diese Anpassung nicht notwendig war.

den Vormenschen aber wohl kaum darum, „kostengünstiger zu wirtschaften“, sondern, entsprechend meiner Hypothese, der Herausforderung einer erhöhten Schwerkraft Paroli zu bieten. Das konnte am besten durch die „Hochhiebung“ in die Vertikale und den aufrechten Gang geschehen. Wobei auch in diesem Falle der Entwicklung des vestibulären Systems eine bedeutende Rolle zukam. Es war sozusagen ein Versuch (einer unter vielen wahrscheinlich), eine erneute „Ankurbelung“ von Seiten der Schwerkraft, die Evolution voranzutreiben, der sich auch – zumindest für die Menschheit – bewährt hat. Denn es war der eigentliche Startschuss für die Evolution des Gehirns. Wie Briggs (1995) beiläufig erwähnt, zeigt der Fossilbestand eindeutig, dass der aufrechte Gang zu einer Zeit aufkam, zu der das Gehirn des Menschen sich noch nicht allzu sehr von demjenigen der anderen Menschenaffen unterschied. Eine flüchtige Recherche im Internet hat keine triftigen Argumente zutage gefördert, anhand deren wir Gigantismus in der Evolution des Menschen dokumentieren könnten, wenngleich außer Zweifel steht, dass die ersten Menschen nach der Abzweigung von den Schimpansen kleiner waren als der heutige *Homo sapiens*. Anders in vielen anderen Ordnungen der Säugetiere, bei denen gegen Ende des Pliozäns und im Pleistozän Großwuchs erschien. Man könnte vorsichtig die Vermutung äußern, Gigantismus habe sich bei all jenen Organismengruppen entwickelt, die sich, anschließend an die letzte wesentliche Erhöhung der Schwerkraft vor 16-8 Ma, gut an letztere angepasst hatten. Auch die Abkühlung des Klimas könnte dazu beigetragen haben (Bergmanns Gesetz!³²). Diese Entwicklung nahm mit der Extinktion der Megafauna gegen Ende des Pleistozäns ihr Ende. Das Aussterben fand zeitgleich mit dem Ende der letzten Eiszeit statt und kann bislang nicht zufriedenstellend erklärt werden. Wahrscheinlich war der Mensch Verursacher dieser Aussterbewelle (Overkill-Hypothese). Zumindest in Betreff auf das Aussterben der *Proboscidea* weisen Anhaltspunkte in diese Richtung (Suvorell et al., 2005). Diese Ereignisse könnten somit der Auftakt der sechsten großen Massenextinktion gewesen sein, der wir heute beiwohnen.

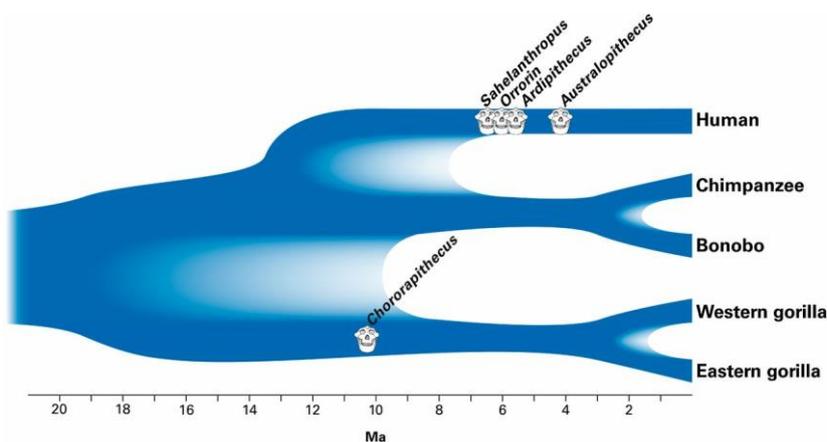


Abb. 11 Die Abzweigung der Menschen von den Menschenaffen nach Langergraber et al. (2012).

³² Bergmanns Gesetz zufolge wachsen Tiere in höheren Breiten größer, um dem Verlust der Körperwärme durch ein kleineres Verhältnis Körperoberfläche/Körpervolumen entgegenzuwirken. Es kann sich um besondere Gattungen und Arten oder um Varietäten innerhalb derselben Art handeln.

Fazit

Außerirdische (Asteroid- und/oder Kometen-Impakte, ein Gammablitz, erhöhte UV-Strahlung) oder innerirdische Ursachen (vor allen Dingen basaltischer Vulkanismus in Verbindung mit Manteldiapiren und LIP-Ereignissen, tektonische Ereignisse) wie auch mit all diesen im Zusammenhang stehende oder nur vermutete mehr oder weniger unmittelbar folgende Erscheinungen wie Klimaerwärmung oder Abkühlung, saurer Regen, Schwankungen des Meeresspiegels, anoxische Ereignisse und viele mehr wurden verschiedentlich zur Erklärung der größeren oder kleineren Massenextinktionen, die im Laufe des Phanerozoikums aufeinander gefolgt sind, herangezogen. Svensmark (2012) fügt den obigen Ursachen eine weitere außerirdische hinzu: die abrupte Variation kosmischer Strahlung, die mit den Auf und Abs der so genannten Supernova (SN) -Rate korrelierbar ist. Erstere verursachte angeblich extreme Temperaturschwankungen, die genügend stressig gewesen wären, um Extinktionen auszulösen. Svensmark nennt hierfür zwei Beispiele: die Capitanium-Extinktion, die durch Temperatursturz, und, im Gegensatz dazu, die Perm-Trias-Extinktion, die durch extremen Temperaturanstieg verursacht worden wären. Andere Beispiele lassen sich aber schwerlich finden. Offensichtlich ist meistens der Anstieg der SN-Rate, nicht aber ihr Sinken mit Extinktionen verbunden³³, weshalb die Temperaturschwankungen nur eine nebensächliche Rolle im Auslösen von Extinktionen spielen dürften. Es soll hier auch bemerkt werden, dass polare Eiskappen, die durchaus auf einen Anstieg der SN-Rate zurückgeführt werden könnten (Svensmark, 2012), während so genannter Treibhaus-Zeiten existierten, was widersprüchlich erscheint und die Forscher vor ein Dilemma stellt. Die Treibhaus-Zeiten hat man oft mit bedeutenden Gasemanationen in Verbindung gebracht, die im Zuge außerordentlicher vulkanischer Tätigkeit, wie sie während der Bildung von LIPs stattfindet, in die Atmosphäre entweichen. Typisch für solche Zeiten sind die ozeanischen anoxischen Ereignisse (OAEs), die sich durch die Ablagerung von Schwarzschiefern auszeichnen. Das Dilemma ließe sich lösen, wenn man sich von der Idee verabschiedete, die Erde als Ganzes würde während einer Treibhaus-Zeit von hohen Temperaturen beherrscht, wie das ältere Auffassungen vertraten, und man stattdessen davon ausginge, dass ein Anstieg der SN-Rate durchaus zeitgleich mit einem LIP-Ereignis stattfinden könnte. Tatsächlich scheint es so zu sein, dass in der Regel „kalt“ und „warm“ in schneller Folge wechseln oder sogar zeitgleich existieren konnten: so geschehen am Ende des Ordoviziums und Devons, während des Perms, an der Cenoman-Turon-Grenze, im Maastricht wie auch am Übergang vom Mittel- zum Oberoligozän. Das könnte bedeuten, „Eiszeiten“ waren nur auf die polaren Gebiete beschränkt, während der größte Teil der Erde ein warmes/gemäßigtes Klima hatte, das durch vulkanisch verursachte Treibhausemissionen weiter aufgeheizt wurde oder auch nicht. Auf diese Weise ließe sich die oftmals zeitgleiche Existenz von Eiskappen und OAEs erklären. Die Realität stimmt selten mit den Annahmen überein, und ein Beispiel hierfür mag auch die Erkenntnis sein, dass eine als weltweit angenommene OAE, nämlich diejenige an der Cenoman-Turon-Grenze, im nordpazifischen Raum nicht nachgewiesen werden konnte (Takashima et al., 2011).

³³ Die Extinktion an der Perm-Trias-Grenze fällt zwar mit dem steilen Abwärts-Trend der SN-Rate zusammen, begann jedoch, wie ich ab Seite 12 ausführte, viel früher.

