

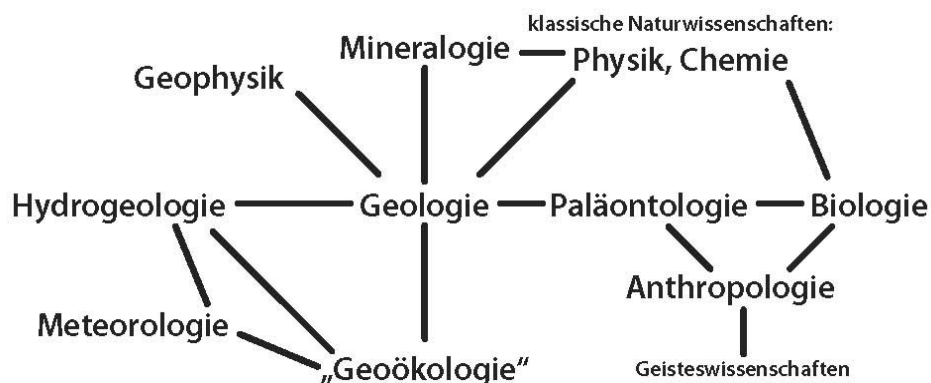
## Grundlagen der Geologie

### Abgrenzung und Gegenstand der Geologie

Geologie ist die Lehre von der Erde (griechisch *Gaia /gḗ*), einerseits aufgefasst als Planet, andererseits das feste Substrat als begehbare Untergrund. Geologie beschreibt vorrangig die **mineralische Beschaffenheit** der Erde, die Prozesse innerhalb dieses Systems und das Zusammenspiel mit anderen Systemen (Atmosphäre, Hydrosphäre, Biosphäre, extraterrestrische Einflüsse). Durch die große methodische und genetische Überschneidung werden auch Teildisziplinen am Rande dieser Definition wie selbstverständlich der Geologie zugeordnet, z.B. die Erkundung von Kohle, Erdöl und Erdgas (kaum bis nicht mineralisch) oder die Geologie des Mondes, von Asteroiden und fremden Gesteinsplaneten.

Daraus ergeben sich vielfältige Überschneidungen mit anderen Wissenschaften. Am engsten verbunden oder als Teilgebiete der Geologie aufgefasst werden dabei die **Geochemie** (Verteilung von Elementen, **Isotopen** und Verbindungen in der Geosphäre), die **Geophysik** (Anomalien der Schwere, Magnetfeld, Leitfähigkeit etc. in der Geosphäre) und die **Mineralogie**.

**Isotope:** unterschiedlich schwere Variationen desselben chemischen Elements; z.B. Sauerstoff mit der häufigsten Massenzahl  $^{16}\text{O}$ , das neben dem schwereren  $^{18}\text{O}$  existiert



Die Geologie hat ihre historischen Wurzeln zu wesentlichen Teilen im **Bergbau**. Die Erkundung von Rohstoff-Lagerstätten ist seit jeher eine Voraussetzung der Zivilisation. Vorhersagen über die Wirtschaftlichkeit eines Abbaufortschritts sind nur durch Kenntnisse der geologischen Verhältnisse möglich. Darüber hinaus ermöglicht Geologie eine **genetische** Weltansicht.

**genetisch:** während die biologische Genetik eine engumfasste Disziplin ist, beschreibt „Genese“ allgemein jegliche Entstehungsprozesse

Die **Paläontologie** als Überschneidung von Geologie und Biologie ergibt sich aus der Existenz der Fossilien, also Überreste prähistorischer Lebewesen. Gewisse Anfänge liegen in den Naturaliensammlungen z.B. des barocken Adels. Systematisch wurde die Paläontologie im Zeitalter der Industrialisierung, als zum bergmännischen Interesse zunehmend Sedimentgesteine zählten: Nur in Sedimentbecken ist Kohle anzutreffen; dasselbe gilt von (anderen) Fossilien. Als Beifunde wurden große Mengen pflanzlicher und tierischer Versteinerungen geborgen und in Beziehung zur rezenten (d.h. heute existierenden) Lebewelt gebracht.

