

Jörg Mutterlose

Einführung in die Paläobiologie Teil 1

# Allgemeine Paläontologie

begründet von Bernhard Ziegler

6., neu bearbeitete und ergänzte Auflage



Schweizerbart

**Einführung in die Paläobiologie Teil 1**

# **Allgemeine Paläontologie**

**begründet von Bernhard Ziegler**

**Völlig neu bearbeitet und ergänzt von  
Jörg Mutterlose**

6., neu bearbeitete und ergänzte Auflage

mit 242 Abbildungen



Schweizerbart Science Publishers · Stuttgart 2018

Mutterlose, Jörg: Einführung in die Paläobiologie Teil 1. Allgemeine Paläontologie. Begründet von B. Ziegler. 6., völlig neu bearbeitete und ergänzte Auflage

*Adresse des Autors:*

Professor Dr. Jörg Mutterlose, Institut für Geologie, Mineralogie und Geophysik, Universitätsstraße 150, 44780 Bochum.  
joerg.mutterlose@rub.de

*Umschlag:*

Gestaltung: Tobias Püttmann.

Fotos untere Reihe: Links: Acritarche (*Visbysphaera* sp.), Silur, Gotland, Durchmesser ca. 60 µm (Foto aus Vandenbroucke et al. 2013). Mitte: Coccosphäre (*Emiliana huxleyi*), rezent, Durchmesser ca. 50 µm. Rechts: Diatomee, rezent, Durchmesser ca. 30 µm.

Fotos mittlere Reihe: Links: Trilobit (*Phacops plana*), Mitteldevon, Länge 8 cm (Foto Naturkundemuseum Stuttgart). Rechts: Ammonit (*Arnioceras semicostatum*), Unterjura, Durchmesser 7 cm (Foto Naturkundemuseum Stuttgart).

Foto obere Reihe: Fisch (*Mioplosus labracoides*), Eozän, Länge 12 cm (Foto Naturkundemuseum Stuttgart). Hintergrund: Diversitätskurve nach Sepkoski (1979, 1984).

*Umschlaginnenseite:*

Gliederung der Erdgeschichte und Erstauftreten wichtiger Lebensformen. MA = Massenaussterben. Chem. = Meerwasserchemismus. Aragonit I, II, III bzw. Kalzit I, II kennzeichnen Phasen mit hohen bzw. niedrigen Mg Konzentrationen des Meerwassers. RCO<sub>2</sub> = CO<sub>2</sub> Gehalte als Vielfaches des heutigen Wertes von 1, der einer CO<sub>2</sub> Konzentration von 400 ppm entspricht. Heutige O<sub>2</sub> Konzentration = 21 %. Absolute Alter nach Gradstein et al. (2012), Kontinentkonfigurationen modifiziert nach Scotese (2001; [https://www.academia.edu/9730874/Atlas\\_of\\_Earth\\_History](https://www.academia.edu/9730874/Atlas_of_Earth_History)), Temperaturkurve nach Scotese (2015; [https://www.academia.edu/12082909/Some\\_thoughts\\_on\\_Global\\_Climate\\_Change\\_The\\_Transition\\_from\\_Icehouse\\_to\\_Hothouse](https://www.academia.edu/12082909/Some_thoughts_on_Global_Climate_Change_The_Transition_from_Icehouse_to_Hothouse)). CO<sub>2</sub> und O<sub>2</sub> Konzentrationen modifiziert nach Berner (2006).

Gerne nehmen wir Ihre Hinweise zum Inhalt und Bemerkungen zu diesem Buch entgegen:  
editors@schweizerbart.de

ISBN ebook (pdf) 978-3-510-65508-3

ISBN 978-3-510-65423-9

Informationen zu diesem Titel: [schweizerbart.de/9783510654154](http://schweizerbart.de/9783510654154)

© 2018 E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), Stuttgart, Germany

Verlag: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller),  
Johannesstraße 3A, 70176 Stuttgart, Germany  
mail@schweizerbart.de, www.schweizerbart.de

Dieses Werk, einschließlich aller seiner Teile, ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlages unzulässig und strafbar. Das gilt besonders für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Speicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

♻ Gedruckt auf alterungsbeständigem Papier nach ISO 9706:1994

Satz: Konvertus, Haarlem

Printed in Germany by Gulde Druck GmbH, Tübingen

# Vorwort

Der ersten Fassung der „Einführung in die Paläobiologie – Teil 1. Allgemeine Paläontologie“ im Jahr 1972 folgten vier weitere unveränderte Auflagen dieses Grundlagenbandes, der für Studierende der Geo- und Biowissenschaften im Grundstudium konzipiert ist. Da auch die Paläontologie als Wissenschaft dem natürlichen Prozess der Evolution unterliegt, stellt die nun vorliegende 6. Auflage eine für viele Bereiche neu verfasste und aktualisierte Version dar. Die Neufassung orientiert sich entsprechend an den zwischenzeitlich neu und weiter entwickelten Feldern der Paläontologie.

Durch die Molekularbiologie haben sich in der phylogenetischen Systematik neue Möglichkeiten ergeben, Verwandtschaftsverhältnisse zu rekonstruieren. Bio- und geochemische Methoden haben Einzug in die Paläontologie gefunden, die marine Ökologie und Ozeanographie arbeiten mittlerweile in internationalen Kooperationen weltweit. Der umfangreiche Zugewinn an Ansätzen, Methoden, Kenntnissen und Daten in den letzten 40 Jahren hat zu erheblichen Verschiebungen der Forschungsschwerpunkte innerhalb der Paläontologie geführt.

In der vorliegenden 6. Auflage wurden die meisten Kapitel vollständig neu geschrieben. Nur wenige Kapitel wurden leicht überarbeitet und ergänzt. Die von B. Ziegler einprägsam gezeichneten Abbildungen wurden z.T. in modifizierter Form übernommen, in anderen Fällen wurden neue Graphiken erstellt. Eine Flut moderner biologischer und paläontologischer Arbeiten beschäftigt sich derzeit mit der Rekonstruktion stammesgeschichtlicher Beziehungen. Entsprechend gibt es unterschiedliche Vorstellungen zu den Klassifikationsverhältnissen, die sich z.T. im Monatsrhythmus ändern. In der vorliegenden Fassung werden vereinfachte, nicht detailüberladene Stammbäume unter Abwägung der phylogenetischen Systematik und der Bedeutung der fossilen Gruppen genutzt.

Lehrerfahrungen berücksichtigend wurde bei der Verwendung von Fachbegriffen die Nutzung von Fremdwörtern eingeschränkt. Soweit möglich wurden deutsche Begriffe verwendet, in vielen Fällen erfolgt die Erklärung der griechischen oder lateinischen Fachbegriffe. Mitunter hat es sich aber auch als schwierig erwiesen, angemessene deutsche Übersetzungen zu finden.

Dem ursprünglichen Konzept folgend wurde auf Zitate im laufenden Text verzichtet. Am Ende eines jeden Kapitels wird weiterführende Literatur zum jeweiligen Thema aufgeführt und entsprechend im Literaturverzeichnis aufgelistet.

Zahlreichen Kolleginnen und Kollegen danke ich für Hilfe, Hinweise und die kritische Durchsicht einzelner oder mehrerer Kapitel: O. Elicki (Freiberg), K. Föllmi (Lausanne), R. Hoffmann (Bochum), H. Keupp (Berlin), N. Micklich (Darmstadt), H. Peters (Rijswijk), O. Podlaha (Rijswijk), J. Rust (Bonn), G. Schweigert (Stuttgart), T. Servais (Lille), T. Steuber (Abu Dhabi), H. Strauss (Münster), R. Stritzke (Krefeld).

Für die Unterstützung bei den Zeichenarbeiten sei C. Möller, D. Pohl, T. Püttmann und C. Schneider gedankt.



# Inhalt

<b>1. Einführung</b> .....	1
1.1. Von der Fossilienkunde zur Paläontologie.....	1
1.2. Arbeitsgebiete der Paläontologie.....	3
<b>2. Gliederung des Organismenreiches</b> .....	6
2.1. Domäne Bacteria (gr. „Stäbchen“ ).....	6
2.2. Domäne Archaea (gr. „uralt“, „ursprünglich“ ).....	9
2.3. Domäne Eukaryota (gr. „echt“, „Kern“ ).....	10
<b>3. Entwicklung des Lebens</b> .....	45
3.1. Entstehung des Lebens.....	45
3.2. Frühes Leben (3,7–2,5 Mrd. Jahre).....	47
3.3. Die Sauerstoffrevolution (2,5–2,0 Mrd. Jahre).....	48
3.4. Einzelliges eukaryotes Leben.....	51
3.5. Vielzelliges eukaryotes Leben.....	52
3.6. Die Lebewelt des Phanerozoikums.....	53
<b>4. Taxonomie und Klassifikationsschemata</b> .....	79
4.1. Nomenklatur und Kategorien.....	79
4.2. Der Artbegriff.....	81
4.3. Klassifikationsschemata.....	89
<b>5. Evolution und der Baum des Lebens</b> .....	96
5.1. Evolutionstheorie.....	96
5.2. Vielfalt und Vererbung.....	97
5.3. Evolutionsabläufe.....	104
<b>6. Fossilisation (Taphonomie)</b> .....	119
6.1. Der Sterbeprozess (nekrotische Vorgänge).....	119
6.2. Einbettung (Biostratinomie).....	119
6.3. Fossildiagenese.....	134
6.4. Grabgemeinschaften (Taphozönosen).....	142
6.5. Fossilagerstätten.....	143
<b>7. Lebensweise</b> .....	147
7.1. Ernährung.....	147
7.2. Atmung.....	153
7.3. Fortpflanzung.....	153

## VI Inhalt

---

7.4. Taxiologie.....	157
7.5. Aquatischer Lebensbereich.....	157
7.6. Terrestrischer Lebensbereich .....	166
<b>8. Autökologie .....</b>	<b>168</b>
8.1. Land- Meerverteilung, Oberflächengestaltung.....	168
8.2. Licht .....	170
8.3. Temperatur .....	172
8.4. Ozeanströmungen.....	175
8.5. Gezeiten.....	179
8.6. Sauerstoff .....	180
8.7. Salzgehalt (Salinität).....	180
8.8. Substrat.....	184
8.9. Wassertiefe (Bathymetrie).....	184
8.10. Niederschlag .....	187
8.11. Kombination autökologischer Faktoren.....	190
<b>9. Synökologie.....</b>	<b>191</b>
9.1. Zusammenleben von Arten (Synökie).....	191
9.2. Nahrung, Nahrungsketten .....	191
9.3. Lebensgemeinschaften (Biozönosen) .....	193
9.4. Lebensgemeinschaften des Meeres.....	196
9.5. Lebensgemeinschaften des Festlandes.....	198
<b>10. Paläobiogeographie.....</b>	<b>201</b>
10.1. Das Areal.....	201
10.2. Diversitätsmuster .....	201
10.3. Ausbreitung .....	203
10.4. Biogeographische Regionen .....	209
10.5. Geosphärensteuerung.....	213
10.6. Paläobiogeographische Fallstudien.....	216
<b>11. Paläoumweltrekonstruktionen.....</b>	<b>220</b>
11.1. Fossilien als Umweltindikatoren.....	220
11.2. Geochemie von Hartteilen als Umweltindikator.....	224
11.3. Klima und Umwelt.....	231
11.4. Fallbeispiele .....	236
<b>12. Massenaussterben (MA).....</b>	<b>247</b>
12.1. Aussterbemuster.....	247
12.2. Ursachen für Massenaussterben.....	247
12.3. Die fünf großen Aussterbeereignisse .....	251
12.4. Erholungsphasen .....	260

---

<b>13. Spurenfossilien</b> .....	262
13.1. Benennung und Erhaltung.....	262
13.2. Typen von Spurenfossilien.....	262
13.3. Paläoumweltrekonstruktionen.....	273
13.4. Ichnofazies .....	274
<b>14. Zeitmessung und Fossilien</b> .....	277
14.1. Chronostratigraphie.....	277
14.2. Geochronologie.....	288
<b>Literatur</b> .....	290
<b>Sachregister</b> .....	298
<b>Namensregister</b> .....	309





# 1. Einführung

## 1.1. Von der Fossilienkunde zur Paläontologie

Die Paläontologie (gr. Lehre von den alten Lebewesen) ist die Wissenschaft vom Leben und seiner Entwicklung in der Erdgeschichte, Forschungsobjekte sind Fossilien (Versteinerungen, Petrefakten). Die Bezeichnung „Fossil“ stammt von Agricola (1494–1555). Sie bedeutet ursprünglich alles aus dem Boden Gegrabene, neben Organismenresten auch Mineralien, Artefakte (z. B. Speerspitzen, Steinbeile), merkwürdige Wurzeln und Konkretionen. Der Begriff wurde im Laufe von 300 Jahren auf die versteinerten Reste von Organismen begrenzt.