Weshalb ich näher auf das Problem der Eiszeiten beziehungsweise Treibhaus-Zeiten eingegangen bin? Weil es in der Vergangenheit verschiedentlich Versuche gegeben hat, die eine oder die andere Extinktion auch einem Kälteeinbruch (Beispiele: die ordovizische oder die Capitanium-Extinktion) oder dem Einsetzen eines heißen und ariden Klimas (die Extinktion an der Perm-Trias-Grenze) zuzuschreiben, zusätzlich zu den am meisten bemühten Ursachen beziehungsweise LIP-Ereignissen (Perm-Trias- oder Trias-Jura-Extinktion) oder Meteorit-Impakten (K-T-Extinktion). Doch wie diese Studie versucht hat zu zeigen, können einzelne Ursachen allein nur ausnahmsweise eine Extinktion auslösen. Außerdem: LIP-Ereignisse sind inzwischen vielfach beschrieben worden. Da fragt man sich, weshalb sie unter bestimmten Umständen MasseneXTinktionen verursachen konnten, unter anderen jedoch nicht (z.B. Parana-Etendeka LIP), desgleichen auch weshalb sie in einigen Fällen OAEe auslösten, in anderen nicht (Emeishan, Dekkan LIPs) (Bond und Wignall, 2014). Ähnliche Gedanken kommen auch bezüglich der Meteorit-Impakte, die sich öfters ereignet haben, anscheinend jedoch, vielleicht mit Ausnahme des Chicxulub-Ereignisses, ohne das Leben auf der Erde entscheidend zu beeinträchtigen.

Ausgehend von Svensmarks Thesen und seiner SN-Kurve (Abb. 1), habe ich versucht zu prüfen, inwiefern die Variation der SN-Rate im Laufe des Phanerozoikums die Biosphäre beeinflusst haben könnte, wenn man von der Hypothese ausgeht, die Strahlenemissionen hätten nicht nur, wie Svensmark annimmt, das Klima der Erde beeinflusst, sondern wären auch für einen Massezuwachs der Erde und folglich für einen Anstieg der Schwerkraft verantwortlich gewesen (Strutinski, 2015). Dabei fiel mir von Anfang an auf, dass die höchste Intensität der galaktischen Strahlung während des Perms verzeichnet wurde. So lag es auf der Hand, diese auf irgendeine Weise mit der allgemein akzeptierten größten MasseneXTinktion aller Zeiten, derjenigen an der Perm-Trias-Grenze, in Verbindung zu bringen. Aus diesem Ansatz heraus ist die vorliegende Studie entstanden. Ich war bemüht, alle größeren Veränderungen der SN-Rate, vorwiegend die Aufwärts-Trends, wie sie aus der Svensmark-Kurve abzulesen sind, in ihrer zeitlichen Abfolge mit den Extinktionen innerhalb der Tier- und Pflanzenwelt abzugleichen (Abb. 2). Zu diesem Zweck habe ich eine Menge an paläontologischem und evolutionsbiologischem Datenmaterial, besonders neueren und neuesten Datums, durchforsten müssen. Trotzdem ist mir Vieles entgangen oder nicht erreichbar gewesen, so dass dieser Aufsatz nicht mehr als ein Versuch bleibt.

Schlussfolgernd kann ich jedoch sagen, die Arbeit habe sich gelohnt und, wie ich hoffe, das Augenmerk auf das Anwachsen der Schwerkraft als eine weitere mögliche Ursache der MasseneXTinktionen gerichtet. Wenn ich noch anfangs davon ausging, im Anstieg der Schwerkraft eine Ursache zu sehen, die den anderen schon genannten ebenbürtig ist, also ähnlich destruktiv auf die Biosphäre wirkt, musste ich feststellen, dass es da allem Anschein nach einen wesentlichen Unterschied gibt. Mehr noch, es gibt Gründe anzunehmen, die Erhöhung der Schwerkraft habe ihr destruktives Potential im Laufe des Phanerozoikums verringert, wobei ich hierfür die Erklärung in einer immer effektiveren Anpassung der Lebewesen an erhöhte Schwerkraft sehe. Im Unterschied dazu scheinen Ereignisse wie heftiger Vulkanismus oder Meteorit-Impakte weiterhin Kräfte zu sein, die immer wieder „blind“ zuschlagen und gegen die, wenn sie nun eintreffen, die Anpassungsfähigkeit lebender Organismen äußerst beschränkt bleibt. Solchermaßen könnte man von diesen Kräften als von

bösartigen oder *malignen Ursachen*, vom Anwachsen der Schwerkraft aber als von einer gutartigen, *benignen Ursache* sprechen. Sie fordert zwar immer wieder Opfer, sie fördert aber auch, indem sie den Organismen die Chance gibt, sich anzupassen. Ich habe in diesem Sinne von einer „Ankurbelung“ gesprochen und in einer anderen Abhandlung sogar die Hypothese aufgestellt, die wachsende Schwerkraft könnte die Triebfeder der Bioevolution sein (Strutinski, 2016a).

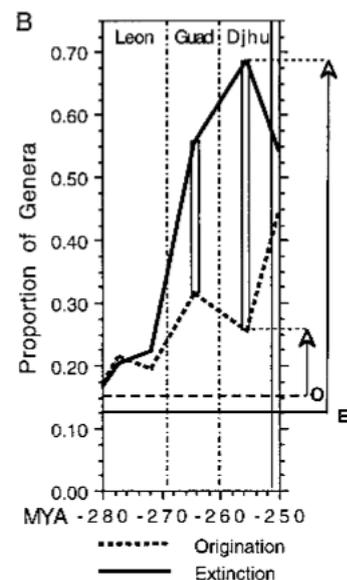
Konkret lässt sich zeigen, dass, wann immer ein Aufwärts-Trend der SN-Rate verzeichnet wird, dieser fast zeitgleich mit wichtigen Turbulenzen innerhalb der Biosphäre zusammenfällt. Im Kambrium, der Zeit einer nie dagewesenen „Explosion“ des Lebens, kamen die Organismen mit dem postulierten Anstieg der Schwerkraft wohl am wenigsten zurecht. Das mag der Grund gewesen sein, weshalb der Faunenwechsel damals Raten registrierte, die danach nie mehr erreicht wurden (Bambach et al., 2004). Der Parallellismus zwischen SN-Rate und Extinktions-Rate lässt sich auch gut an der Ordovizium-Silur-Grenze und im oberen Devon verfolgen. Wenngleich wir das erste große LIP-Ereignis im oberen Devon verzeichnen (Ivanov et al., 2015), ist seine Rolle in Bezug auf die Extinktionen an der Frasnium-Famennium- und an der Devon-Karbon-Grenze schwer abzuschätzen. In Anbetracht der Tatsachen, dass sowohl im Ordovizium als auch im Devon häufig „Riesen“ von den Extinktionen betroffen waren und dass der Liliput-Effekt gleichfalls auftritt, ist die Annahme, ein Anstieg der Schwerkraft könnte auch noch für diese früh- und mittelpaläozoischen Extinktionen hauptsächlich verantwortlich gewesen sein, eine nicht außer Acht zu lassende Hypothese.

Die bis ans Ende des Devons verzeichneten Aufwärts-Trends der SN-Rate, folglich der Schwerkraft, hatten jeweils um die 20 Ma gedauert, eine Zeitspanne, die später auch für die Aufwärts-Trends während der oberen Trias, sowie der unteren und oberen Kreide zutreffen sollte (Abb. 2). Ab dem oberen Karbon ist jedoch ein Aufwärts-Trend erkennbar, der bedeutend länger anhält (50 Ma) und nach einem kurzen Einbruch im mittleren Perm noch für weitere 8-10 Ma fort dauert. Dabei wird jetzt das absolute Maximum innerhalb des ganzen Phanerozoikums erreicht. Bezeichnenderweise wurden in diesem langen Zeitintervall mehrere wichtige Umbrüche in der Entwicklung der Biosphäre festgestellt (Regenwald-Kollaps um 310-305 Ma; Olson-Extinktion um 272-270 Ma; Capitanium-Extinktion um 260-258 Ma). Die Olson-Extinktion wurde anfangs als Olson-Lücke (*Olson's gap*) bezeichnet (Lucas und Heckert, 2001). Sowohl dem Regenwald-Kollaps als auch der Olson-Extinktion wird von vielen Autoren der Extinktions-Status aberkannt. Das mag auch daran liegen, dass die Faunen- und/oder Florenwechsel eher unspektakulär erfolgten und es keine Anzeichen für äußere Einflüsse (LIP-Ereignisse oder Meteorit-Impakte) gab, auf die eine „wirkliche“ Extinktion hätte zurückgeführt werden können. Zudem werfen Brocklehurst et al. (2013) ein, die primitiven Synapsiden (*Pelycosauria*) hätten auch schon vor der Olson-Extinktion, und zwar im Sakmarium, eine Extinktion erlitten. Diese Befunde bestärken mich in der Annahme, das oberste Karbon und das Perm seien Zeiten gewesen, in denen ein langanhaltender Anstieg der Schwerkraft eine äußerst schnelle Evolution der Pflanzen- und Tierwelt hervorrief. Das bedeutet praktisch, dass zum Beispiel unter den Synapsiden eine rasante Entwicklung stattfand und neue Gattungen, kaum erst erschienen, nach einer kurzen Blütezeit bald wieder vergingen. Auf diese Weise vollzog sich gemäß meiner Hypothese der Wechsel von den

primitiven Pelycosauriern zu den offenbar etwas besser angepassten Therapsiden. Wenn dann doch am Ende des Capitaniums ein schrofferer Faunenschnitt erfolgt sein sollte (heute wird diesem von den meisten Autoren der Extinktions-Status zugesprochen), könnte das an dem LIP-Ereignis liegen, das zum Erscheinen der Emeishan-LIP führte. Die Capitanium-Extinktion wird von einigen Autoren, darunter Bambach et al. (2004), sogar als die dritt-schwerste des Phanerozoikums, nach denjenigen am Ende des Perms und des Ordoviziums, betrachtet. Ich füge gleich hinzu, dass der allmähliche Austausch der Floren und Faunen auch nach diesem Ereignis während des oberen Perms weiterging, bis dann der härteste Einschnitt an der Perm-Trias-Grenze erfolgte, der wohl nicht unbegründet auch mit einem LIP-Ereignis zu tun hatte (Sibirische Trapp).