Paläontologie ist der einzige Weg, die Geschichte des Lebens auf der Erde direkt zu erforschen. Diese vollzog sich immer unter bestimmten geologischen Verhältnissen, weshalb eine reine Paläobiologie ohne Beachtung der zeittypischen Gegebenheiten nicht zielführend ist. In Europa finden daher die meisten Paläontologen über ein Studium der Geologie in dieses Feld.

## Mineralogie

Zu den Grundlagen geologischen Denkens gehört die Definition der Minerale. Der abweichende Begriff „Mineralien“ bezieht sich trotz vielfach lockerer Verwendung auf im Wasser gelöste Minerale, z.B. Kalk in Form gelöster Ionen. **Minerale** sind der engeren Definition nach alle Stoffe mit folgenden Eigenschaften:

- **fest** und **kristallin** (d.h. strenge, wiederkehrende Muster in der Anordnung der Atome / Ionen)
- **natürlich** vorkommend und entstanden
- **anorganisch**

Ausnahmen in einem der Kriterien werden oftmals aus methodischen Gründen akzeptiert: Natürliches Quecksilber ist flüssig, Opal ist nicht kristallin, technische Minerale sind künstlich, Kohle und Bernstein sind **organisch**, usw. Auch Eis erfüllt die Definition eines Minerals, doch der abweichende Schmelzpunkt erfordert keine methodische Verbindung.

**organische Stoffe/Verbindungen** enthalten immer Kohlenstoffatome; nur reiner Kohlenstoff und einfachste Verbindungen (CO<sub>2</sub>, Kalk, etc.) gelten als anorganisch.

Minerale als feste chemische Substanzen bilden ihre ideale Form nur aus, wenn sie in den freien Raum bzw. eine Flüssigkeit wachsen können. Ein unregelmäßig geformtes Quarzkorn inmitten eines Gesteins ist also genauso ein **Kristall** wie eine geometrisch ideale Form, die beispielsweise in einen Hohlraum (Druse oder Kluft) wachsen konnte. Kristalle können so klein sein, dass man sie unter einem Lichtmikroskop nicht erkennt (z.B. oft bei Tonmineralen). Einige sind dagegen im Meterbereich messbar.

Mineralkörner, also Kristalle, sind die Bausteine der **Gesteine**, unabhängig davon, wie viele Arten von Mineralen darin vertreten sind oder wie sich das Formenspektrum der Mineralkörner gestaltet. Damit sind organisch reine Kohlen nur mit Einschränkung wirklich als Gestein zu betrachten, denn sie bestehen aus organischen Substanzen und sind nur in unreiner Form teilweise ein Mineralgemenge.

Neben dem Vorkommen in Gesteinen können Minerale auch einzeln wachsen. Bestimmte Bedingungen sorgen für ein Kristallwachstum in Gas oder Flüssigkeit und lassen interessante Stufen entstehen.

Wichtige gesteinsbildende Minerale oder Gruppen sind: Quarz, die Feldspäte (die häufigsten Minerale der Erdkruste), verschiedene Glimmer, die meist dunklen Minerale der Gruppen der Pyroxene und Amphibole, und der helle bis durchscheinende Calcit (Mineral des Kalks).

Minerale in lebenden Organismen, sog. **Biomminerale**, sind anorganische Substanzen, die von Zellen abgesondert werden. Gewisse Pflanzen zeigen Biomineralisation (Gräser und Schachtelhalm: Kieselsäure). Als Abscheidungsprodukt werden Kalk und andere Minerale von zahlreichen Algen und Bakterien produziert. Besonders wichtig ist Biomineralisation im Tierreich: **Kalk- bzw. Calcitskelette (Calcium-Karbonat)** finden sich bei einer Vielzahl von Wirbellosen (Seeigel und Seesterne, Muscheln und Schnecken, kalkverstärkte Krebspanzer, Eierschalen von Reptilien, ...).