Man spricht von fossilen und rezenten Organismen. „Rezent“ ist alles, was in der Gegenwart oder in den letzten 10.000 Jahren lebt oder lebte. „Fossile“ Reste stammen aus vorgeschichtlichen und älteren Zeiten. Da keine definierte zeitliche Größe die beiden Begriffe trennt, gibt es fließende Übergänge. Diese werden durch den Ausdruck „sub-fossil“ beschrieben.

Die Paläontologie schlägt die Brücke zwischen Geologie und Biologie. Von beiden Fächern übernimmt sie Grundlagen und Methoden. Für beide ist sie eine unentbehrliche Ergänzung. Der Geologie liefert sie das zeitliche Gerüst der letzten 600 Millionen Jahre der Geschichte der Erde sowie Erkenntnisse über die Entstehung von Sedimenten. Der Biologie verhilft sie ebenfalls zur zeitlichen Dimension. Die Biologie erforscht die Verwandtschaftsverhältnisse und zeitliche Entwicklung der Organismenwelt, die Paläontologie hilft den tatsächlichen Lauf zu rekonstruieren. Sie ist somit auch eine historische Wissenschaft.

Die Geschichte der Paläontologie als Wissenschaft beginnt mit Cuvier (1769–1832). Er war der erste, der überzeugend nachwies, dass es ausgestorbene Organismen gibt. Erst damit war die eigene Stellung der Paläontologie gegenüber Zoologie und Botanik begründet. Zeitgleich leitete Smith (1769–1839) die wissenschaftliche Paläontologie ein. Er erkannte, dass Fossilien in den Gesteinen nicht regellos vorkommen, sondern an verschiedenen Orten stets dieselbe Abfolge einhalten. Damit war die Biostratigraphie geboren, also die zeitliche Datierung von Gesteinen mit Hilfe der darin enthaltenen Fossilien.

In der Vergangenheit haben sich in der Paläontologie stets zwei verschiedene Arbeitsrichtungen ergänzt. Die geologische, die das zeitliche Gerüst der Erdgeschichte entwickelte und die biologische, die auf das Verständnis der Organismen und ihrer Lebewelt zielte. Die Paläontologie der Invertebraten orientierte sich dabei phasenweise stärker an der Geologie und wurde in Teilen zur Leitfossilkunde. Ihr Ziel ist es, die erdgeschichtliche Abfolge mit Hilfe von Fossilien möglichst genau zu datieren. Voraussetzung waren und sind gute Kenntnisse aller Fossilien und ihrer Position im Schichtverband. Hilfsmittel dazu stellten die bedeutenden Tafelwerke des 19. Jahrhunderts dar. Diese Arbeiten erfüllten, den Bedürfnissen der damaligen Zeit entsprechend, zunächst vor allem dokumentierende und ordnende Aufgaben. Nachdem Darwin (1809–1882) die Veränderlichkeit der Arten erkannt hatte, wurde eine zunehmend stärker von der Evolutionslehre ausgehende Arbeitsweise wichtig. Rekonstruktionen

der Verwandtschaftsverhältnisse von Organismengruppen in Form von Stammbäumen tauchten auf, die zur Erforschung der Stammesgeschichte (Phylogenie) überleiteten. Frühe Studien zur Evolution von Wirbellosen wurden ab ca. 1850 durchgeführt, so erstellte bereits Hilgendorf (1867) einen Stammbaum zur Entwicklung von Süßwasserschnecken des Steinheimer Beckens.

Die Wirbeltier-Paläontologie war stets biologischer ausgerichtet. Hier sind gründliche zoologische Kenntnisse Voraussetzung für erfolgreiches Arbeiten. Auch sie übernahm nach Aufkommen der Evolutionslehre deren neue Anschauungen frühzeitig. Diese wurden rasch um Themenkreise wie die Beziehung der Organismen zu ihrer Umwelt und Zusammenhänge von Form und Funktion erweitert.

Ein weiterer Teilbereich der Paläontologie, die Mikropaläontologie, befasst sich mit mikroskopisch kleinen Organismen und deren Resten. Nach ihrer Begründung durch Ehrenberg (1795–1876) erfolgte ihr Aufschwung nach dem Ersten Weltkrieg. Ihre Bedeutung liegt in der großen Häufigkeit der Mikroorganismen auch in kleinen Probenmengen, so dass die Mikropaläontologie für die Praxis (Erdölgeologie, Kartierung, Ozeanbohrungen, Ökologie) wichtig ist.

Die Paläobotanik, die auf Graf Sternberg (1761–1838) zurückgeht, hat sich frühzeitig eng an die Botanik gebunden. Die Arbeitsmethoden beider Disziplinen gleichen sich und entwickelten sich auch in ähnlicher Weise. Dies führte dazu, dass heute die Paläobotanik meist im Zusammenhang mit der Botanik gelehrt und betrieben wird.

Heute nimmt der geräteanalytische Teil in der Paläontologie eine wesentlich größere Breite ein. Bio- und geochemische Methoden (Biomarker, genetische Daten, stabile Isotope) bilden Brücken zur Biologie und Evolutionslehre, aber auch zur Geologie. Biomarker, organische Moleküle die über geologische Zeiträume stabil sind, erlauben Einblick u. a. in die frühe biologische Evolution der Erde (>1,5 Mrd. Jahre). Analysen des genetischen Materials geben Hinweise auf die verwandtschaftlichen Verhältnisse heutiger Lebewesen und stellen damit das Gerüst für das moderne Klassifikationsschema. Stabile Isotopenmuster von fossilem Skelettmaterial liefern Daten über Ernährung, Stoffwechsel und Lebensweise ausgestorbener Organismen. Weiterhin ermöglichen sie eine zeitliche Gliederung der Erdgeschichte (Chemostratigraphie), die die bisherige Zeitgliederung (Biostratigraphie) ergänzt.

Ein weiteres neues Teilgebiet hat sich mit der Geomikrobiologie eröffnet. Diese untersucht die Wechselwirkung von Bakterien und Gesteinen. Biochemische und mikrobielle Prozesse waren bereits an der Bildung und Entwicklung frühesten Lebens beteiligt. Sie spielen auch heute noch in den Ozeanen (u. a. Schwarze Raucher, Kalte Quellen) und auf den Kontinenten eine wesentliche Rolle bei der Bildung und dem Abbau organischer Substanzen.

Bei der Rekonstruktion der Stammesgeschichte hat sich ebenfalls ein deutlicher Wandel vollzogen. Angestoßen durch die Biologie hat sich die phylogenetische Systematik als Klassifikationsschema durchgesetzt. Molekularbiologische Untersuchungen rezenter Organismen werfen dabei ein neues Licht auf die Verwandtschaftsverhältnisse der Organismen. Das von Linné (1707–1778) etablierte Klassifikationssystem wird damit nur noch eingeschränkt verwandt.

Neue Sichtweisen sind auch in den verschiedenen Bereichen der Mikropaläontologie zu verzeichnen. Hier ist die Erforschung der Ablagerung der Ozeane in den Vordergrund gerückt. Durch internationale Projekte gefördert (z. B. „Deep Sea Drilling Project“ und

Folgeprogramme) werden verstärkt globale, ökologisch-ozeanographische, aber auch paläoklimatische Fragen bearbeitet.

Für alle genannten Teilbereiche der Paläontologie gilt, dass trotz der zunehmend größer werdenden Vielfältigkeit, ganzheitliche Deutungen angestrebt werden. Gerade durch die Anwendung verschiedener Methoden soll ein zusammenhängendes Bild ehemaliger Lebensräume und Prozesse erstellt werden. Die verschiedenen biologischen, bio- und geochemischen, paläontologischen sowie geologischen Methoden sollen in einem besseren Verständnis des Systems „Erde und Biosphäre“ münden.

Gerade die Paläontologie mit ihren Teildisziplinen (Klassifizierung, Stammesgeschichtsforschung oder Phylogenetik, Evolutionslehre, Fossilisation, Paläobiologie, Paläoökologie, Paläobiogeographie, Paläoozeanographie, Paläoklimatologie, Biostratigraphie) kann heute wichtige Beiträge zu den aktuellen Diskussionen unserer Gesellschaft (z. B. Erderwärmung, Ozeanversauerung, Artensterben) liefern. Mithilfe multidisziplinärer Analysen vergangener erdgeschichtlicher Phasen, in deren Zentrum die Entwicklung der Biosphäre steht, können Szenarien für die Zukunft entwickelt werden. Damit erfüllt die Paläontologie nicht nur eine archivarische Aufgabe. Sie kann mit ihrem Verständnis der „deep time“ auch Prognosen über mögliche zukünftige Entwicklungen stellen – die Vergangenheit dient somit als Schlüssel zur Zukunft.

## 1.2. Arbeitsgebiete der Paläontologie

Die übergeordneten Ziele aller paläontologischer Teildisziplinen sind die Rekonstruktion der Verwandtschaftsverhältnisse der Organismen und ihrer Evolution auf unserer Erde sowie vergangener Lebensräume und ihrer Paläoumweltbedingungen. Um dies zu erreichen sind eine Reihe z. T. komplexer, aufeinander aufbauender Einzelschritte notwendig.

Die Taxonomie, also die korrekte Beschreibung und Klassifikation eines Organismus, bildet die unverzichtbare Grundlage aller paläontologischen Studien. Ohne diesen mitunter als überholt angesehenen Forschungszweig sind keine reproduzierbaren Ergebnisse möglich. Nur solche Formen, die in ihren verwandtschaftlichen Verhältnissen idealerweise bis auf das Artniveau angesprochen worden sind, können anschließend auch sinnvoll miteinander verglichen werden. Dies gilt sowohl für die Paläontologie als auch für die Nachbarwissenschaften (Biologie, Geologie, Sedimentologie), die Fossilien für unterschiedlichste Zwecke einsetzen. In einem Folgeschritt werden die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb einzelner Gruppen ermittelt, die dann ihrerseits in die Rekonstruktion der Stammesgeschichte (Phylogenetik) und die Evolutionslehre einfließen. Hierbei spielen neben klassischen Körperfossilien zunehmend Biomarker und genetische Studien eine wesentliche Rolle. Biomarker sind über geologische Zeiträume stabil und liefern damit Daten über Organismengruppen ohne mineralisierte Skelette und Schalen. Vor allem in der Biologie, aber auch in der Paläontologie, wird genetisches Material zur Klärung verwandtschaftlicher Verhältnisse genutzt.