Es deutet sich schon an, wie ich die Entwicklung der Biosphäre sehe: *Gutartige* Erhöhung der Schwerkraft führt zwar zur Extinktion derjenigen Taxa, die sich dieser nicht anpassen können, jedoch auch zu einer hohen Rate an Mutationen und Neubildungen (Ankurbelung). Die neu entstandenen Taxa werden teils gut, teils weniger gut angepasst sein. Letztere müssen über kurz oder lang auch untergehen, und es bleiben die am besten angepassten am Leben, um die „Evolutions-Fackel“ weiterzutragen. Ganz allgemein betrachtet, kann aber der über lange Zeiten anhaltende Trend der Erhöhung der Schwerkraft mit einem Aufwärts-Trend der Extinktionsrate einhergehen, wie das anschaulich in Abbildung 2 für die Zeit ab der Karbon-Perm-Grenze und über das ganze Perm hinweg bis zur Perm-Trias-Grenze zu verfolgen ist. Wie jedoch Bambach et al. (2004) hervorheben, lag für die Zeit ab dem mittleren Perm die Rate an Neubildungen trotzdem beträchtlich über dem Durchschnitt für „normale“ Zeiten, und das sogar noch bis zum Ende der Permzeit (Abb. 12). Diese Entwicklung kann meines Erachtens durch die üblichen Deutungsversuche nicht zufriedenstellend erklärt werden, wird aber in der von mir vorgeschlagenen Hypothese durchaus verständlich. Gleichfalls möchte ich hervorheben, dass der hier vertretene Modus der Entstehung neuer Arten völlig mit dem Punktualismus-Modell (Eldredge und Gould, 1972; Strutinski, 2016b) im Einklang steht, hingegen dem Modell der allmählichen selektiven Auslese widerspricht.

Abb. 12 Vergleich zwischen der Extinktionsrate und der Rate an Neubildungen auf Gattungsebene während des mittleren und oberen Perms. Es werden auch die Stufen der „normalen“ Raten angezeigt. Die Daten entziehen sich den üblichen Erklärungsversuchen, doch stimmen sie mit der hier vertretenen Hypothese gut überein. (Aus: Bambach et al., 2004)



Zweimal kam es während der hier besprochenen Zeit zu dem *bösartigen* Aufstieg von Manteldiapiren, der zu überaus intensiver vulkanischer Tätigkeit führte, in deren Folge vorwiegend Basalteruptionen stattfanden, begleitet von hohen Gasmengen, die in die Atmosphäre geschleudert wurden. Die Emeishan-LIP und die Sibirische Trapp waren die Folge. Innerhalb der Biosphäre verursachten sie die anerkannten („wirklichen“) Extinktionen am Ende des Capitaniums und an der Perm-Trias-Grenze³⁴.

Der nächste Aufwärts-Trend der SN-Rate findet während des Karniums statt. Die Entwicklungen innerhalb der Biosphäre lassen sich mit denjenigen während der Zeit zwischen dem oberen Karbon und der Perm-Trias-Grenze vergleichen, doch auf einem merklich niedrigeren Niveau (ältere Taxa sterben aus, viele neue entstehen, siehe Abb.7). Das hat teils mit der relativ kurzen Zeit zu tun, während welcher der Aufwärts-Trend anhielt, teils mit den viel niedrigeren Werten der SN-Strahlungsintensität. Ob und in welchem Maße das Wrangellia-Event am Aussterben verschiedener Taxa beteiligt war, bleibt dahingestellt, umso mehr, als für diese Zeit keine „wirkliche“ Extinktion anerkannt ist.

Die nächsten gesicherten Extinktionen, an der Trias-Jura- beziehungsweise an der Pliensbachium-Toarcium-Grenze, fanden beide zu Zeiten statt, zu denen die SN-Rate niedrig bis extrem niedrig war. Gemäß meiner Hypothese konnten sie auf keinen Fall durch einen Anstieg der Schwerkraft mitverursacht worden sein. Es scheint also, dass sie exklusiv durch *bösartige* Vorgänge ausgelöst wurden. Tatsächlich entsprechen sie zeitlich dem Entstehen der CAMP- und Karoo-Ferrar-LIPs. Weil es in der Zeit dieser Extinktionen weder triftige Argumente für das Walten des Liliput-Effekts gibt, noch Gigantismus als nachteilig angesehen werden kann, scheint die Schwerkraft keinerlei Einfluss auf das Geschehen gehabt zu haben. Auch Hinweise auf bedeutende Neubildungen fehlen.

Der erneute Anstieg der SN-Rate fand über ein längeres Zeitintervall von ungefähr 40 Ma statt (mittleres Jura-tiefere Unterkreide). Allerdings entwickelte er sich aus einem absoluten Tief heraus und erfolgte in äußerst kleinen Schritten. Das Maximum erreichte die SN-Kurve auf einem relativ niedrigen Niveau, das nur im Vergleich zum kambrischen um einiges höher war. „Wirkliche“ Extinktionen hat es keine gegeben. Das kann man anhand des vorhin Gesagten verstehen, umso mehr, als auch keine bedeutenden LIP-Ereignisse während dieser langen Zeit stattfanden. Allerdings gab es einen Meteorit-Impakt (Morokweng). Der extrem geringe Zuwachs an Schwerkraft scheint den Gigantismus der Saurier, wenn nicht gerade gefördert, so zumindest nicht entscheidend verhindert zu haben. Das mag wohl daran liegen, dass der Anstieg äußerst langsam verlief, weshalb es den Riesensauriern meist gelang, sich anzupassen. Dazu wird, vielleicht entscheidend, auch ihre aufrechte Haltung beigetragen haben, die es sowohl den zwei- als auch den vierbeinigen Sauriern erlaubte, ihren Schwerpunkt höher zu verlagern. Wozu sinngemäß die Entwicklung des vestibulären Systems

³⁴ Autoren wie beispielsweise Sengör und Atayman (2009) sind sich der Tatsache bewusst, dass die Extinktionsrate über längere Zeiträume des Perms mehr oder weniger *kontinuierlich* zunimmt, weshalb sie die katastrophalen LIP-Ereignisse am Ende des Capitaniums und des Perms nicht als unmittelbare Ursachen der jeweiligen Extinktionen anerkennen. Ihre Erklärung der Zunahme der Extinktionsrate durch ständig wachsende „Vergiftung“ der Meere kann aber nicht überzeugen, da ja die Landlebewesen in demselben Maße betroffen waren. Zudem zeigt Abbildung 12 deutlich genug, dass die Extinktionsrate zwar sehr hoch, die Rate an Neubildungen aber ebenfalls beträchtlich war.

TAFEL I



Tiktaalik roseae (Oberdevon) – Einer der ersten Vertebraten, die das Land eroberten



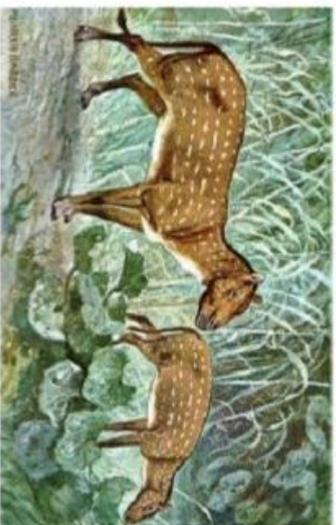
Amphibamus grandiceps (Urch aus dem Oberkarbon)



Ophiacodon mirus (Pelycosaurier des Oberkarbons-Unterperms)



Juramaia sinensis (Oberjura) - Ein Eutherid, aus denen sich die Placentalia entwickelten



Hyacotherium (Eozän) - Der Vorfahr des Pferdes



Equus grevyi, (Holozän) - Zebrarart aus Afrika

TAFEL I (umseitig) Eine gedachte phylogenetische Linie von *Tiktaalik* (Devon) bis zum Zebra (Holozän) versucht anhand von Bildern (alle aus Wikipedia) zu veranschaulichen, wie sich im Laufe von Hunderten Millionen Jahren die Gestalt der Tetrapoden gewandelt hat. Die Tendenz von einer stromlinienförmigen Gestalt zur schlankbeinigen der heute lebenden großen und mittelgroßen *Placentalia* ist unübersehbar.

beigetragen haben muss, welches das Gehen ohne Gleichgewichtsverlust ermöglichte. In der Evolution der Biosphäre gibt es, ungeachtet des auf niedrigem Level erfolgten Anstiegs der SN-Rate, einige Parallelen zur entsprechenden Evolution im Oberpaläozoikum. So wie einst die Synapsiden legen die Saurier während des Jura eine Zeit der starken Diversifizierung zurück, die weder vorher noch nachher in gleichem Ausmaß angetroffen wurde (siehe Abb. 8). Das hat, genau wie im Oberpaläozoikum, sowohl für Abgänge als auch für Neuzugänge gesorgt, wobei es wiederum die Riesensaurier waren, die gegen Ende des Juras bevorzugt vom Aussterben betroffen waren.