Knochen und Zähne der Wirbeltiere bestehen aus **Bio-Apatit (Calcium-Phosphat)**. Eine geologisch enorme Bedeutung haben Einzeller mit meist mikroskopisch kleinen mineralischen Gehäusen, die zu Milliarden Kalk oder Kieselschlamm ablagern und somit Gesteinsbildner sind. Selbst Skeletteile wirbelloser Tiere können lokal so häufig sein, dass sie Gesteine aufbauen. Die wichtigsten biogenen Gesteinskörper finden sich in Riffen.

Fossilien, die Hartteile von Tieren erhalten, tragen manchmal noch die primären Biomminerale, die während des Wachstums des lebenden Individuums gebildet wurden. In aller Regel sind diese jedoch zu großen Teilen bis völlig von **abiogenen** Mineralen ersetzt. Diese sog. Permineralisation durch Kieselsäure, Tonminerale, Karbonate, Phosphate, oxidische Erze oder andere Stoffe stellt die eigentliche **Versteinerung** dar. Somit sind Fossilien mineralisch aufgebaut, jedoch nicht mehr zwingend bio-mineralisch.

**biogen** sind Stoffe oder Strukturen, die von Lebewesen gebildet wurden; abiogen ist, was die unbelebte Natur erzeugt (beides unabhängig von der Unterscheidung organisch-anorganisch!)

## Aufbau und Entstehung der Erde

Der **Urknall** vor 13,8 Milliarden Jahren beschreibt die Entstehung der Materie. Er steht am Beginn sowohl der Zeit als auch der Raumausdehnung. Seither hat das Weltall eine dynamische Geschichte der Galaxien und Sterne erfahren. Innerhalb von Molekülwolken kann es dabei zu Massenansammlungen kommen, die infolge der eigenen Schwerkraft weiterwachsen. Solche Verklumpungen, die um einen zentralen Stern rotieren, formen Planeten unterschiedlicher Zusammensetzung. Im Falle des **Sonnensystems**, das sich vor 4.568 ( $\pm 2$ ) **Ga** innerhalb unserer Galaxie (Milchstraßensystem) formierte, waren sonnennahe Planeten stärker vom Sonnenwind betroffen, sodass flüchtige Elemente und Verbindungen ausgeblasen wurden. Planeten mit weiterer Umlaufbahn können flüchtige Substanzen halten oder sogar ansammeln, weshalb sie zu Gasriesen wurden.

**Ga** = Gigaannum = Milliarden Jahre  
**Ma** = Megaannum = Millionen Jahre  
(die Abkürzung „Mio.“ ist nicht korrekt)  
**ka** = kiloannum = ein Jahrtausend

Das **Alter der Erde** beträgt ca. **4,6 Ga**. Da im frühen Stadium des Sonnensystems die Beeinträchtigung durch Asteroiden weit häufiger und heftiger war, ist die ähnliche mineralische Zusammensetzung von Erde und Mond durch einen gemeinsamen Ursprung erklärbar: Es wird angenommen, dass die Protoerde durch einen Körper von der Größe des heutigen Mars getroffen wurde und sich dabei mit dieser zur Ur-Erde verband. Eine Ansammlung von Auswurfmasse dieser gewaltigen Kollision formte den Erdenmond.

Die **Ur-Erde** war, ähnlich der frühen Mondoberfläche, von einem Magma-Ozean bedeckt. Bis vor ungefähr 3,8 Milliarden Jahren nahmen zahlreiche große Einschläge von **Asteroiden/Meteoriten** anhaltend Einfluss auf Erde und Mond („Großes Bombardement“). Die glutflüssige Beschaffenheit sowie die Rotation der Erde haben diese annähernd kugelförmig werden lassen. Die Energie seit Entstehung des Sonnensystems wurde beständig in den Weltraum abgestrahlt, was zur schrittweisen Erstarrung großer Teile des Erdmantels führte.