Aufbauend auf der taxonomischen Grundlage muss beurteilt werden, ob und inwieweit die verschiedenen überlieferten Fossilien das ursprüngliche Lebensbild zur Bildungszeit abbilden. Hat es während der Einbettung und im Laufe der folgenden Jahrmillionen Veränderungen gegeben, die das ursprüngliche Bild beeinträchtigen? Diese Aspekte werden in der Einbettungs- und Fossilisationslehre (Sterbeprozesse, Einbettung,

Fossildiagenese) behandelt. Danach ist zu klären, wie ein Organismus gelebt hat. Welche Rahmenbedingungen waren zu seinem Überleben notwendig? Diese Arbeitsrichtung wird unter dem Begriff der Paläobiologie zusammengefasst. Sie erfasst die abiotischen und biotischen Paläoumweltbedingungen, unter denen ein Individuum lebte. Danach müssen sowohl die Beziehungsgefüge unterschiedlicher Individuen und Arten zueinander (fressen und gefressen werden; Synökologie) geklärt werden, als auch die von außen auf die Formen einwirkenden physikalischen Kräfte (Autökologie). Das Verständnis der paläoökologischen Anforderungen (z. B. Temperatur, Salzgehalt, Nahrung), die das Überleben einer Art ermöglichen, erlaubt dann das Erkennen paläobiogeographischer Verteilungsmuster. Die Kenntnis dieser Faktoren führt schließlich zu Rückschlüssen auf Paläoklima und die Paläoozeanographie; sie erlauben somit die Rekonstruktion vergangener Lebensräume und Ökosysteme (Abb. 1.1).

Befunde aus der Paläontologie und Geologie belegen klar, dass es neben allmählichen, graduellen Veränderungen in der Erdgeschichte auch mehrmals zum katastrophalen, abrupten Aussterben von Floren und Faunen gekommen ist (Massenaussterben). Diese biologischen Katastrophen, so dramatisch sie auch gewesen sein mögen, ermöglichten erst die anschließende rasche Entwicklung neuer Lebensformen. Die Säugetiere z. B. hätten sich vermutlich nicht ohne das große Massenaussterben an der Kreide/Paläogen-Grenze vor 66 Mio. Jahre in dieser Form entwickelt. Die für die nahe Zukunft prognostizierten klimatischen und biologischen Veränderungen könnten also in diesem Kontext gelesen gesehen werden. Das Leben geht weiter, wenn auch vermutlich deutlich verändert. Auch hier gilt, dass erst das Aussterben bereits existierender Arten die Entfaltung neuer Organismengruppen ermöglicht.

Unter dem Begriff „Allgemeine Paläontologie“ werden traditionell die Fossilisationslehre (Einbettung, Überprägung) sowie die Grundlagen der anderen Teilbereiche (Klassifizierung, Stammesgeschichtsforschung, Evolutionslehre, Paläobiologie, Paläoökologie, Paläobiogeographie, Paläoozeanographie, Paläoklimatologie, Biostratigraphie) zusammengefasst. Daneben haben diese Teildisziplinen aber auch ihre eigenen, weiterführenden Arbeits- und Forschungsschwerpunkte. Wie oben beschrieben, ist eine grundsätzliche Übersicht jedoch für das Verständnis des Systems der biologisch bewohnten

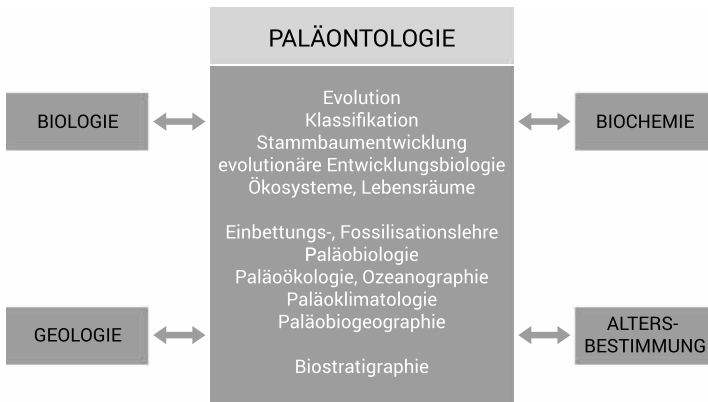


Abb. 1.1. Arbeitsgebiete der Paläontologie und Bezüge zu Nachbardisziplinen.

Erde notwendig. Die „Allgemeine Paläontologie“ zeigt enge Verknüpfungen mit allen Nachbardisziplinen (Geologie, Biologie, Altersdatierung, Biochemie). Sedimentologie z. B. ist ohne das Verständnis paläontologischer Aspekte nicht möglich.

Als „Spezielle Paläontologie“ wird herkömmlicherweise die Klassifikation und Systematik des Organismenreiches bezeichnet. Hier fließt zunächst das Erkennen und die Ansprache der unterschiedlichen Baupläne der Bakterien-, Archaeen-, Pflanzen- und Tiergruppen ein. Dabei werden sehr unterschiedliche Methoden eingesetzt. Aufbauend auf einem idealerweise einheitlichen und nachvollziehbaren Kriterienkatalog sollen die Organismen geordnet und in ein stammesgeschichtlich begründbares Verwandtschaftsverhältnis gebracht werden. Weiterhin gehören aber auch paläobiologische und evolutionsbiologische Aspekte in dieses Teilfeld der Paläontologie. Wie hat eine bestimmte Pflanzen- oder Tiergruppe gelebt und sich in der geologischen Zeit entwickelt? Damit ergeben sich naturgemäß Überlappungen mit den in der „Allgemeinen Paläontologie“ genannten Disziplinen. Die „Spezielle Paläontologie“ hat somit enge Bezüge zur Biologie und Biochemie.

Die „Angewandte Paläontologie“ umfasst die Biostratigraphie, Paläoökologie und Paläoozeanographie. Biostratigraphische Methoden erlauben die zeitlich hoch auflösende Gliederung der Erdgeschichte mittels kurzlebiger Fossilien. Aufbauend auf der biologischen Evolution bildet sie das Rückgrat aller zeitlichen Gliederungen der Erdgeschichte. So werden z. B. auf Bohrplattformen Mikropaläontologen eingesetzt, um rasch das geologische Alter der erbohrten Schichten zu ermitteln.

Der nicht einheitlich definierte Begriff „Geobiologie“ umfasst hier die Wechselwirkung von Bakterien und Gesteinen, die Erfassung von geomikrobiellen Prozessen, die Entstehung des Lebens und andere Aspekte. Geobiologie überlappt stark mit der organischen Chemie, der Mikro- und Molekularbiologie sowie der Bio- und Geochemie.

**Literatur:** Hilgendorf (1867); Hölder (1989); Müller (1992); Rust (2007).

## 2. Gliederung des Organismenreiches

Genetischen Untersuchungen zufolge können alle Lebewesen einer der drei folgenden Gruppen (Domänen) zugeordnet werden: Bacteria, Archaea, Eukaryota (Abb. 2.1). Diese drei Domänen stellen derzeit die höchsten hierarchischen Klassifizierungseinheiten in der Biologie dar. Dabei beruht die Eigenständigkeit der Archaea gegenüber den anderen beiden Domänen auf der molekularen Zusammensetzung ihrer ribosomalen Ribonukleinsäure (rRNS; Englisch rRNA). Auch die Zellstruktur, der Aufbau der Zellmembranen und spezifische Stoffwechselprozesse erfordern eine Alleinstellung der Archaeen. In älteren Gliederungen wurden die heutigen Domänen der Archaea und Bacteria als Eubacteria zusammengefasst.

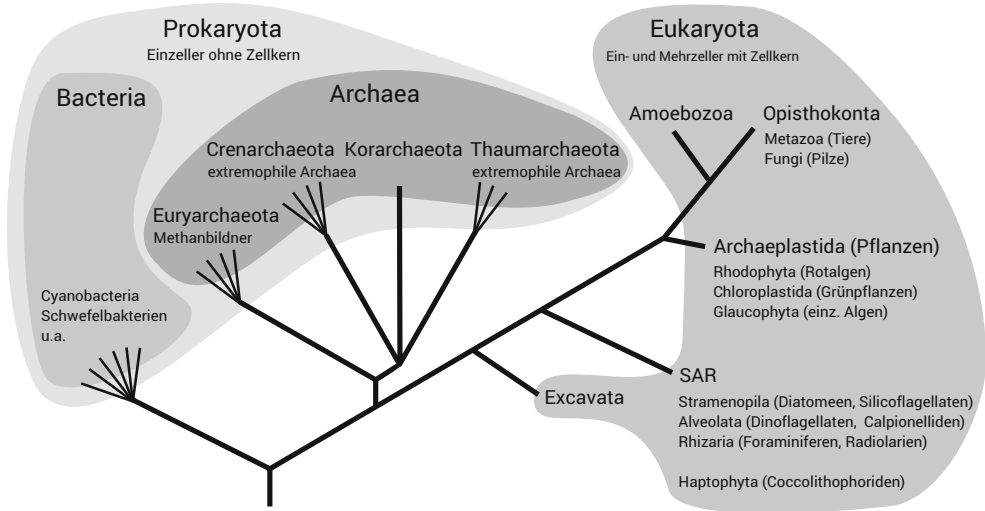
Der Nachweis fossiler Bakterien und Archaeen erfolgt, abgesehen von einigen karbonatabscheidenden Cyanobakterien, durch biochemische Methoden. Die Biomembranen der Bakterien und der Archaeen bestehen hauptsächlich aus wasserunlöslichen, stabilen Kohlenwasserstoffverbindungen, den Lipiden. Teile dieser Membranlipide werden aufgrund der starken Bindung der C-Atome untereinander (C-C gesättigte Bindungen) nur langsam abgebaut und haben somit ein großes fossiles Erhaltungspotential. Da die Biomembranen beider Gruppen unterschiedliche molekulare Strukturen und Kopfgruppen aufweisen, können sie auch im fossilen Bereich unterschieden werden. Der Nachweis dieser organischen Verbindungen (Biomarker) erfolgt geochemisch mit gaschromatographischen und massenspektrometrischen Methoden.

Die drei Domänen-Klassifizierung, die einer ständigen Anpassung unterliegt, wird zusammenfassend im internationalen Projekt „Tree of Life“ dargestellt. Die hier verwendete Gliederung bezieht sich auf den „Tree of Life“ und davon abgeleiteten Darstellungen. Der Schwerpunkt liegt im vorliegenden Fall jedoch bei den fossilen Formen. Gruppen, die bisher nur aus der Biologie bekannt sind oder nur selten im Fossilbericht auftreten, werden nur randlich oder gar nicht aufgeführt. Aus Gründen der Übersichtlichkeit und besseren Lesbarkeit wird im Folgenden für taxonomische Einheiten direkt unterhalb der Domäne der Begriff „Übergruppe“ verwendet. Die Übergruppe der Opisthokonta z. B. umfasst die Pilze und die mehrzelligen Tiere (Abb. 2.1).