Die beiden SN-Maxima während des oberen Barrême-Aptiums und des oberen Cenomans-mittleren Coniacs habe ich schon beiläufig erwähnt. Sie erscheinen etwa zeitgleich mit mehreren wichtigen LIP-Ereignissen. Entsprechend dürften an den „kleinen“ Extinktionen, die für diese Zeitspannen belegt sind, sowohl wachsende Schwerkraft als auch vulkanische Prozesse einen Anteil haben. Im Falle der Extinktion während der unteren Kreide könnte auch noch ein Meteorit-Impakt (Tookoonooka) als Ursache in Frage kommen.

Einige Ähnlichkeit besteht zwischen dem ab dem mittleren Jura erfassten Aufwärts-Trend der SN-Rate und demjenigen, der ab dem Maastricht begann. Auch jetzt stellen wir in der Pflanzen- und Tierwelt Trends fest, die an die Entwicklungen während des mittleren und oberen Juras erinnern, wobei allerdings jetzt die Abgänge die Regel waren und Diversifizierungen eher die Ausnahme bildeten. Archibald und Bryant (1990) bemerken dazu: „These results are not easily explained by a catastrophic mass extinction scenario for the K/T transition, at least for nonmarine vertebrates.“ Dieser Standpunkt lässt sich so heute nicht mehr aufrechterhalten. Sowohl das Dekkan-Ereignis als auch der Chicxulub-Impakt haben der durch kleine Schübe der Schwerkraft „angekurbelten“ Evolution während des Maastricht ein jähes Ende bereitet. Im Unterschied zur Perm-Trias-Grenze, als das LIP-Ereignis (Sibirische Trapp) mit dem steilen Abfall der SN-Rate zusammenfiel, überlagerten die katastrophalen Ereignisse am Ende der Kreide einen wenn auch nur mäßigen Aufwärtstrend der SN-Rate. Man könnte die Vermutung wagen, die Dinosaurier hätten, in Abwesenheit dieser Ereignisse, nicht nur die Vögel, sondern auch andere Vertreter zumindest einiger kleinwüchsiger nicht vogelähnlicher Maniraptoren³⁵ ins Paläozän hinüberretten können. Durch den tiefen Einschnitt an der K-T-Grenze scheint auch die Recovery-Zeit etwas länger gedauert zu haben, die dann zusätzlich noch durch das LIP-Ereignis am Ende des Paläozäns (als die Nordatlantische Vulkanische Provinz entstand) eine Verzögerung erfuhr. In Abbildung 2 ist zu erkennen, dass der Aufwärts-Trend der SN-Rate indes weiterhin anhielt. Er sorgte im Sinne meiner Hypothese für die Diversifizierung, die besonders ab dem Eozän mehrere Organismengruppen erfuhren – vor allem die Höheren Säugetiere. Wie auf der Seite der

³⁵ Maniraptoren stellen eine Gruppe innerhalb der Theopoden dar, von denen auch die Vögel abstammen.

Berkeley-Universität über das Känozoikum zu lesen ist, wird dieses Zeitalter auch als das Zeitalter der Höheren Säugetiere betrachtet, besonders weil die größten Landtiere während dieser Zeit *Placentalia* waren. Jedoch hätte es ebenso gut als das Zeitalter der Blütenpflanzen oder der Insekten, der Echten Knochenfische oder der Vögel bezeichnet werden können³⁶. Denn alle diese erfuhren während des Känozoikums eine starke Diversifizierung. Selbst die vom Bauplan her eher altertümlich wirkenden *Squamata* erlebten im Eozän und im Miozän Radiationen. Große Extinktions-Ereignisse haben im Känozoikum nicht stattgefunden. Dagegen gab es, ähnlich wie im Perm, rasante Entwicklungen, die oft zu Gigantismus führten wie bei einigen Linien der Unpaarhufer (*Brontotheriidae*-Eozän, *Hyrcodontidae*-Eozän-Oligozän), Paarhufer (*Titanotylopus*-Oberes Miozän-Pleistozän), Rüsseltiere (*Palaeoloxodon*-Pleistozän), Vögel (*Teratornithidae*; *Dromornithidae*-Oberes Oligozän-Pleistozän), Beuteltiere (*Diprotodon*-Pleistozän) u.a.. Die Megafaunen starben meist nach kurzer Zeit schon wieder aus. Die steigende Schwerkraft oder auch veränderte klimatische Verhältnisse mögen die Ursache gewesen sein. Für die letzte Extinktion am Ende des Pleistozäns allerdings scheint der Mensch verantwortlich zu sein, wenngleich es dazu auch gegenteilige Meinungen gibt (Trueman et al., 2005). Es ist jedoch festzuhalten, dass das Känozoikum im Großen und Ganzen als ein lebensfreundliches Zeitalter angesehen werden muss, anders könnte man die bedeutende Zunahme der Arten seit der K-T-Massenextinktion schwer erklären. Wie ich schon erwähnte, könnte das durchaus auf eine bessere oder schnellere Anpassung der Lebewesen an die steigende Schwerkraft hinweisen. Es sollte auch nicht außer Acht gelassen werden, dass auf einer wachsenden Erde zumindest der meeresische Bereich eine kontinuierliche Ausweitung erfahren hat und folglich mehr Raum zur Besiedlung zur Verfügung stellt. Um meinem Plädoyer im Sinne des Wachstums der Erdbeschleunigung g und folglich der Schwerkraft nochmals Ausdruck zu verleihen, möchte ich abschließend auf Kort (1949) verweisen, der anschaulich dargestellt hatte, dass heutzutage nur das Wiesel, also eines der kleinsten Säugetiere, dem Längen/Höhen (L/H)-Verhältnis entspricht, das für Sauropoden typisch war. Diesem Umstand wird kaum Rechnung getragen, wie überhaupt der Gestalt der Tiere in Bezug auf die Gravitation viel zu wenig Aufmerksamkeit geschenkt wird. Ein viel besseres L/H-Verhältnis wiesen die meisten Theropoden auf, das sich demjenigen der heutigen Pferde oder Elefanten nähert. Trotzdem mussten sie untergehen, weil „blinde“ Kräfte (Vulkanismus und Meteorit-Impakt) an der K-T-Grenze am Werke waren. Um den Einfluss der Gravitation auf die Tierwelt auch anderweitig zu thematisieren, habe ich in Tafel I eine phylogenetische Linie anhand einiger Bilder darzustellen versucht, aus deren Abfolge man ersehen kann, wie die Evolution der landbewohnenden Tetrapoden von der stromlinienförmigen Gestalt, die für Fische typisch ist, sich langsam in dem Sinne verändert hat, dass die Tiere ihren Schwerpunkt immer höher verlagert und gleichzeitig das L/H-Verhältnis ihres Körpers verkleinert haben. Den vorläufigen, jedoch nicht letzten, Höhepunkt auf diesem Weg haben die Menschen durch ihre völlige Aufrichtung in die Vertikale erreicht, eine Tendenz von der ich annehme, sie werde auch weiterhin bestimmend im Tierreich bleiben.