**Asteroiden:** astronomische Kleinkörper die sich um die Sonne bewegen. **Meteoriten:** astronomische Kleinkörper, die auf der Erdoberfläche eingeschlagen sind



Der **Schalenbau** der Erde begann durch Differenzierung der in der Erde vertretenen Elemente und Moleküle. Aufgrund der Dichtentrennung hat der **Erdkern** die höchste Dichte (Eisen, Nickel). Diese Metalle sind nahe des Massenzentrums der Erde angereichert und sorgen für das Magnetfeld der Erde, welches ähnliche (nicht exakt gleiche) Pole aufweist wie die Rotation der Erde. Durch eine abweichende Chemie ist der äußere Kern der Erde noch immer glutflüssig. Der Mittelpunkt der Erde liegt bei durchschnittlich 6370 km Tiefe.

Um den Kern herum lagert der **Erdmantel** mit etwa zwei Dritteln der gesamten Erdmasse. Das Gestein ist zumeist fest, doch durch den hohen Druck (bedingt durch die Tiefe, reicht bis 3.000 km) und Temperatur (Restenergie seit der Entstehung des Sonnensystems) plastisch verformbar. Im Zeitraum von Ma ist diese kristalline Masse darum zu Bewegungen fähig.

Sog. Mantelkonvektionen beschreiben gigantische Umwälzungen, zwischen denen lokal heißere und chemisch veränderte Regionen in Richtung Oberfläche kriechen.

Seit etwa 4,4 Milliarden Jahren existiert eine **Erdkruste**. Diese im Vergleich hauchdünne äußere Schicht misst nur etwa 40 km Mächtigkeit bei Kontinenten (70 km bei der Wurzel des Himalayas) und 7 km im Bereich der ozeanischen Kruste.

## Differenzierung der Erdhülle

Die Erdhülle umfasst als Sammelbezeichnung die Lithosphäre (also Erdkruste und obersten Erdmantel), die Atmosphäre, Hydrosphäre und Biosphäre. Diese alle durchdringen einander.

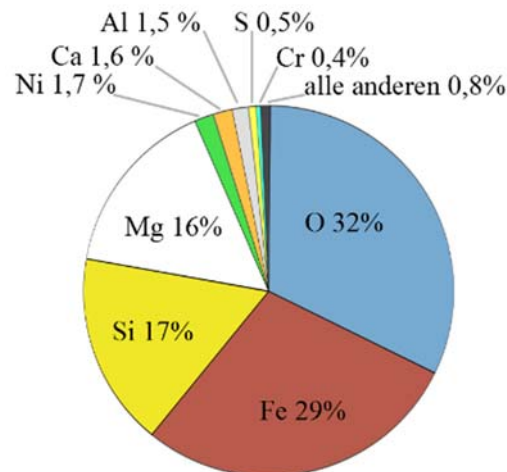
Die Erdkruste entstand durch die oberflächennahe Abstrahlung, also den Energieverlust ins Weltall bzw. die Atmosphäre oder Hydrosphäre. Man kann die Kruste mit dem Vergleich einer Puddinghaut veranschaulichen: der starre Teil einer darunter zähen, plastischen Masse. Physikalisch betrachtet erstarrte eine Schmelze.

Lokal kann die Erdkruste immer wieder **Gesteinsschmelze** enthalten. Befindet diese sich in der Tiefe, bezeichnet man sie als **Magma**. Ist sie zur Oberfläche oder oberflächennah aufgestiegen, spricht man von **Lava**. Der durch die Tiefe bedingte Unterschied liegt im Druck: Während des Aufstiegs wird Lava druckentlastet, sodass flüchtige Bestandteile nicht länger in der Schmelze lösbar sind und als Gase entweichen (Wasser, Kohlenstoffdioxid, Schwefeldioxid, etc.) oder in zäherer Lava als Blasen verbleiben.

In ähnlicher Weise sind solche **Differenzierungsprozesse** gerade im Stadium der Ur-Erde bedeutsam gewesen, halten aber bis heute an. Wie bereits angesprochen, gibt es das Prinzip der **Dichtentrennung**, das nicht nur zur Formierung des Erdkerns führte, sondern auch beispielsweise in Magmakammern zum Absinken von Erzkristallen. Auch ohne Kristallisation (also Erstarrung) sinken schwere Ionen und Moleküle vermehrt ab. Wo also die Möglichkeit besteht, reichern sich leichtere Minerale dadurch in der oberen Kruste an.