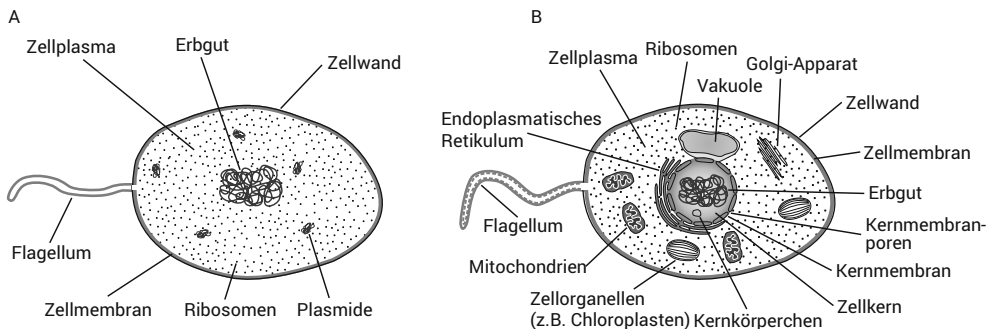
### 2.1. Domäne Bacteria (gr. „Stäbchen“)

Bei allen Einzellern ohne Zellkern (Prokaryota) liegt die Desoxyribonukleinsäure (DNS; Englisch DNA) frei im Zellplasma, konzentriert in einem Kernäquivalent (Abb. 2.2 A). Die Prokaryota umfassen somit die Bakterien und die Archaeen. Der Zellmembran liegt meist eine z. T. mehrschichtige Zellwand auf. Die Bakterien unterscheiden sich von den Archaeen durch die Zusammensetzung ihrer rRNA und durch den abweichenden Aufbau der Lipide ihrer Zellmembranen. Die Größe der Bakterien schwankt zwischen 0,5–5  $\mu\text{m}$ , sie beträgt max. 700  $\mu\text{m}$ .

Schwefelbakterien können unter sauerstofffreien Bedingungen bei geringer Sonnenbestrahlung Photosynthese treiben. Ihr Stoffwechsel kann, stark vereinfacht, als Oxidation reduzierter Schwefelverbindungen (z. B. Schwefelwasserstoff) beschrieben



**Abb. 2.1.** Stammbaum des Lebens. Verwandtschaftliche Verhältnisse der biologischen Großgruppen (Bacteria, Archaea, Eukaryota) nach genetischen Befunden. Nach Adl et al. (2012).



**Abb. 2.2.** Prokaryote und eukaryote Zellen mit ihren typischen Merkmalen. A: Prokaryote Zelle ohne Kern und Organellen. Größe 0,5–15 µm. B: Eukaryote Zelle mit einem oder mehreren Kernen und Organellen. Größe 1–100 µm.

werden. Dabei entstehen Kohlenhydrate (Zucker), elementarer Schwefel und Wasser, jedoch kein Sauerstoff:  $12\text{H}_2\text{S} + 6\text{CO}_2 + \text{Licht} = \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 12\text{S} + 6\text{H}_2\text{O}$ . Zum Vergleich die Summenformel für Haushaltszucker:  $\text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{11}$ . Wegen des Fehlens von freiem Sauerstoff wird dieser Stoffwechselfad als anaerobe Photosynthese bezeichnet. Diese wird von grünen Schwefelbakterien und Purpurbakterien betrieben und ist erdgeschichtlich sehr früh entstanden. In den sauerstofffreien Ozeanen des Archaikums haben grüne Schwefelbakterien vermutlich eine erhebliche Rolle gespielt,



sie dürften mit anderen Bakterien des anaeroben Photosynthesesystems zu den ältesten Lebensformen zählen. Allerdings liegen bisher weder eindeutige Biomarker noch andere Belege vor. Erst im frühen Paläozoikum deutet die Zusammensetzung der Schwefelisotope auf eine Zunahme des Sulfatgehaltes in den Ozeanen hin. Von der Sonnenenergie unabhängige Schwefelbakterien (Abb. 2.1), die heute in der Tiefsee  $H_2S$  und andere Schwefelverbindungen an den Schwarzen Rauchern (Black Smoker) zur Energiegewinnung oxidieren, zählen vermutlich zu den ältesten Lebensformen auf unserer Erde.

Fossil ist eine zweite Gruppe von Bakterien, die Cyanobakterien, von großer Bedeutung. Einige Cyanobakterien bauen ebenfalls durch anaerobe Photosynthese organische Moleküle auf. In diesem Fall werden bei Zuführung von Sonnenlicht Zucker aus  $CO_2$ , Wasser und Sulfiden oder Eisenoxiden synthetisiert; hierbei wird ebenfalls kein Sauerstoff erzeugt. Dieser Prozess leitet zur aeroben Photosynthese über, die bei einigen Cyanobakterien, Phytoplankton und Landpflanzen entwickelt ist. Hierbei wird Sonnenlicht genutzt, um Kohlenhydrate aus Wasser und  $CO_2$  zu synthetisieren:  $6H_2O + 6CO_2 + \text{Licht} = C_6H_{12}O_6 + 6O_2$ . Als Abfallprodukt entsteht Sauerstoff, daher aerobe Photosynthese. Der Stoffwechselprozess der aeroben Photosynthese bildet die Grundlage unseres heutigen Systems. Frühe Cyanobakterien sind als Stromatolithe (gr. „Schicht“, „Stein“) gut überliefert. Es handelt sich nicht um Überreste echter Bakterien, sondern um biogene Sedimente, die durch die Bindung von Sedimentpartikeln und die Ausfällung von  $CaCO_3$  auf Mikrobenmatten entstanden sind. Daneben sind auch calcifizierte Cyanobakterien bekannt, filamentöse Formen mit erhaltenen Zellwänden. Weiterhin zeichneten Cyanobakterien in Fossilagerstätten (Holzmaden, Messel), die unter Sauerstoffarmut gebildet wurden (vgl. Kap. 6.2, 6.5), die Körperumrisse von Wirbeltieren in Form von Hautschatten nach. Eine weitere Möglichkeit des Nachweises fossiler Bakterien sind die genannten Biomarker.

Biomarker, die sich in ihrer Zusammensetzung auf Cyanobakterien zurückführen lassen, werden schon aus 2,7 Mrd. Jahre alten Gesteinen beschrieben. Die ältesten bekannten Fossilien der Erdgeschichte (3,5 Mrd. Jahre; Warrawoona-Serie, Australien) sind jedoch Stromatolithe. Heute finden sich Stromatolithe vor allem in Extrembiotopen (z. B. im Gezeitenbereich der Shark Bay, West-Australien). Cyanobakterien werden auch mit der Bildung der Bänderisenerze (**B**anded **I**ron **F**ormations = BIF) in Zusammenhang gebracht, die sich in großen Mächtigkeiten vor 2,5–2,0 Mrd. Jahren gebildet haben. Während dieser als Sauerstoffrevolution bezeichneten Phase der Erdgeschichte (vgl. Kap. 3.3) produzierten die Cyanobakterien über die aerobe Photosynthese Sauerstoff, der im Meerwasser gelöst wurde. Dort oxidierte er leicht lösliche zweiwertige Eisen-Ionen zu schwer löslichen Eisenoxiden, die dann als Hämatit ( $Fe_2O_3$ ) und Magnetit ( $Fe_3O_4$ ) abgelagert wurden. Die Bänderung der BIFs wird durch hochfrequente Wechsel von Fe-reichen und Fe-armen Lagen verursacht, die ihrerseits auf pulsartige Exhalationen unterschiedlich eisenreicher Lösungen zurückzuführen sind. Wenn das verfügbare Eisen gebunden war, verursachte der weiterhin produzierte Sauerstoff das Absterben der Cyanobakterien und  $SiO_2$ -reiche Sedimente bildeten sich. Submariner Vulkanismus führte anschließend erneut gelöstes Eisen dem Meerwasser zu, die Cyanobakterien erholten sich und begannen von neuem Sauerstoff frei zu setzen.

## 2.2. Domäne Archaea (gr. „uralt“, „ursprünglich“)

Diese Organismen wurden früher auch als Archaeobakterien oder Urbakterien bezeichnet. Es handelt sich ähnlich wie bei der Domäne Bacteria um prokaryote Einzeller ohne Zellkern (Abb. 2.2 A). Zellorganellen fehlen, die DNA ist in einem Kernäquivalent angereichert. Neben einfachen können auch komplexe Zellwände der Zellmembran auflagern. Die Größe der Archaeen liegt bei 0,1–15 µm. Von den Bakterien unterscheiden sich die Archaeen durch die Zusammensetzung ihrer rRNA und im molekularstrukturellen Aufbau ihrer Membranlipide. Nach molekularbiologischen Merkmalen stehen die Archaeen den Eukaryoten näher als den Bakterien.

Die Stoffwechselarten der Archaeen sind vielfältig. Es gibt chemo-, litho-, photoautotrophe sowie heterotrophe Formen. Dabei steht Autotrophie für Selbsternährung, also die Fähigkeit organische Verbindungen ausschließlich aus anorganischen Komponenten aufzubauen. Bei der Chemoautotrophie wird der Energiebedarf aus der Oxydation anorganischer Verbindungen bezogen, bei der Lithoautotrophie aus reduzierten Verbindungen von Mineralien und bei der Photoautotrophie aus dem Sonnenlicht. Die dabei erzeugten Kohlenhydrate machen den Großteil der Biomasse aus. Sie bilden die Energiequelle und -reserve für die produzierenden Organismen, sowie die Nahrungsgrundlage für die heterotrophen Formen. Heterotrophie beschreibt die Ernährung aus bereits vorhandenen organischen Verbindungen, setzt also voraus, dass die Autotrophie bereits entwickelt ist.

Archaeen leben oft mit Bakterien zusammen (Symbiose) und bilden dann ein biologisches Konsortium. Ein Beispiel sind methanproduzierende (methanogene) Archaeen, die in einem Konsortium aus Fermentierern und Wiederveratmern koexistieren und eine wesentliche Rolle beim mikrobiellen Abbau organischer Substanz innerhalb des Kohlenstoffkreislaufs spielen. Zu den Archaeen gehören auch Bewohner extremer Biotope (sog. Extremophile: Temperaturen >80°C, hohe Salinität, sehr saure Milieus). Auch bei den Archaeen sind anaerob und aerob ablaufende Stoffwechselprozesse zu beobachten.

Die anaerobe Chemoautotrophie nutzt anorganische Verbindungen für Reaktionen. Sog. methanogene Archaea bilden Methan (CH<sub>4</sub>) und setzen dabei Energie frei:  $4\text{H}_2 + \text{CO}_2 = \text{CH}_4 + 2\text{H}_2\text{O} + \text{Energie}$ . Dieser Prozess wird als Methanogenese bezeichnet. Sowohl gelöster Wasserstoff, als auch gelöstes Kohlendioxid waren in den Urozeanen vorhanden. In der heutigen Welt mit 21 % Sauerstoff in der Atmosphäre wird Methan zügig zu CO oder CO<sub>2</sub> oxidiert. In der anaeroben Welt des Archaikums hingegen hat das von Archaeen produzierte Treibhausgas Methan in der Atmosphäre zu einem Vielfachen der heutigen Konzentration (globaler Durchschnitt heute 1,8 ppm) und zu Treibhausbedingungen geführt. Auch die Schwefelreduktion bestimmter Archaeen fällt unter die anaerobe Chemoautotrophie:  $\text{S} + \text{H}_2 = \text{H}_2\text{S} + \text{Energie}$ . In diesem Fall wird durch die Oxidation von Wasserstoff zu Schwefelwasserstoff Energie frei. Es handelt sich, wie auch bei den Bakterien, um eine sehr ursprüngliche Strategie, die am Beginn der Entwicklung gestanden hat.