³⁶ Aus: www.ucmp.berkeley.edu/cenozoic/cenozoic.php (Abgerufen: 30.10.2016)

LITERATUR

- Algeo, T.J., Henderson, C., Ellwood, B., Rowe, H. a.o. (2012): Evidence for diachronous Late Permian marine crisis from the Canadian Arctic region. *Geol. Soc. Am. Bull.*, 124, 1424-1448
- Archibald, J.D., Bryant, L.J. (1990): Differential Cretaceous/Tertiary extinctions of nonmarine vertebrates; Evidence from northeastern Montana. In: *Global catastrophes In Earth history. An interdisciplinary conference on impacts, volcanism, and mass mortality* (Eds.: V.L. Sharpton, P.D. Ward), GSA, Spec. Paper, 247, 549-562
- Archibald, J.D., Deutschman, D.H. (2001): Quantitative Analysis of the Timing of the Origin and Diversification of Extant Placental Orders. *J. Mamm. Evol.*, 8/2, 107-124
- Ayres, A.J., Robbins, J. (2005): *Sensory Integration and the Child: Understanding Hidden Sensory Challenges*. WPS Publishers, Los Angeles, 213 S.
- Bambach, R.K., Knoll, A.H., Wang, S.C. (2004): Origination, extinction, and mass depletions of marine diversity. *Paleobiology*, 30/4, 522-542
- Becker, J.L., Souza, G.R. (2013): Using space-based investigations to inform cancer research on Earth. *Nature Reviews Cancer*, 13, 315-327. Doi: 10.1038/nrc3507
- Benson, R.B.J., Campione, N.E., Carrano, M.T., Mannion, P.D., Sullivan, C., Upchurch, P., Evans, D.C. (2014). Rates of dinosaur body mass evolution indicate 170 million years of sustained ecological innovation on the avian stem lineage. *PLoS Biol.*, 12/5. e1001853- Doi: 10.1371/journal.pbio.1001853
- Benton, M.J. (1990): End-Triassic. In: *Palaeobiology. A Synthesis* (Eds. D.E.G. Briggs, P.R. Crowther), Blackwell Science, 194-198
- Benton, M.J., Csiki, Z., Grigorescu, D., Redelstorff, R., Sander, P.M., Stein, K., Weishampel, D.B. (2010): Dinosaurs and the island rule: The dwarfed dinosaurs from Hațeg Island. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 293/3-4, 438-454. Doi: 10.1016/j.palaeo.2010.01.026
- Blonder, B., Royer, D.L., Johnson, K.R., Miller, I., Enquist, B.J. (2014): Plant ecological strategies shift across the Cretaceous-Paleogene boundary. Doi: 10.1371/journal.pbio.1001949
- Bond, D.P.G., Hilton, J., Wignall, P.B., Ali, J.R., Stevens, L.G., Sun, Y., Lai, X. (2010a): The Middle Permian (Capitanian) mass extinction on land and in the oceans. *Earth-Science Rev.*, 102, 100-116. Doi: 10.1016/j.earscirev.2010.07.004
- Bond, D.P.G., Wignall, P.B., Wang, W., Izon, G., Jiang, H.-S., Lai, X.-L., Sun, Y.-D., Newton, R.J., Shao, L.Y., Vedrine, S., Cope, H. (2010b): The Mid-Capitanian (Middle Permian) mass extinction and carbon isotope record of South China. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 292/1-2, 282-294

- Bond, D.P.G., Wignall, P.B. (2014): Large igneous provinces and mass extinctions: an update. In: *Volcanism, Impacts, and Mass Extinctions: Causes and Effects* (Eds.: G. Keller, A. Kerr), *GSA, Spec. Paper* 505, 29-55. Doi: 10.1130/2014.2505(02)
- Bond, D.P.G., Wignall, P.B., Joachimski, M.M., Sun, Y., Savov, I., Grasby, S.E., Beauchamp, B., Blomeier, D.P.G. (2015): An abrupt extinction in the Middle Permian (Capitanian) of the Boreal Realm (Spitsbergen) and its link to anoxia and acidification. *GSA Bull.* Doi: 10.1130/B31216.1
- Borths, M.R., Ausich, W.I. (2011): Ordovician-Silurian Lilliput crinoids during the end-Ordovician biotic crisis. *Swiss J. Palaeont.*, 130, 7-18
- Botha-Brink, J., Codron, D., Huttenlocker, A.K., Angielczyk, K.D., Ruta, M. (2016): Breeding Young as a Survival Strategy during Earth's Greatest Mass Extinction. *Scientific Reports*, 6:24053, 1-9. Doi: 10.1038/srep24053
- BouDagher-Fadel, M.K. (2008): Evolution and geological significance of larger benthic foraminifera. Elsevier, Amsterdam, Oxford. 560 pp
- Brenchley, P.J., Marshall, Carden, G.A.F., J.D, Robertson, D.B.R., Long, D.G.F., Meidla, T., Hints, L. and Anderson, T.F. (1994): Bathymetric and isotopic evidence for a short-lived late Ordovician glaciation in a greenhouse period. *Geology*, 22/4, 295-298
- Briggs, J.C. (1995): *Global Biogeography. Developments in Palaeontology and Stratigraphy*, Vol. 14, Elsevier, Amsterdam, 453 S.
- Brocklehurst, N., Kammerer, C.F., Fröbisch, J. (2013): The early evolution of synapsids, and the influence of sampling on their fossil record. *Paleobiology*, 39/3, 470-490. Doi: 10.1666/12049
- Brom, K.R., Salamon, M.A., Szopa, K., Brachaniec, T. (2015): The Lilliput Effect in crinoids at the end of the oceanic anoxic event 2: a case study from Poland. *Journal of Paleontology*, 89, 1076-1081
- Brusatte, S., Luo, Z.X. (2016): Der Aufstieg der Säugetiere. *Spektrum der Wissenschaft*, http://www.spektrum.de/news/ungeahnte-vielfalt-der-fruehen-saeugetiere-zur-zeit-der-dinosaurier/1424346?utm_medium=newsletter&utm_source=sdw-nl&utm_campaign=sdw-nl-daily&utm_content=heute (Abgerufen: 30.09.2016)
- Buchner, E., Schwarz, W.H., Schmieder, M., Trieloff, M. (2010): Establishing a 14.6 ± 0.2 Ma age for the Nördlinger Ries impact (Germany) – A prime example for concordant isotopic ages from various dating materials. *Meteoritics & Planetary Science*, 45/4, 662-674. Doi: 10.1111/j.1945-5100.2010.01046.x
- Buffetaut, E. (2006): Vertebrate extinctions at the Triassic-Jurassic and Cretaceous-Tertiary boundaries: a comparison. In: *Biological Processes Associated with Impact Events* (Eds.: C. Cockell, I. Gilmour, C. Koeberl), Springer Verlag, 245-256

- Carmichael, S.K., Waters, J.A., Batchelor, C.J., Coleman, D.M., Suttner, T.J., Kido, E., Moore, L.M., Chadimova, L. (2015): Climate instability and tipping points in the Late Devonian: Detection of the Hangenberg Event in an open oceanic island arc in the Central Asian Orogenic Belt. *Gondwana Research*. Doi: 10.1016/j.gr.2015.02.009
- 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
- Chatterjee, R., Gosh, A.K., Kar, R., Narasimha Rao, G.M. (2014): Dwarfism and Lilliput effect: a study on the *Glossopteris* from the late Permian and early Triassic of India. *Current Science*, 107/10, 1735-1744
- Chu, D., Tong, J., Song, H., Benton, M.J., Song, H., Yu, J., Qui, X., Huang, Y., Tian, L. (2015): Lilliput Effect in freshwater ostracods during the Permian-Triassic extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 435, 38-52
- Dodd, S.C., Mac Niocaill, C., Muxworthy, A.R. (2015): Long duration (>4 Ma) and steady-state volcanic activity in the early Cretaceous Paraná–Etendeka Large Igneous Province: New palaeomagnetic data from Namibia. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 414, 16-29
- Dos Reis, M., Inoue, J., Hasegawa, M., Asher, R.J., Donoghue, P.C.J., Yang, Z. (2012): Phylogenomic datasets provide both precision and accuracy in estimating the timescale of placental mammal phylogeny. *Proc. R. Soc. B*, 279, 3491-3500. Doi: 10.1098/rspb.2012.0683
- Dos Reis, M., Donoghue, P.C.J., Yang, Z. (2014): Neither phylogenomic nor palaeontological data support a Palaeogene origin of placental mammals. *Biol.Lett.*, 10: 20131003
- Elder, W.P. (1989): Molluscan extinction patterns across the Cenomanian-Turonian stage boundary in the western interior of the United States. *Paleobiology*, 15/3, 299-320
- Eldredge, N., Gould, S.J. (1972): Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Models in Paleobiology (Ed.: T.G.M. Schopf), Freeman, Cooper & Comp., San Francisco, 82-115
- Ellis, J., Schramm, D.N. (1995): Could a nearby supernova explosion have caused a mass extinction? *PNAS*, 92, 235-238
- Erba, E., Bartolini, A., Larson, R.L. (2004): Valanginian Weissert oceanic anoxic event. *Geology*, 32/2, 149-152. Doi: 10.1130/G20008.1
- Erwin, D.H. (1990): End-Permian. In: Palaeobiology. A Synthesis (Eds. D.E.G. Briggs, P.R. Crowther), Blackwell Science, 187-194
- Etnyre, E., Lande, J., Mckenna, A., Berini, J. (2011): Artiodactyla (on-line), Animal Diversity Web, at: <http://animaldiversity.org/accounts/Artiodactyla/>. (Abgerufen: 12.Oktober 2016)