Hinzu kommt die Differenzierung aufgrund **unterschiedlicher Schmelzpunkte**. Viele Minerale, zumeist schwere und dunkle, haben höhere Schmelzpunkte. Bei der Abkühlung einer Gesteinsschmelze kristallisieren sie zuerst aus und können oft zum Boden der Magmakammer sinken. Dort erstarren dunklere Gesteine (mit Pyroxenen, Amphibolen und schweren Feldspäten). Hat also ein Magma bis zur Erstarrung viel Zeit und ggf. einen Aufstieg in höhere Krustenbereiche hinter sich, wird das Gestein, das bei der Auskühlung des Magmas entsteht, vorrangig helle und leichtere Minerale (Quarz, helle Feldspäte) enthalten. Beim umgekehrten Fall, d.h. wenn ein Gestein erneut eine Aufheizung erfährt, schmelzen Quarz und helle Feldspäte zuerst aus und können eine neu entstehende Schmelze dominieren. – In Kurzform: Gesteine zeigen Tendenzen der Sortierung.

In Zusammenhang mit dem Schmelzpunkt ist auch eine Differenzierung in **flüchtige Substanzen** zu nennen. Nicht alle Elemente, die seit der Entstehung der Erde vorrätig waren, lassen sich gut in Minerale einbauen. Wasserstoff ist flüchtig und nur in vergleichsweise wenigen Mineralformeln vertreten. Sauerstoff ist im Überschuss vorhanden und kann sich nicht an die Masse der häufigsten restlichen Elemente binden (zwei Drittel der Erdmasse bestehen aus Eisen, Silizium und Magnesium; Nickel, Calcium und Aluminium machen zusammen weniger als fünf Prozent aus). Schwefel und Kohlenstoff gehen bevorzugt flüchtige, nicht-mineralische Verbindungen ein. Stickstoff und Edelgase sind kaum oder gar nicht in Mineralformeln vertreten.



Massenanteile der Elemente, gesamte Erde

Flüchtige Substanzen wie Helium und Wasserstoff haben darum die **Atmosphäre der Ur-Erde** ausgemacht. Diese Gase dürften größtenteils wieder ins Weltall abgegeben worden sein. Die fortwährende vulkanische Ausgasung des Erdinneren führte zu einer Atmosphäre aus Wasserdampf, Schwefelwasserstoff und Kohlenstoffdioxid, dazu zeitweise Methan und Ammoniak. Die heißen, aber schwereren Gase wurden durch die Erdanziehung gehalten.

Im Zuge der Abkühlung der Erdoberfläche unterschritt die Atmosphäre den Siedepunkt des Wassers. Das Einsetzen von Niederschlag, der für schätzungsweise 40.000 Jahre andauerte, führte zur Etablierung einer Hydrosphäre, also stehender und fließender Gewässer, sowie Grundwasser. Letzteres wurde erst später

bedeutsam, als lockere Gesteine mehr Porenraum zur Speicherung schufen. Angetrieben durch die Verdunstung infolge Sonneneinstrahlung kam der **Wasserkreislauf** in Gang.

Zwischen 3,9 bis 3,5 Milliarden Jahren kam es zur **Etablierung des Lebens** auf der Erde. Ob die chemische Evolution im Vorfeld ausschließlich auf der Erde stattfand, ist umstritten. Gegenwärtig kann Leben nicht auf der Erde entstehen. Hinzu kommt, dass nach aller Kenntnis sämtliches Leben auf der Erde einen gemeinsamen Ursprung hat. Die vermeintlichen Bedingungen zur Entstehung des Lebens konnten bislang nicht experimentell nachgestellt werden. Die Bestandteile organischen Lebens auf Grundlage einer Vererbung durch RNS und DNS sind allesamt auf der Erde zu finden. Dennoch gibt es ernsthafte Überlegungen, dass das Leben oder eine Vorform durch Kometen auf die Erde gelangt sein könnte (wie auch generell der Wasserreichtum der Erde durch Eis von Kometen herrühren könnte). Extraterrestrische Aminosäuren (Bestandteile von Proteinen) sind nachgewiesen worden. Die ungeklärte Frage nach der Entstehung des Lebens würde dadurch allenfalls verlagert.