Aerobe Archaeen benötigen freien Sauerstoff, um z.B. Methan zu oxidieren. Diese als methanotrophe Archaeen bezeichneten Formen synthetisieren CO<sub>2</sub> durch Oxidation von Methan:  $\text{CH}_4 + 2\text{O}_2 = \text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O} + \text{Energie}$ . Auch die Oxidation von Schwefelverbindungen ist hier einzureihen:  $2\text{H}_2\text{S} + \text{O}_2 = 2\text{H}_2\text{O} + \text{S}_2 + \text{Energie}$ . Da

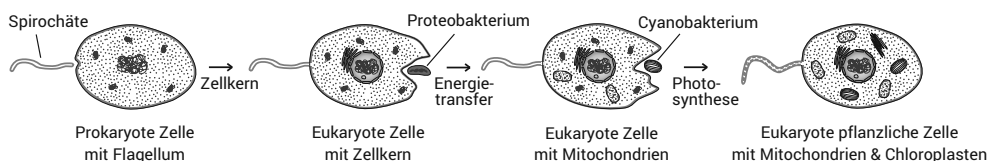
Sauerstoff benötigt wird, dürfte dieser Stoffwechselprozess erdgeschichtlich erst später in Erscheinung getreten sein.

Der erdgeschichtliche Nachweis von Archaeen erfolgt mit Biomarkern. Archaeen treten heute oft gemeinsam mit Bakterien in der Tiefsee an Kalten Quellen (Cold Seeps) auf bzw. unterhalb der Chemokline. Die Cold Seeps gelten neben den Black Smokern als ein mögliches Modell der Entstehung frühesten Lebens. Weiterhin können Oberflächenwassertemperaturen mit Hilfe der molekularen Zellmembranstrukturen bestimmter Archaeen ermittelt werden. Dieses  $\text{TEX}_{86}$  Paläothermometer wird derzeit im Zeitraum Kreide–Känozoikum zur Rekonstruktion fossiler Wassertemperaturen im Ozean eingesetzt.

### 2.3. Domäne Eukaryota (gr. „echt“, „Kern“)

Ein- und Mehrzeller mit echtem Zellkern. Die DNA ist im Kern angereichert, echte Organellen sind vorhanden (Abb. 2.2 B). Diese erfüllen unterschiedliche Funktionen. Eine Zellmembran ist entwickelt. Die Bildung der eukaryoten Zelle, die wohl wichtigste Weichenstellung der Natur auf dem Wege zum Menschen, wird durch die Aufnahme von chemo- und photoautotrophen Bakterien durch andere prokaryote Zellen erklärt. Molekularbiologisch lassen sich die Chloroplasten der Eukaryoten von Cyanobakterien und die Mitochondrien von Purpurbakterien ableiten. Bei diesen beiden Plastentypen handelt es sich um Zellorganellen, die nur aus sich selbst durch Teilung hervorgehen. Bei dieser Symbiose entwickelten sich die aufgenommenen Bakterien weiter zu Zellorganellen innerhalb des Wirtes (Endosymbiontentheorie; vgl. Kap. 3.4); eine Zelle mit differenzierten Organellen entstand dadurch (Abb. 2.3).

Die Eukaryoten umfassen die Pilze, die Photosynthese treibenden (Algen, Pflanzen) und die heterotrophen Organismen (Tiere). Im Gegensatz zu den Bakterien und den Archaeen, die fossil nur als bakterielle Sedimentfilme, als Lebensäußerungen in Form von Stromatolithen oder als Chemofossilien erhalten sind, ist die Entwicklung und Bandbreite der Eukaryoten durch eine Vielzahl von Körperfossilien deutlich besser dokumentiert. Zu den Eukaryoten gehören auch alle Einzeller mit Zellkern. Diese bilden eine heterogene Gruppe und werden unter dem Begriff Protista zusammengefasst. Protisten, die sich photoautotroph ernähren, werden als „Protophyta“, solche, die sich heterotroph ernähren, als „Protozoa“ bezeichnet. Da einige Protisten zwischen beiden Ernährungsformen wechseln können, handelt es sich um eine ökologische Unterteilung. Die Protisten (z. B. Diatomeen, Silicoflagellaten, Acritarchen, Dinoflagellaten, Foraminiferen, Radiolarien,



**Abb. 2.3.** Endosymbiontentheorie. Entwicklung der eukaryoten Zelle aus einer prokaryoten Archaeenzelle durch schrittweise Aufnahme verschiedener Bakterien (Spirochäten, Proteobakterien, Cyanobakterien) als Endosymbionten.

Coccolithophoriden) stellen wichtige Formen im Fossilbericht; sie sind Studienobjekte der Mikropaläontologie (Abb. 2.1, 2.4).

### Übergruppe Excavata (lat. „aus“, „gehöhlt“)

Protisten mit Geißeln. Typisch sind Öffnungen in der Zellmembran, die zur Nahrungsaufnahme dienen. Die Ausbildung dieses „Zellmundes“ mit einer Mundgrube (excavat) ist namensgebend für die Übergruppe. Hierher werden die Euglenozoa mit *Euglena* gerechnet. Fossil sind Einzelfunde aus Bernsteineinschlüssen der Kreidezeit beschrieben (Abb. 2.1).

### Übergruppe SAR (Stramenopila, Alveolata und Rhizaria)

Protisten, die durch die Aufnahme eines anderen Protisten entstanden sind (sekundäre Endosymbiose). Reduktion des ursprünglichen Wirtes. Neuere Vorschläge nehmen an, dass nicht alle fünf Protistengruppen (Stramenopila, Alveolata, Rhizaria, Haptophyta, Cryptophyta), die früher gemeinsam in der übergeordneten Einheit der Chromalveolata vereinigt wurden, einen gemeinsamen Vorfahren haben (Polyphylie). Derzeit werden daher nur die Stramenopila, Alveolata und Rhizaria in der Übergruppe SAR zusammengefasst. Die Zuordnung der Haptophyta und Cryptophyta ist unklar (Abb. 2.1).

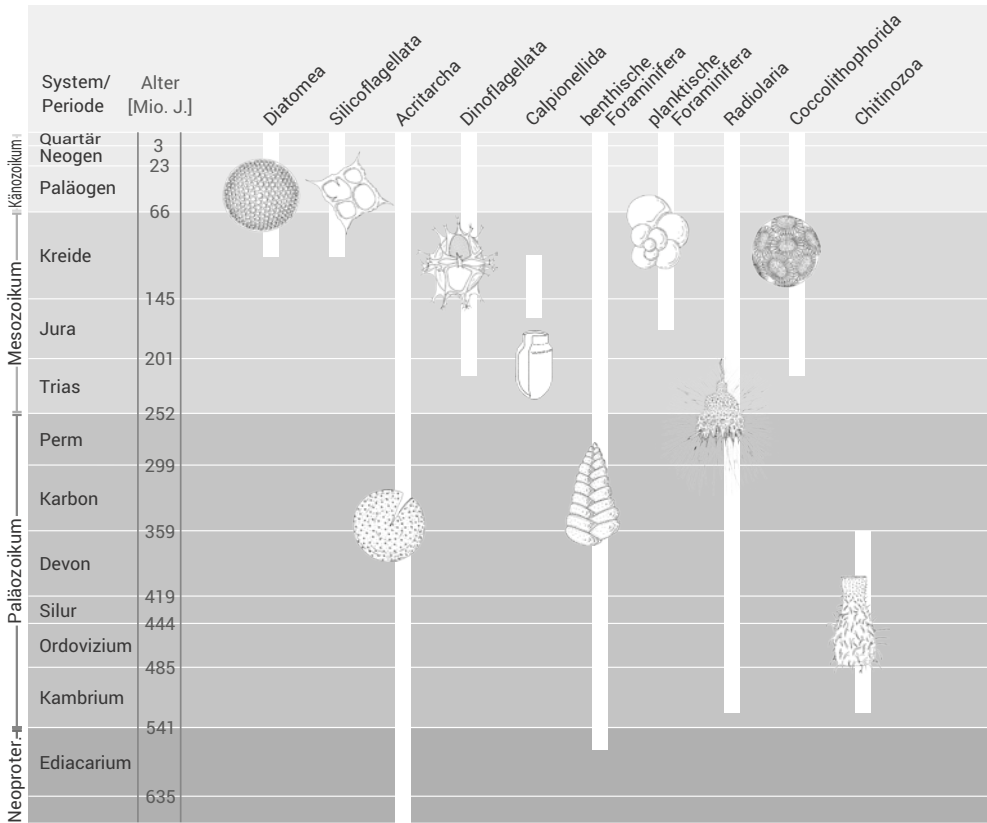
### Stramenopila (gr. „Stroh“, „Haar“)

Mehrheitlich photoautotrophe Protisten, deren bewegliche Zellen oft zwei unterschiedliche Geißeln tragen. Hierher gehören auch die mehrzelligen Braunalgen, die bei jeder Generation zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung wechseln (Generationswechsel). Zu den Stramenopilen zählen die heute wichtigsten photosynthetisch aktiven Formen in den Ozeanen. Paläontologisch von Bedeutung sind die Diatomea und Silicoflagellata.

### Diatomea (gr. „halbiert“, Kieselalgen)

Einzeller oder seltener koloniale Formen mit einer Zellwand aus  $\text{SiO}_2$ , die einer Zellulosemembran aufliegt. Größe: 10–2.000  $\mu\text{m}$ . Ihre Gehäuse, die  $\text{SiO}_2$  reiche Sedimente in den heutigen Ozeanen bilden, bestehen aus ineinandergreifenden Schalen oder Schachteln (Deckel, Boden). Ökologisch sind sie an hochenergetische Milieus, insbesondere Auftriebsgebiete mit guter Nährstoffversorgung, angepasst. Planktische (passiv im Wasser treibend) und benthische Lebensweise (bodenbezogen), im Meer- und Süßwasser und in Böden auf dem Festland.

Morphologisch werden zwei Gruppen unterschieden. Die Centrales (Unterkreide-rezent) mit rundem Gehäuse und die Pennales (Paläozän-rezent) mit länglichem

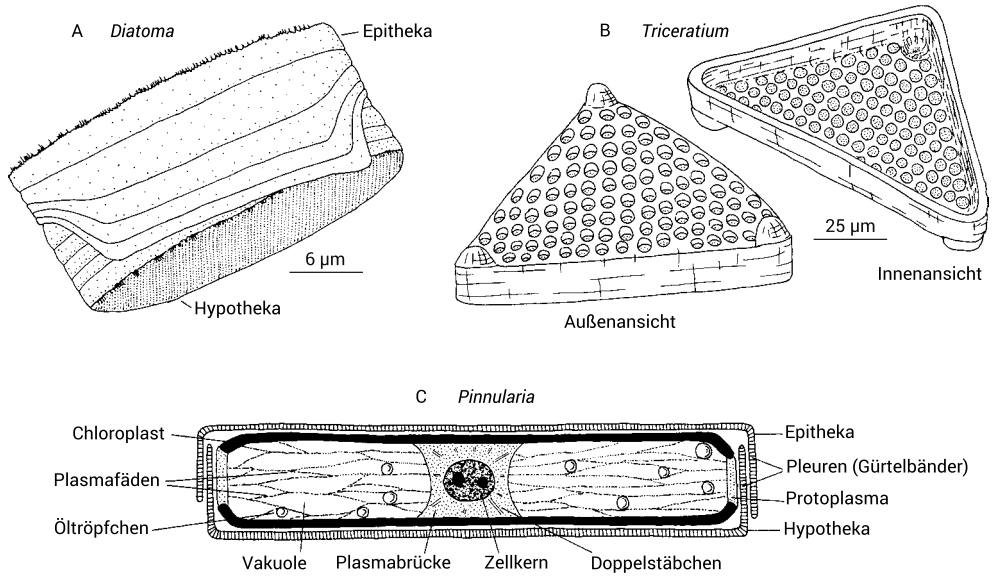


**Abb. 2.4.** Zeitliches Vorkommen wichtiger Protistengruppen, sowie der Chitinozoen. Bei den Chitinozoen handelt es sich vermutlich um Eigelege vielzelliger wurmförmiger Organismen.