- Farsan, N.M. (1986): Faunenwandel oder Faunenkrise? Faunistische Untersuchung der Grenze Frasnium/Famennium im mittleren Südasien. *Newsletters on Stratigraphy*, 16/3, 113-131
- Fielding, C.R., Frank, T.D., Isbell, J.L. (2008): The late Paleozoic ice age—A review of current understanding and synthesis of global climate patterns. In: *Resolving the Late Paleozoic Ice Age in Time and Space* (Eds.: C.R. Fielding, T.D. Frank, J.L. Isbell), Geol. Soc. Am., Spec. Paper 441, 343-354. Doi: 10.1130/2008.2441(24)
- Francis, J.E., Marensi, S., Levy, R., Hambrey, M. et al. (2009): From greenhouse to icehouse – The Eocene/Oligocene in Antarctica. In: *Antarctic Climate Evolution* (Eds.: F. Florindo, M. Siebert), *Developments in Earth & Environmental Sciences*, vol. 8, Elsevier, 309-368
- 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. (2012): Ray-finned fishes (Osteichthyes, Actinopterygii) from the type Maastrichtian, the Netherlands and Belgium. *Scripta Geologica, Spec. Issue*, 8, 113-142
- Friedman, M., Sallan, L.C. (2012): Five hundred million years of extinction and recovery: a phanerozoic survey of large-scale diversity patterns in fishes. *Palaeontology*, 55/4, 707-742. Doi: 10.1111/j.1475-4983.2012.01165.x
- Fung, M.K., Schaller, M.F., Hoff, C.M., Katz, M.E., Wright, J.D. (2016): Widespread wildfires at the Paleocene Eocene boundary: evidence from abundant charcoal preserved in the thick Marlboro Clay. *Geol. Soc. Am. Annual meeting*, Denver, September 27, 2016
- Fürsich, F.T., Berndt, R., Scheuer, T., Gahr, M. (2001): Comparative ecological analysis of Toarcian (Lower Jurassic) benthic faunas from southern France and east-central Spain. *Lethaia*, 34/3, 169-199. Doi: 10.1111/j.1502-3931.2001.tb00048.x
- Ghienne, J.-F., Desrochers, A., Vandembroucke, T.R.A., Achab, A., Asselin, E., Dabard, M.-P., Farley, C., Loi, A., Paris, F., Wickson, S., Veizer, J. (2014): A Cenozoic-style scenario for the end-Ordovician glaciation. *Nature Communications*. Doi: 10.1038/ncomms5485
- Glazko, G.V., Nei, M. (2003): Estimation of divergence times for major lineages of Primate species. *Mol. Biol. Evol.*, 20/3, 424-434. Doi: 10.1093/molbev/msg050
- Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Smith, A.G. et al. (2004): *A Geologic Time Scale 2004*. International Commission on Stratigraphy. Cambridge University Press
- Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M.D. et al. (2012): *The Geologic Times Scale 2012*. Elsevier, Boston. Doi: 10.1016/B978-0-444-59425-9.00004-4
- Hancock, J.M. (1967): Some Cretaceous-Tertiary marine faunal changes. *Geol. Soc. London, Spec. Publ.*, 2, 91-104. Doi: 10.1144/GSL.SP.1967.002.01.10
- Hansen, T.A., Kelley, P.H., Haasl, D.M. (2004): Paleocological patterns in molluscan extinctions and recoveries: comparison of the Cretaceous-Paleogene and Eocene-

- Oligocene extinctions in North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 214, 233-242
- Harries, P.J. (1993): Dynamics of survival following the Cenomanian-Turonian (Upper Cretaceous) mass extinction event. *Cretaceous Research*, 14, 563-583
- Harries, P.J. (2008): How small did things get? The 'Lilliput Effect' in ammonites across the Cenomanian-Turonian (Upper Cretaceous) mass extinction. Paper No. 318-5 presented at the Joint Meeting of The Geological Society of America, Soil Science Society of America, American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Gulf Coast Association of Geological Societies with the Gulf Coast Section of SEPM
- Harries, P.J., Knorr, P.O. (2009): What does the 'Lilliput Effect' mean? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 284, 4-10. Doi: 10.1016/j.palaeo.2009.08.021
- Heckert, A.B. (2004): Late Triassic microvertebrates from the Lower Chinle group (Otschalkian-Adamanian: Carnian), southwestern U.S.A. *New Mexico Museum of Nat. Hist. and Sci., Bull.*, 27, 1-170
- Heckert, A.B., Lucas, S.G. (2006): Micro- and small vertebrate biostratigraphy and biochronology of the upper Triassic Chinle Group, Southwestern USA. In: The Triassic-Jurassic Terrestrial Transition (Eds.: J.D. Harris, S.G. Lucas a.o.), *New Mexico Museum of Nat. Hist. and Sci., Bull.*, 37, 94-104
- Hodych, J.P., Dunning, G.R. (1992): Did the Manicouagan impact trigger end-of-Triassic mass extinction? *Geology*, 20/1, 51-54. Doi: 10.1130/0091-7613(1992)020<0051:DTMITE>2.3.CO;2
- Howes, S. (2014): The effects of hypergravity on development of the heart and behavior of *Xenopus laevis*. Honors Program Theses. Paper 138, 43 p
- Huang, B., Harper, D.A.T., Zhan, R., Rong, J. (2010): Can the Lilliput Effect be detected in the brachiopod faunas of South China following the terminal Ordovician mass extinction? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 285, 277-286
- Hull, P.M., Darroch, S.A. (2013): Mass extinctions and the structure and function of ecosystems. In: Ecosystem Paleobiology and Geobiology, The Paleontological Society Short Course, October 26, 2013 (Eds.: A.M. Bush, S.B. Pruss, J.L. Payne). *The Paleontological Society Papers*, 19, 42 p
- Huttenlocker, A.K., Botha-Brink, J. (2014): Bone microstructure and the evolution of growth patterns in Permo-Triassic therocephalians (Amniota, Therapsida) of South Africa. *Peer J*.2014: e325. Doi: 10.7717/peerj.325
- Isaakson, P.E., Diaz-Martinez, E., Grader, G.W., Kalvoda, J., Babek, O., Devuyst, F.X. (2008): Late Devonian–earliest Mississippian glaciation in Gondwanaland and its biogeographic consequences. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 268, 126-142. Doi: 10.1016/j.palaeo.2008.03.047

- Isozaki, Y., Kawahata, H., Minoshima, K. (2007): The Capitanian (Permian) Kamura cooling event: the beginning of the Paleozoic-Mesozoic transition. *Palaeoworld*, 16/1-3, 16-30. Doi: 10.1016/j.palwor.2007.05.011
- Ivanov, A.V., Demonerova, E.I., Pavlov, V.E., Shatsillo, A.V., Kochnev, B.B. (2015): The Yakutsk-Vilyui LIP of the Siberian Craton. <http://www.largeigneousprovinces.org/15mar> (Abgerufen: 07.11.2016)
- Jablonski, D. (2001): Lessons from the past: Evolutionary impacts of mass extinctions. *PNAS*, 98/10, 5393-5398
- Jagd-Yazykova, E.A. (2011): Palaeobiogeographical and palaeobiological aspects of Mid- and Late Cretaceous ammonite evolution and bio-events in the Russian Pacific. *Scripta Geologica*, 143, 15-121
- Jardine, P. (2011): The Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Palaeontology Online*, Volume 1, Article 5, 1-7
- Jenkyns, H.C. (1980): Cretaceous anoxic events: from continents to oceans. *J.geol.Soc. London*, 137, 171-188
- Keller, G., Armstrong, H., Courtillot, V., Harper, D. a.o. (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 October 2015)
- Kennedy, W.J., Cobban, W.A. (1976): Aspects of Ammonite biology, biogeography, and biostratigraphy. Special Papers in Palaeontology No.17, The Palaeontological Association, London, 94 S.
- Korn, D., Leda, L., Ghaderi, A., Hairapetian, V., Schobben, M. (2012): The Lilliput Effect in the latest Permian ammonoids from Iran. Abstract. The Palaeontological Association: 57th Annual Meeting, 13th–16th December ,2013. University of Zurich, Switzerland
- 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
- Langergraber, K.E., Prüfer, K., Rowney, C., Boesch, C. Et al. (2012): Generation times in wild chimpanzees and gorillas suggest earlier divergence times in great ape and human evolution. *PNAS*, 109/39, 15716-15721. Doi: 10.1073/pnas.1211740109
- Large Igneous Provinces Commission, <http://www.largeigneousprovinces.org/> (Abgerufen: 30.04.2016)

- Loeblich, A.R., Tappan, H. (1964): Foraminiferal facts, fallacies, and frontiers. *GSA Bull.*, 75/5, 367-392
- Longrich, N.R., Bhullar, B.-A. S., Gauthier, J.A. (2012): Mass extinction of lizards and snakes at the Cretaceous-Paleogene boundary. *PNAS*, 109/52, 21396-21401. Doi: 10.1073/pnas.1211526110
- Lucas, S.G. (2010): The Triassic timescale based on nonmarine tetrapod biostratigraphy and biochronology. In: The Triassic Timescale (Ed. S.G. Lucas), *Geol. Soc. London, Spec. Publ.*, 334, 447-500. Doi: 10.1144/SP334.15
- Lucas, S.G., Heckert, A.B. (2001): Olson's gap: a global hiatus in the record of Middle Permian tetrapods. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21/3, 75A
- Mancini, E.A. (1978): Origin of micromorph faunas in the geologic record. *J. Paleont.*, 52/2, 311-322
- Mardfar, R.A. (2012): Relationship between gravity and bio-evolution. The Increasing Gravity Theory. In: The Earth Expansion Evidence – A Challenge for Geology, Geophysics and Astronomy. (Eds.: G. Scalera, E. Boschi, S. Cwojdzinski). Selected contributions to the interdisciplinary workshop of the 37th International School of Geophysics EMFCSC, Erice (4-9 October 2011), 327-341
- Marsh, N., Svensmark, H. (2000): Cosmic rays, clouds, and climate. *Space Sci. Rev.*, 94/1-2, 215-230
- 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
- Masse, J.P., Fenerci-Masse, M. (2015): Evolution of the rudist bivalve *Agriopleura* Kühn (Radiolitidae, Hippuritida) from the Mediterranean region. *Palaeontology*, 58/1, 71-100. Doi: 10.1111/pala.12118
- Maxlow, J. (2012): Global expansion tectonics: A significant challenge to physics. *Proceedings of the NPA*, 363-373
- Maxwell, E.E., Vincent, P. (2016): Effects of the early Toarcian Oceanic Anoxic Event on ichthyosaur body size and faunal composition in the Southwest German Basin. *Paleobiology*, 42/1, 117-126. Doi: 10.1017/pab.2015.34
- McGhee, G.R., Clapham, M.E., Sheehan, P.M., Bottjer, D.J., Droser, M.L. (2013): A new ecological-severity ranking of major Phanerozoic biodiversity crises. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 370, 260–270. Doi: 10.1016/j.palaeo.2012.12.019
- Melott, A.L., Bambach, R.K. (2010): Nemesis reconsidered. *Monthly Notices of the Royal Astron. Soc., Letters*, 407/1, L99-L102

- Melott, A.L., Lieberman, B.S., Laird, C.M., Martin, L.D., Medvedev, M.V., Thomas, B.C., Cannizzo, J.K., Gehrels, N., Jackman, C.H. (2004): Did a gamma-ray burst initiate the late Ordovician extinction? *Internat. J. Astrobiology*, 3/1, 55-61. Doi: 10.1017/S1473550404001910
- Miller, K.G., Wright, J.D., Browning, J.V. (2005): Visions of ice sheets in a greenhouse world. *Marine Geology*, 217/3, 215-231. Doi: 10.1016/j.margeo.2005.02.007
- Moroz, P.E. (1984): The cell in the field of gravity and the centrifugal field. *J. Theor. Biol.*, 107/2, 303-320
- Morten, S.D., Twitchett, R.J. (2009): Fluctuations in the body size of marine invertebrates through the Pliensbachian-Toarcian extinction event. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 284/1-2, 29-38. Doi: 10.1016/j.palaeo.2009.08.023
- 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
- Nichols, D.J., Johnson, K.R. (2008): *Plants and the K-T Boundary*. Cambridge University Press, 292 S.
- Niemitz, C. (2004): *Das Geheimnis des aufrechten Gangs: unsere Evolution verlief anders*. C.H.Beck, 256 S.
- Nützel, A., Mannani, M., Senowbari-Daryan, B., Yazdi, M. (2010): Gastropods from the late Triassic Nayband Formation (Iran), their relationships to other Tethyan faunas and remarks on the Triassic gastropod body size problem. *N.Jb. Geol., Paläont., Abh.*, 256/2, 213-228. Doi: 10.1127/0077-7749/2010/0049
- O'Leary, M.A., Bloch, J.I., Flynn, J.J. et al. (2013): The Placental Mammal Ancestor and the Post-K-Pg Radiation of Placentals. *Science*, 339, 662-667
- Olsen, P.E. (1986): Impact theory: is the past the key to the future? *Lamont-Doherty Geological Observatory Yearbook (1985-1986)*, 5-10
- Olsen, P.E., Sues, H.-D. (1986): Correlation of continental late Triassic and early Jurassic sediments, and patterns of the Triassic-Jurassic tetrapod transition. In: *The Beginning of the Age of Dinosaurs: Faunal Change Across the Triassic-Jurassic Boundary* (Ed. K. Padian), Cambridge University Press, 321-351
- Olsen, P.E., Shubin, N.H., Anders, M.H. (1987): New early Jurassic tetrapod assemblages constrain Triassic-Jurassic tetrapod extinction event. *Science*, 237, 1025-1029
- Olsen, P.E., Fowell, S.J., Cornet, B. (1990): The Triassic/Jurassic boundary in continental rocks of eastern North America; a progress report. In: *Global Catastrophes in Earth History: an interdisciplinary conference on impacts, volcanism and mass mortality* (Eds. V.L. Sharpton, P.D. Ward), *GSA Spec. Paper* 247, 585-593

- Onoue, T., Sato, H., Nakamura, T. et al. (2012): Deep-sea record of impact apparently unrelated to mass extinction in the late Triassic. *PNAS*, 109 (47), 19134-19139. Doi:10.1073/pnas.1209486109
- Page, A.A., Zalasiewicz, J.A., Williams, M., Popov, L.E. (2007): Were transgressive black shales a negative feedback modulating glacioeustasy in the Early Palaeozoic Icehouse? In: *Deep-Time Perspectives on Climate Change: Marrying the Signal from Computer Models and Biological Proxies* (Eds.: M. Williams, A.M. Haywood, F.J. Gregory, D.N. Schmidt). The Micropalaeontological Society, Spec. Publ., *Geol. Soc. London*, 123-156
- Pálffy, J. (2004): Katastrophen der Erdgeschichte: Globales Artenserben. Schweizerbart, 245 S.
- Pálffy, J. (2004): Did the Puchezh-Katunki impact trigger an extinction? In: *Cratering in Marine Environments and on Ice* (Eds.: H. Dypvik, M. Burchell, P. Claeys), 135-148
- Pálffy, 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), *GSA Spec. Paper* 356, 523-532
- Pálffy, J. Kocsis, A.T. (2014): Volcanism of the Central Atlantic magmatic province as the trigger of environmental and biotic changes around the Triassic-Jurassic boundary. In: *Volcanism, Impacts, and Mass Extinctions: Causes and Effects* (Eds.: G. Keller, A.C. Kerr), *GSA, Spec. Paper* 505, 245-261
- Plaut., K., Maple, R.L., Wade, C.E., Baer, L.A., Ronca, A.E. (2003): Effects of hypergravity on mammary metabolic function: gravity acts as a continuum. *J. Appl. Physiol.*, 95, 2350-2354. Doi: 10.1152/jappphysiol.00287.2003
- Prothero, D.R. (1994): The Late Eocene-Oligocene extinctions. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 22, 145-165
- Rampino, M.R. (2013): Peraluminous igneous rocks as an indicator of thermogenic methane release from the North Atlantic Volcanic Province at the time of the Paleocene–Eocene Thermal Maximum (PETM). *Bull. Volcanol.*, 75:678. Doi: 10.1007/s00445-012-0678-x
- Raup, D.M., Sepkoski Jr., J.J. (1984): Periodicity of extinctions in the geologic past. *PNAS*, 81, 801-805
- Remus, R., Wiens, D. (2008): The effects of hypergravity on the morphology of *Xenopus* embryos. *Amer. Jour. Undergrad Res.*, 7/2, 19-26
- Retallack, G.J., Metzger, C.A., Greaver, T., Jahren, A.H., Smith, R.M.H., Sheldon, N.D. (2006): Middle-late Permian mass extinction on land. *GSA Bull.*, 118/11-12, 1398-1411. Doi: 10.1130/B260.11.1
- Robertson, D.S., McKenna, M.C., Toon, O.B., Hope, S., Lillegraven, J.A. (2004): Survival in the first hours of the Cenozoic. *GSA Bulletin*, 116/5-6, 760-768. Doi: 10.1130/B25402.1