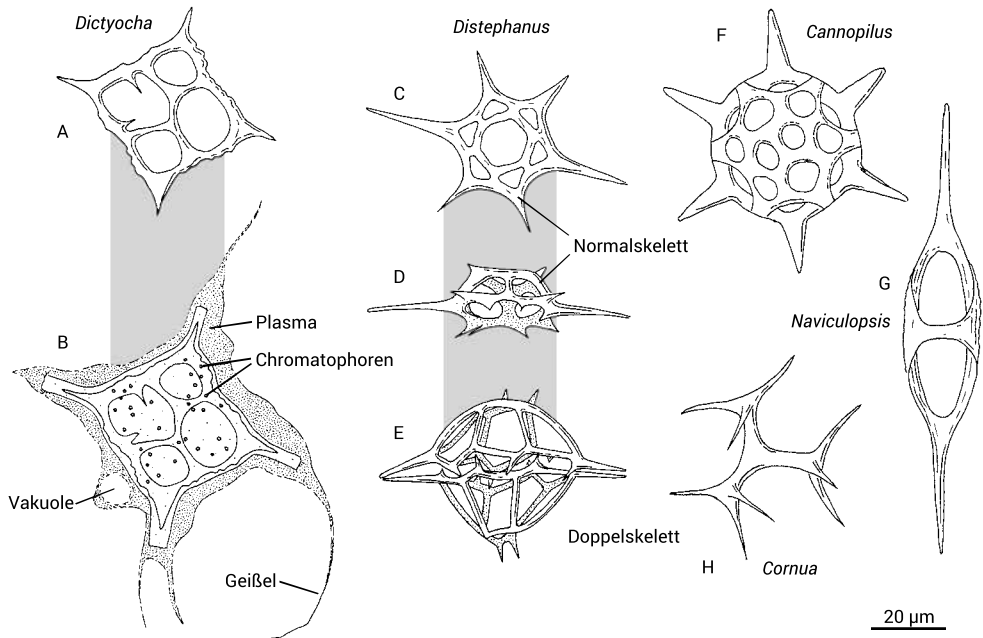
Gehäuse. Fossil und rezent eine der wichtigsten Gruppen mariner Primärproduzenten, also Organismen, die am Beginn der Nahrungskette stehen und ihre Energie über die Photosynthese beziehen. Auch in Süßwasserseen z. T. sehr häufig, gesteinsbildend in glazialen Seen des Pleistozäns (Kieselgur oder Diatomit). Diatomeenschlämme heute auch in den Ozeanen der hohen Breiten weit verbreitet. Seit der Unterkreide, Erstauftreten vermutlich wesentlich früher (Abb. 2.4, 2.5).

**Silicoflagellata (lat. „hartes Gestein“, „Geißel“, Kieselgeißler)**

Einzellige marine Algen, die während einer Phase ihres Lebenszyklus Skelette aus SiO<sub>2</sub> (Skelettopal) bauen. Vielfältige hohle spangen-, glocken- oder korb-förmige Gerüste. Größe: 20–100 µm. Deutlich seltener als Diatomeen machen die Silicoflagellaten einen Anteil von 1–2% der kieseligen Sedimente aus. Seit der Unterkreide (Abb. 2.4, 2.6).



**Abb. 2.5.** Bau und Skelett der Diatomeen (Kieselalgen) mit Deckel (Epitheka) und Boden (Hypotheka). A: Miozän-rez.; B: Kreide-rez.; C: Oligozän-rez., schematisch. Aus Ziegler (1983a), Abb. 29.



**Abb. 2.6.** Bau und Skelett der Silicoflagellaten (Kieselgeißler). A: Kreide-rez.; B: lebende Zelle; C–E: Verdoppelung des Skelettes bei der Zellteilung; F: Oligozän-Miozän; G: Paläozän-Miozän; H: Kreide. Aus Ziegler (1983a), Abb. 26.

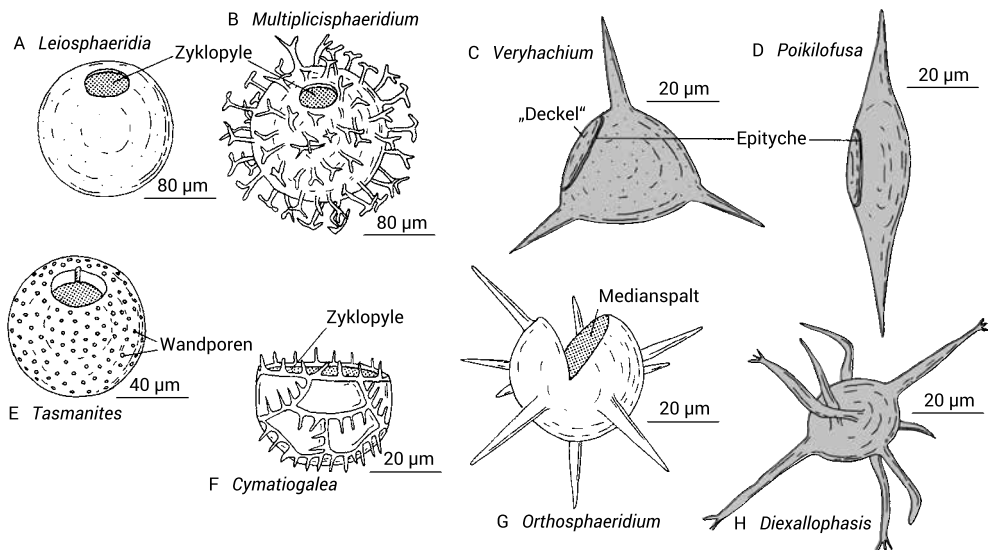
## Alveolata (lat. „Mulde“)

Morphologisch sehr unterschiedliche Gruppen (u. a. Dinoflagellata, Wimpertierchen). Sie werden aufgrund molekularbiologischer Befunde zusammengefasst. Benennung nach Zellorganellen (Alveolen). Fossil wichtig sind die Acritarcha, Dinoflagellata und Calpionellida.

### Acritarcha (gr. „unsicher“, „Herkunft“)

Einzellige Formen, die eine Zellmembran aus Sporopollenin oder anderen hochmolekularen organischen Verbindungen besitzen. Polyphyletische Gruppe, die in die Nähe der Dinoflagellaten zu stellen ist, z. T. aber auch als Sporen von Pilzen gedeutet wird. Von echten Dinoflagellaten-Zysten unterscheiden sich die Acritarchen durch das Fehlen einer Oberflächengliederung (Paratabulation) der Zellmembran. Größe: 10–300 µm.

Die Acritarchen sind die ältesten bekannten eukaryoten Fossilien, früheste Formen werden mit der Gattung *Tappania* auf 1,6 Mrd. Jahre oder älter datiert. Im Präkambrium und älteren Paläozoikum (Kambrium–Devon) besitzen die Acritarchen große biostratigraphische Bedeutung, sind aber auch noch aus känozoischen Sedimenten bekannt (Abb. 2.4, 2.7).



**Abb. 2.7.** Acritarchen (A–D, F–H) und Prasinophyten (E). A: Kambrium–Pleistozän; B: Ordovizium–Karbon; C: Kambrium–Oligozän; D: Ordovizium–Silur; E: Kambrium–rezent; F: Kambrium–Ordovizium; G: Ordovizium; H: Silur. E: Die Prasinophyten gehören mit *Tasmanites* zu den Chlorophyta (Grünalgen). Grau hinterlegt: Ähnlichkeiten mit Dinoflagellaten. Aus Ziegler (1983a), Abb. 15.

### Dinoflagellata (Panzergeißler; gr. „wirbeln“, „Geißel“)

Einzellige Eukaryoten mit häutigen Membranen aus verschiedenen Biopolymeren (Sporopollenin, Zellulose) und zwei Geißeln. Generationswechsel von Ruhestadien (Zysten, Sporopollenin) und vagilen Stadien (Theken, Zellulose). Vielfältige Ernährung, sowohl photoautotroph als auch heterotroph, z. T. auch symbiotisch (z. B. mit Korallen als Zooxanthellen). Meist marin, seltener im Süßwasser, überwiegend planktische Lebensweise. Größe: 2 µm–2 mm. Eine kleine Gruppe von Dinoflagellaten, die Calci- und Thoracosphären, entwickeln kalkige Zysten.

Fossil sind nur die Zysten überlieferungsfähig, ab Trias. Diese zeigen auf ihrer Oberfläche eine Gliederung, die wichtig für ihre Klassifikation ist. Ökologisch stellen die Dinoflagellaten mit den Diatomeen und Coccolithen die wichtigsten marinen Primärproduzenten seit dem Jura. Einsatz in der Biostratigraphie und in der Paläoozeanographie (Abb. 2.4, 2.8).

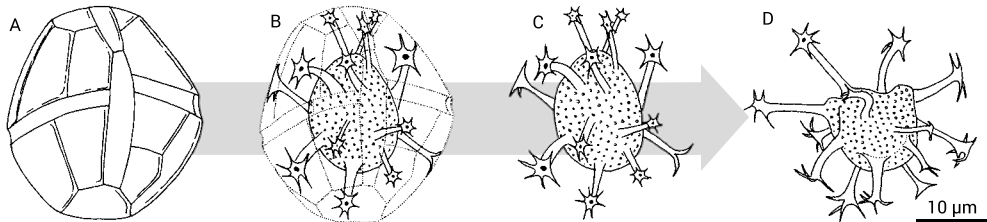
### Calpionellida (gr. „Wasserkrug“)

Eine ausschließlich fossil bekannte Gruppe vermutlich einzelliger ciliater Eukaryoten. Glockenförmige Skelette aus  $\text{CaCO}_3$  mit planktischer Lebensweise und mutmaßlich heterotropher Ernährung. Größe: 20–200 µm. Systematische Zuordnung zu den Alveolata unsicher, mögliche Verwandtschaft mit den fossil und rezent vorkommenden Tintinniden.

Gesteinsbildend als Calpionellenkalke der Tethys im Jura/Kreide-Grenzbereich. Hier stellen sie wichtige Leitfossilien (Abb. 2.4, 2.9).