- Rogov, M.A. (2015): The “Lilliput Effect” and the evolution of the Late Jurassic boreal ammonites. In: Contributions to Current Cephalopod Research: Morphology, Systematics, Evolution, Ecology and Biostratigraphy (Eds.: T.B. Leonova, I.S. Barskov, V.V. Mitta). Proceeding of Conference (Moscow, 2-4 April, 2012). Russ. Acad.Sci.
- Rudkin, D.M., Young, G.A., Elias, R.J., Dobrzanski, E.P. (2003): The world’s biggest trilobite –*Isotelus rex* new species from the upper Ordovician of northern Manitoba, Canada. *J. Paleont.*, 77/1, 99-112
- Russel, D., Tucker, W. (1971): Supernovae and the extinction of the dinosaurs. *Nature*, 229, 553-554. Doi: 10.1038/229553a0
- Sahney, S., Benton, M.J. (2008): Recovery from the most profound mass extinction of all time. *Proc. R. Soc. B*, 275, 759–765. Doi: 10.1098/rspb.2007.1370
- 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
- Sakamoto, M., Benton, M.J., Venditti, C., (2016): Dinosaurs in decline tens of millions of years before their final extinction. Doi: 10.1073/pnas.1521478113
- Sallan, L., Galimberti, A.K. (2015): Body-size reduction in vertebrates following the end-Devonian mass extinction. *Science*, 350 (6262), 812-815. Doi: 10.1126/science.aac.7373
- Schaal, E.K., Clapham, M.E., Rego, B.L., Wang, S.C., Payne, J.L. (2016): Comparative size evolution of marine clades from the Late Permian through Middle Triassic. *Paleobiology*, 42/1, 127-142. Doi: 10.1017/pab.2015.36
- Schaller, M.F., Fung, M.K., Wright, J.D., Katz, M.E., Kent, D.V. (2016): Distal impact ejecta at Paleocene-Eocene boundary sections on the Atlantic margin (Invited presentation). Geol. Soc. Am. Annual meeting, Denver, September 27, 2016
- Schindewolf, O.H. (1954): Über die möglichen Ursachen der großen erdgeschichtlichen Faunenschnitte. *N. Jb. Geol., Paläont., Monatshefte*, 457-465
- Sengör, C.A.M., Atayman, S. (2009): The Permian extinction and the Tethys: An exercise in global geology. *GSA, Spec. Paper*, 448, 85 pp
- Sepkoski Jr., J.J. (2002): A compendium of fossil marine animal genera. *Bulletin of American Paleontology*, 363, 1–560
- Shaviv, N.J., Veizer, J. (2003): Celestial driver of Phanerozoic climate? *GSA Today*, 4-10
- Shellnut, J.G. (2014): The Emeishan large igneous province.: a synthesis. *Geoscience Frontiers*, 5/3, 369-394. Doi: 10.1016/j.gsf.2013.07.003

- Smithson, T., Clack, J., Wood, S. (2012): The end-Devonian mass extinction, Romers's Gap, and the Lilliput Effect. The Annual Symp. of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy. Abstracts
- Sockol, M.D., Raichlen, D.A., Pontzer, H. (2007): Chimpanzee locomotor energetics and the origin of human bipedalism. *PNAS*, 104/30, 12265-12269. Doi: 10.1073/pnas.0703267104
- 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)
- Song, H., Wignall, P.B., Chu, D., Tong, J., Sun, Y., Song, H., He, W., Tian, L. (2014): Anoxia/high temperature double whammy during the Permian-Triassic marine crisis and its aftermath. *Scientific Reports*, 4:4132. Doi: 10.1038/srep04132
- Springer, M.S., Murphy, W.J., Eizirik, E., O'Brien, S.J. (2004): Placental mammal diversification and the Cretaceous–Tertiary boundary. *PNAS*, 100/3, 1056-1061
- Stanley, S.M. (1987): Extinction. Scientific American Library (Book 20), W.H. Freeman & Co., 242 pp
- Stanley, S.M. (1998): Wendemarken des Lebens. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, 248 S. Neuauflage
- Stigall, A.L. (2012): Speciation collapse and invasive species dynamics during the Late Devonian „mass extinction“. *GSA Today*, 22/1, 4-9
- Strutinski, C. (2012): Contradictory aspects in the evolution of life hinting at gravitational acceleration through time. In: The Earth Expansion Evidence – A Challenge for Geology, Geophysics and Astronomy. (Eds.: G. Scalera, E. Boschi, S. Cwojdzinski). Selected contributions to the interdisciplinary workshop of the 37th International School of Geophysics EMFCSC, Erice (4-9 October 2011), 343-364
- Strutinski, C. (2015): Discussion on the Cause of Earth Growth and its Consequences. A qualitative approach. The paper has not been published so far, because it necessitates some updating and corrections. On demand, it can be requested from the author.
- Strutinski, C. (2016a): Wachsende Schwerkraft – Triebfeder der Evolution? http://www.wachsende-erde.de/web-content/2_material6strutinski.html (Abgerufen: 21.04.2016)
- Strutinski, C. (2016b): Zwei Anmerkungen zu einer kommentierten Ausgabe von Darwins *Über die Entstehung der Arten* oder Die Alternative eines Erdexpansionisten zu Gould, Dawkins & Co.
- Strutinski, C. (in Vorbereitung): Über die Ursachen des Erdwachstums (provisorischer Titel)

- Suvorell, T., Waguenspack, N., Brantingham, P.J. (2005): Global archaeological evidence for proboscidean overkill. *PNAS*, 102/17, 6231-6236. Doi: 10.1073/pnas.0501947102
- Svensen, H., Planke, S., Corfu, F. (2010): Zircon dating ties NE Atlantic sill emplacement to initial Eocene global warming. *J. geol. Soc., London*, 167, 433-436. Doi: 0.1144/0016-76492009-125
- Svensmark, H. (2012): Evidence of nearby supernovae affecting life on Earth. *Mon. Not. R. Astron. Soc.*, 423, 1234-1253
- Svensmark, H., Enghoff, M.B., Pedersen, J.O.P. (2013): Response of Cloud Condensation Nuclei (> 50 nm) to changes in ion-nucleation. <http://arxiv.org/pdf/1202.5156v1.pdf> (Abgerufen: 30.04.2016)
- Tennant, J.P., Mannion, P.D., Upchurch, P., Sutton, M.D., Price, G.D. (2016): Biotic and environmental dynamics through the Late Jurassic – Early Cretaceous transition: evidence for protracted faunal and ecological turnover. *Biol. Rev.* Doi: 10.1111/brv.12255
- Terry, K.D., Tucker, W.H. (1968): Biologic effects of supernovae. *Science*, 159 (3813), 421-423
- Torsvik, T.H., Smethurst, M.A., Burke, K., Steinberger, B. (2008): Long term stability in deep mantle structure: Evidence from the ~300 Ma Skagerrak-Centered Large Igneous Province (the SCLIP). *Earth Planet. Sci. Lett.*, 267, 444-452
- Trueman, C.N.G., Field, J.H., Dortch, J., Charles, B., Wroe, S. (2005): Prolonged coexistence of humans and megafauna in Pleistocene Australia. *PNAS*, 102/23, 8381-8385. Doi: 10.1073/pnas.0408975102
- Twitchett, R.J. (2007): The Lilliput effect in the aftermath of the end-Permian extinction event. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 252, 132-144. Doi: 10.1016/j.palaeo.2006.11.038
- Ulrichs, M. (2012): Stunting in some invertebrates from the Cassian Formation (Late Triassic, Carnian) of the Dolomites (Italy). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 265/1, 1–25
- Veevers, J.J., Powell, C. McA. (1987): Late Paleozoic glacial episodes in Gondwanaland reflected in transgressive-regressive depositional sequences in Euramerica. *GSA Bull.*, 98, 475-487. Doi: 10.1130/0016-7606(1987)98<475:LPGEIG>2.0.CO;2
- Venn, O., Turner, I., Mathieson, I., de Groot, N., Bontrop, R., McVean, G. (2014): Strong male bias drives germline mutation in chimpanzees. *Science*, 344 (No. 6189), 1272-1275
- Vernos, I., Gonzales-Jurado, J., Calleja, M., Marco, R., (1989): Microgravity effects on the oogenesis and development of embryos of *Drosophila melanogaster* laid in the Spaceshuttle during the Biorack experiment (ESA). *Int. J. Dev. Biol.*, 33, 213-226

- Wade, B.S., Olsson, R.K. (2009): Investigation on pre-extinction dwarfing in Cenozoic planktonic foraminifera. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 284/1, 39-46. Doi: 10.1016/j.palaeo.2009.08.026
- Ward, P.D., Botha, J., Buick, R., De Kock, M.O., Erwin, D.H., Garrison, G.H., Kirschvink, J.L., Smith, R. (2005): Abrupt and gradual extinction among Late Permian land vertebrates in the Karoo Basin, South Africa. *Science*, 307, 709-714
- Wersäll, J., Bagger-Sjöbäck, D. (1974): Morphology of the vestibular sense organs. In: Vestibular System. Part 1. Basic Mechanisms (Ed.: H.H. Kornhuber), Springer, Berlin, 123-170
- Wilkinson, R.D., Steiper, M.E., Soligo, C., Martin, R.D., Yang, Z., Tavaré, S. (2011): Dating Primate Divergences through an Integrated Analysis of Palaeontological and Molecular Data. *Syst. Biol.*, 60/1, 16-31. Doi: 10.1093/sysbio/syq054
- Yin, H., Feng, Q., Lai, X., Baud, A., Tong, J. (2007): The protracted Permo-Triassic crisis and multi-episode extinction around the Permian–Triassic boundary. *Global and Planetary Change*, 55, 1-20

Saarbrücken, 08.04. 2016 - 07.11.2016

Letzte Überarbeitung: 05.01.2017