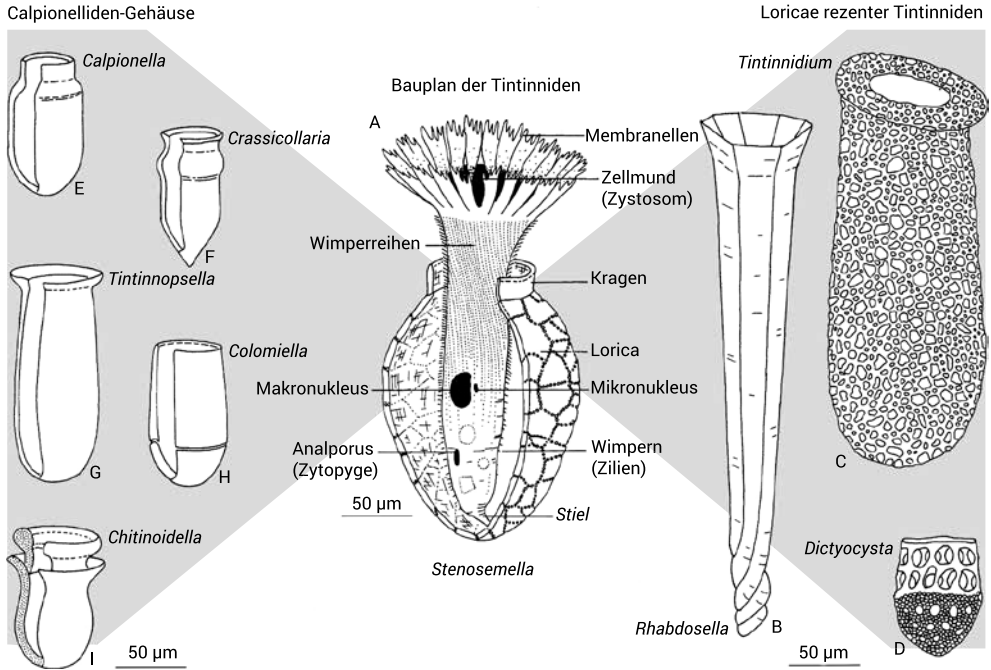
### Rhizaria (gr. „Wurzel“)

Einzellige Eukaryoten mit Plasmaausstülpungen, die als Scheinfüßchen bezeichnet werden. Diese sind für die Fortbewegung und die Nahrungsaufnahme wichtig. Fossil wichtig sind die Foraminifera und Radiolaria, untergeordnet auch die Ebriacea.



**Abb. 2.8.** Entstehung der fossil überlieferungsfähigen Zysten der Dinoflagellaten (Panzergeißler). A: Theka (*Gonyaulax*, rez.); B: Bildung der Zyste in der Theka; C: isolierte Zyste; D: leere und deformierte Zyste (*Oligosphaeridium*, Unterkreide). Aus Ziegler (1983a), Abb. 12.



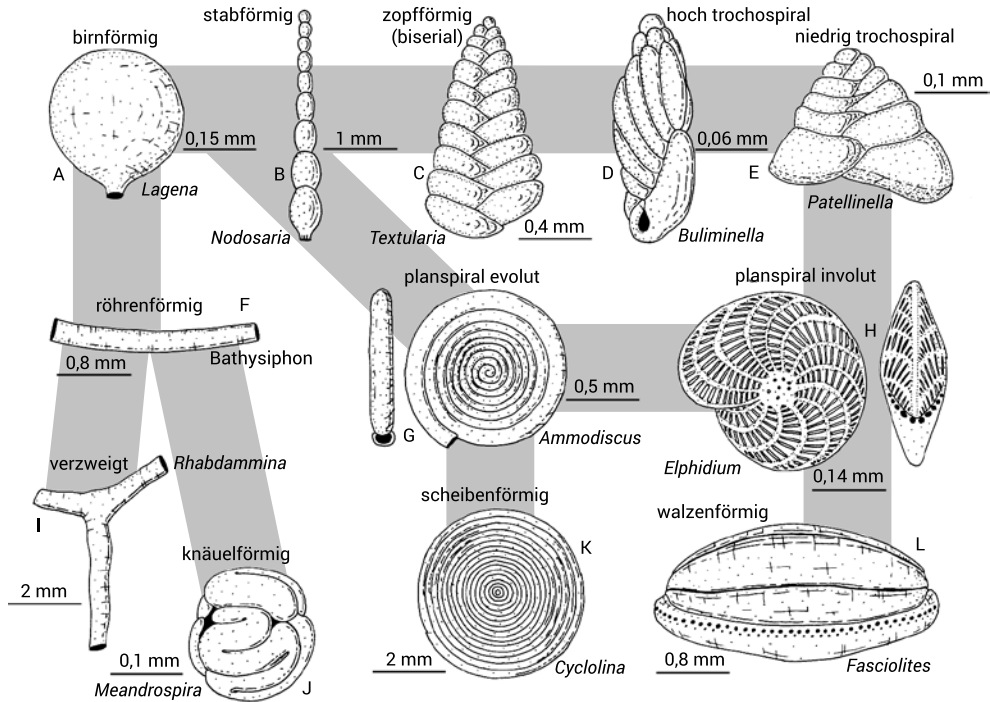


**Abb. 2.9.** Vertreter von Tintinniden und Calpionellen. A: Bauplan; B–D: Gattungen rezenter Tintinniden; E–I: Gattungen fossiler Calpionellen. Aus Ziegler (1983a), Abb. 75.

### Foraminifera (Lochschalenträger)

Überwiegend marine schalentragende heterotrophe Einzeller, wenige schalenlose Arten auch im Süßwasser. Größe: 100–500 µm, bis 15 cm. Das Plasma ist von einem Außenskelett umgeben, das ein- oder mehrkammerig sein kann. Die Kammern sind durch Scheidewände (Septen) getrennt. Generationswechsel mit zwei unterschiedlichen Phasen (haploid/diploid).

Benthische und planktische Lebensweise. Benthische Formen seit dem Kambrium bekannt, vermutlich aber älter. Beweglich oder fest sitzend, auf oder im Sediment lebend. Vielfältige Ernährung, vornehmlich als Sediment- und Detritusfresser. Durch eine Öffnung in der Schale kann das Plasma ausfließen und Nahrungspartikel auflesen. Überwiegend flacheres Wasser bis 200 m, Sandschalen besiedeln aber auch die Tiefsee und sauerstoffarme Bodenregionen. Einige Formen leben in Symbiose mit Algen. Benthische Foraminiferen haben mehrmals in der Erdgeschichte Gehäusegrößen bis zu 15 cm erreicht (Großforaminiferen) und treten dann gesteinsbildend auf (z. B. Fusulinenkalke im Perm, Nummulitenkalke im Eozän). Diese sind typisch für warme Flachwasserbereiche. Planktische Foraminiferen erscheinen erstmalig im Jura. Foraminiferen werden erfolgreich in der Biostratigraphie, marinen Ökologie und Isotopengeochemie genutzt (Abb. 2.4, 2.10).



**Abb. 2.10.** Verschiedene Gehäuseformen bei Foraminiferen (Lochschalen-träger). A: Jura-rezent; B: Perm-rezent; C: Karbon-rezent; D: Kreide-rezent; E: rezent; F: Kambrium-rezent; G: Silur-rezent; H: Eozän-rezent; I: Ordovizium-rezent; J: Perm-rezent; K: Kreide; L: Paläozän-Eozän. Aus Ziegler (1983a), Abb. 39.

Formenreiche Gruppe mit organischem (Allogromiida; Unterkambrium-rezent), agglutinierendem (Sandschaler oder Textulariida; Kambrium-rezent) oder kalkigem Skelett (Kalkschaler). Bei den Kalkschalern werden je nach Bau des Gehäuses drei Gruppen (1–3) unterschieden. Mikrogranulare Schalen (1) setzen sich aus dicht gepackten Kalzitkristallen gleicher Größe zusammen (Fusulinida; Ordovizium-Perm). Die Porzellanschaler (2) besitzen ein Skelett aus nicht orientierten Hoch-Mg-Kalzit Kristallen, ihre Schalenfärbung ist porzellanähnlich, weiß (Miliolida; Karbon-rezent). Hyalin- oder glasschalige Formen (3) schließlich bestehen aus orientierten Niedrig-Mg-Kalzit-Kristallen (Rotaliida; Trias-rezent). Ihr Gehäuse wirkt gläsern. Die Klassifikation der Foraminiferen ist umstritten. Aus paläontologischer Sicht werden bis zu 16 Gruppen nach Schalenstruktur, Kammerform, Öffnung und Skulptur unterschieden.

### Radiolaria (lat. „kleiner Strahl“, Strahlentierchen)

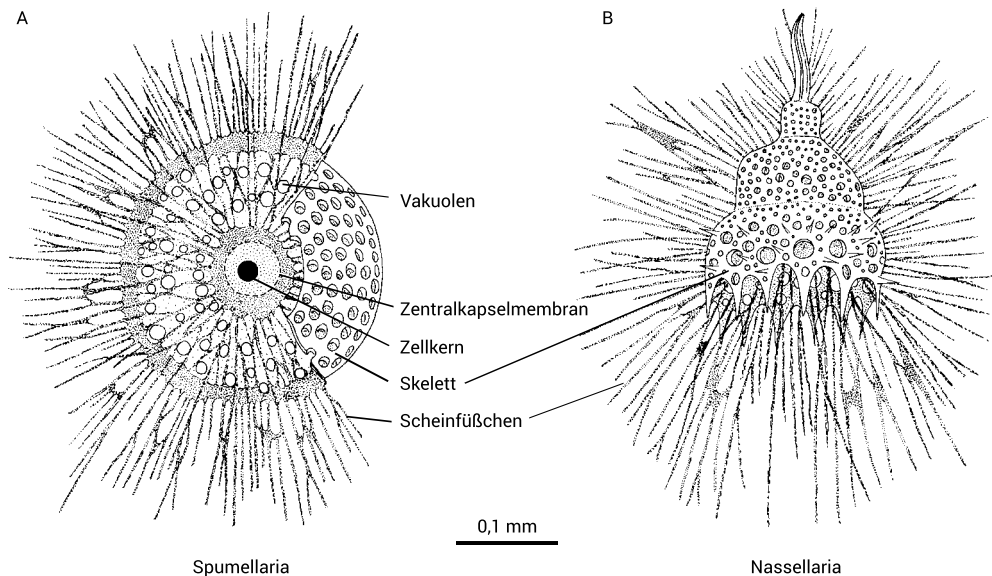
Einzeller mit einem Innenskelett aus  $\text{SiO}_2$  (Skelettopal), von dem strahlenförmig  $\text{SiO}_2$ -Nadeln ausgehen. Größe: 100–500  $\mu\text{m}$ . Gehäuse kugelig bis mützenförmig. Marin

planktische Formen mit heterotropher Ernährung. Plasmafortsätze, die von  $\text{SiO}_2$ -Nadeln gestützt werden, dienen der Nahrungsaufnahme und dem Schweben im Wasser. Häufig offen ozeanisch, besonders in Auftriebsgebieten mit hoher Primärproduktivität, oft gemeinsam mit Diatomeen. Größte Verbreitung im flachen Wasser bis 150 m, aber auch in der Tiefsee >2000 m vorkommend. Nahrung: Bakterien, Phytoplankton, Ruderfußkrebse, planktische Larven.

Die fossilen Radiolarien werden anhand ihrer Skelettmorphologie gegliedert. U. a. werden kugelige Skelette (Spumellaria; Ordovizium-rezent) von konisch-mützenförmigen (Nassellaria; ?Devon, Trias-rezent) unterschieden. Wichtig als Gesteinsbildner von kieseligen Sedimenten (Radiolarit). Radiolarienschlämme bedecken heute 2–3% der Ozeanböden. Die Radiolaria können für Biostratigraphie und paläoklimatische Interpretationen eingesetzt werden. Seit dem Kambrium, möglicherweise aber bereits im Präkambrium (Abb. 2.4, 2.11).

### Haptophyta (gr. „greifen, fassen“, „Pflanzen“)

Protisten mit photoautotropher Lebensweise. Zwei ungleich große Geißeln und eine dritte funktionell und strukturell abweichende geißelähnliche Struktur (Haptonema) sind entwickelt. Neue genetische Untersuchungen sehen die Haptophyta als Schwestergruppe der SAR-Übergruppe, sie wären danach näher mit den Archaeplastida verwandt (Abb. 2.1).



**Abb. 2.11.** Baupläne und Formen von Radiolarien (Strahlentierchen). A: Spumellaria, Ordovizium-rezent; B: Nassellaria, Devon (?), Trias-rezent. Aus Ziegler (1983a), Abb. 68.

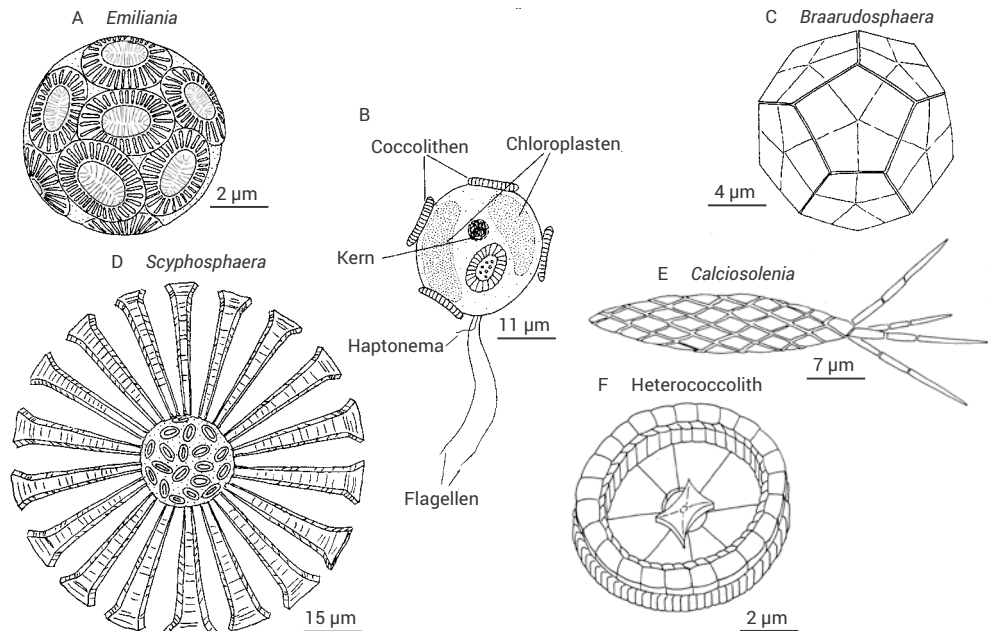
### Coccolithophyceae (gr. „Beere, Frucht“, lat. „Stein“)

Formenreiche, Photosynthese treibende Gruppe mit fadenförmiger geißelartiger Struktur (Haptonema). Größe: 5–50  $\mu\text{m}$ . Marin planktische Arten, mit Niedrig-Mg-Kalzit Skelett. Dieses besteht aus einzelnen, einem Zellulosegerüst aufliegenden Kalzitschuppen (Coccolithen), die einen externen Kalkpanzer (Coccosphäre) formen. Wichtigste Karbonatlieferanten in den heutigen und in den mesozoischen Ozeanen. Die taxonomische Zuordnung der Nannolithen, einer weiteren Gruppe mit außenliegenden Kalzitplatten, ist unklar. Coccolithen und Nannolithen werden gemeinsam dem kalkigen Nannoplankton zugerechnet.

Klassifikation nach dem „Bottom-up“ Prinzip, ausgehend von konkreten morphologischen Arten zu übergeordneten Einheiten wie Gattungen und Familien. Die Coccolithophyceae stellen neben den Diatomeen und Dinoflagellaten bedeutende marine Primärproduzenten. Gesteinsbildend in Form der Schreibkreide. Seit der Trias, Radiation in der Kreide, Krise im Kreide/Paläogen-Grenzbereich, danach weitere Radiation. Anwendung in der Biostratigraphie und Paläoozeanographie (Abb. 2.4, 2.12).

### Übergruppe Archaeplastida (gr. „alt“, „gestaltet“)

Die Archaeplastida oder Pflanzen im weiteren Sinne umfassen die Rhodophyta (Rotalgen), die Glaucophyta (Blaugrünalgen) und die Chloroplastida (grüne Pflanzen) (Abb. 2.1).



**Abb. 2.12.** Baupläne und Formen des kalkigen Nannoplanktons. A, D, E: verschiedene Gattungen rezenter Coccolithophoriden; B: Zellorganisation eines Coccolithophoriden; C: Nannolith; F: ein isolierter Coccolith. Aus Ziegler (1983a), Abb. 18.

**Rhodophyta (gr. „rot“, „Pflanzen“)**

Meist mehrzellige eukaryote Zellen ohne Geißel. Bei der Photosynthese werden neben Chlorophyll auch Farbträger genutzt, die das rote Lichtspektrum reflektieren. Für die Photosynthese wird der komplementäre Teil des Spektrums genutzt, so dass Rotalgen auch unter geringen Lichtintensitäten existieren können. Rotalgen sind häufig in den küstennahen Bereichen der Meere, kommen aber auch im Süßwasser und in Böden vor.

*Bangiomorpha*, aus 1,2 Mrd. Jahren alten Gesteinen bekannt, ist der älteste vielzellige Organismus (vgl. Kap. 3.5). Andere Vertreter der Rotalgen sondern Aragonit und Mg-Kalzit ab, Mineralien, die zu Inkrustation oder zur Bildung aufrechter Wuchsformen führen. Die Corallinacea (Steinalgen) sind seit der Trias bekannt (Abb. 2.13 A). Sie führen zu Gesteinsbildung in Flachwasser- und Riffbereichen als Gerüstbildner und Inkrustierer. Diese stabilisieren Riffstrukturen. Neben den Corallinacea stellen die Solenoporacea eine zweite kalkabscheidende Gruppe der Rotalgen. Auch wenn inzwischen einige Formen der Solenoporacea (Abb. 2.13 B) als Schwämme angesehen werden, handelt es sich bei vielen Vertretern um echte Rotalgen.

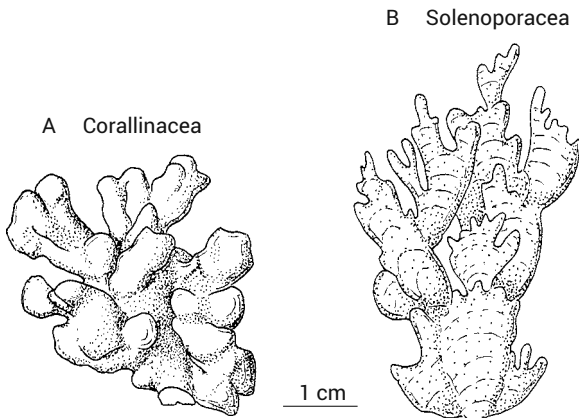
**Chloroplastida (grüne Pflanzen)**

Ein- und mehrzellige Eukaryoten mit Chloroplasten, die Photosynthese betreiben. Hierzu gehören die Chlorophyta (Grünalgen) und die Streptophyta (höhere Pflanzen).

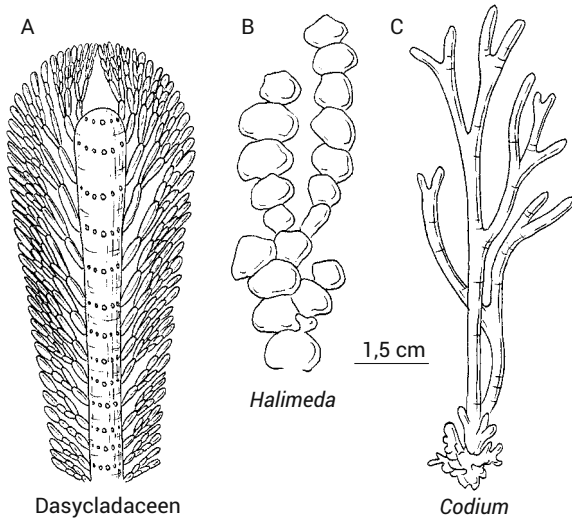
**Chlorophyta (Grünalgen)**

Chlorophyll als Farbstoff für die Photosynthese (Blattgrün). Bewegliche Zellen mit zwei oder vier Geißeln, z. T. auch mehrzellige Verbände, die Lager (Thalli) ausbilden. Benthische und planktische Lebensweise im Süß- und Meerwasser, letzteres meist randlich marin. Selten auch symbiotisch.

Die verkalkten Dasycladacea (Wirtelalgen; Abb. 2.14 A) und Codiacea (Filzalgen; Abb. 2.14 B, C) werden zu den Chlorophyta gestellt. Seit dem Kambrium dokumentiert, Maximum im Mesozoikum. Aus lagunären Riffkalken der Trias bekannt. Weiterhin



**Abb. 2.13.** Koralline Algen (Corallinacea, Solenoporacea) aus der Gruppe der Rhodophyten (Rotalgen). A: *Lithothamnion*; B: *Solenopora*. Ein Teil der Solenoporacea wird heute zu den Schwämmen gezählt. Aus Ziegler (2008), Abb. 43, 44.



**Abb. 2.14.** Koralline Algen aus der Gruppe der Chlorophyten (Grünalgen). A: rezente Dasycladaceae (Wirtelalge); B, C: rezente Codiaceae (Filzalge). Aus Ziegler (2008), Abb. 45, 46.

gehören die Prasinophyten, einzellige Grünalgen mit Sporopollenin-Wandung, hierher. Mit den Tasmaniten (Abb. 2.7 E) sind die Prasinophyten an der Bildung von Erdölmuttergesteinen beteiligt. Älteste Formen aus dem Proterozoikum.

### Streptophyta (gr. „gedreht“, „Pflanzen“)

Mehrzellige Eukaryoten, die Photosynthese betreiben. Geschlechtliche Fortpflanzung durch Verschmelzung von Ei- und Samenzellen (Oogamie). Hierher gehören alle grünen Pflanzen mit den Armleuchteralgen und den höheren Landpflanzen.

### Charophyceae (Armluchteralgen)

Früher zu den Chlorophyta gestellt, molekulargenetisch jedoch näher mit den Landpflanzen verwandt. Die Charophyceen, umgangssprachlich auch als Characeen bezeichnet, weisen als Fortpflanzungsorgane Eizellen mit stark verkalkten Oogonien (Gyrogonite) auf (Abb. 2.15). Diese sind von Hüllfäden schraubig umwunden. Vorkommen im Süßwasser, selten im Brackwasser.

Seit dem Silur dokumentiert, vermutlich aber älter. Wichtig als Leit- und Faziesfossilien für die nur sehr lückenhaft überlieferten Lebensräume des Süß- und Brackwassers. Gleichzeitig stellen sie eine Brücke für den Landgang der Pflanzen dar (Abb. 2.16).

### Embryophyta (Höhere Landpflanzen)

Grüne, komplexe, mehrzellige Eukaryoten mit differenzierten Reproduktionsorganen und -strategien. Generationswechsel von sexuell und asexuell entstandenen Lebenszyklen. Hierher u. a. Moose und Tracheophyta (Gefäßpflanzen).