**Zellen** sind der Bestandteil jedes bekannten Organismus. Einzeller (Mikroben) bestimmten das Leben auf der Erde seit Milliarden von Jahren, zunächst natürlich in Gewässern. Zellen ohne echten Zellkern kann man vereinfacht als **Bakterien** zusammenfassen. Einige von ihnen leben autotroph, d.h. sie bauen Kohlenstoffdioxid zu Kohlenhydraten um. Vielfach läuft dies photosynthetisch ab, also unter Nutzung der Sonnenstrahlung (eine andere Energiequelle stellen vulkanische Schloten in der Tiefsee dar; Stoffwechsel mit Eisen und Schwefel). Photo-autotrophe Organismen scheiden **Sauerstoff** als Abfallprodukt ab. Dieser reagierte im Ozean zunächst mit gelöstem Eisen und anderen Mineralien (ab ca. 3,5 Milliarden Jahren vor heute; dabei entstanden begehrte Erzlagerstätten). Seit etwa 2 Milliarden Jahren reichert sich dieser Sauerstoff auch in der Atmosphäre an. Diese vor allem für Tiere essentielle Voraussetzung stellt eines der wesentlichsten Beispiele dafür dar, wie stark das Leben die ganze Erde beeinflusst und die Evolution verschiedener Organismen ineinandergreift.

Zu den stark veränderlichen Größen, die auch die Evolution der Lebewesen immer wieder massiv beeinflussen, zählen das **Klima** und damit verbunden auch **Meeresspiegelschwankungen**. Auch die Höhe und die Zusammensetzung der Atmosphäre haben durch die Erdgeschichte hindurch starke Schwankungen gezeigt. Steuergrößen hierfür sind z.B. Sonnenaktivität, Vulkanismus, Kontinentalverteilung und pflanzliche Aktivität. Die Erde, insbesondere die Erdhülle, zeigt **komplexe Einflussmöglichkeiten** zwischen verschiedensten Komponenten.

Weitere veränderliche Größen mit Einfluss auf die Entwicklung der Erde sind: die Neigung und Trudeln der Rotationsachse der Erde, die Ellipsenform der Erdbahn um die Sonne, die Geschwindigkeit der Erdrotation (abnehmend), oder die Neigung und Polarität des Erdmagnetfelds.

## **Dynamik der Erdkruste**

Die Entstehung der Erdkruste erfolgte von mehreren Zentren aus, in welchen sich erstarrte Gesteinsschmelze sammelte. Durch Unregelmäßigkeiten in der Hitze- und Stoffverteilung muss es immer wieder zur Neuaufschmelzung gekommen sein, während sich andere Krustenteile stapelten. Die bereits erwähnten Differenzierungen magmatischer Gesteine dürften demnach sehr früh zu den typischen Prozessen der Kruste gehört haben.

Die Abkühlung der Erde führte vor etwa 4,4 Milliarden Jahren zu einer den Planeten umschließenden Kruste. Diese ist zu keiner Zeit völlig starr gewesen. Stattdessen existieren große **Lithosphärenplatten**, die sich gegeneinander bewegen. Das heißt, räumlich scharf umgrenzte Regionen der Erdkruste und Teile des obersten Mantels, die zusammen die Lithosphäre bilden, gleiten über eine Lage des Erdmantels, die sog. Asthenosphäre, hinweg. Diese ist im Gegensatz zur starren Lithosphäre plastisch deformierbar, teilweise auch gering aufgeschmolzen (wenige %). Als Motor dieser **Plattentektonik** gelten Unregelmäßigkeiten im Erdmantel (Konvektionswalzen, Zonen mit schwankenden Temperaturen oder Flüssigkeitsanteilen).

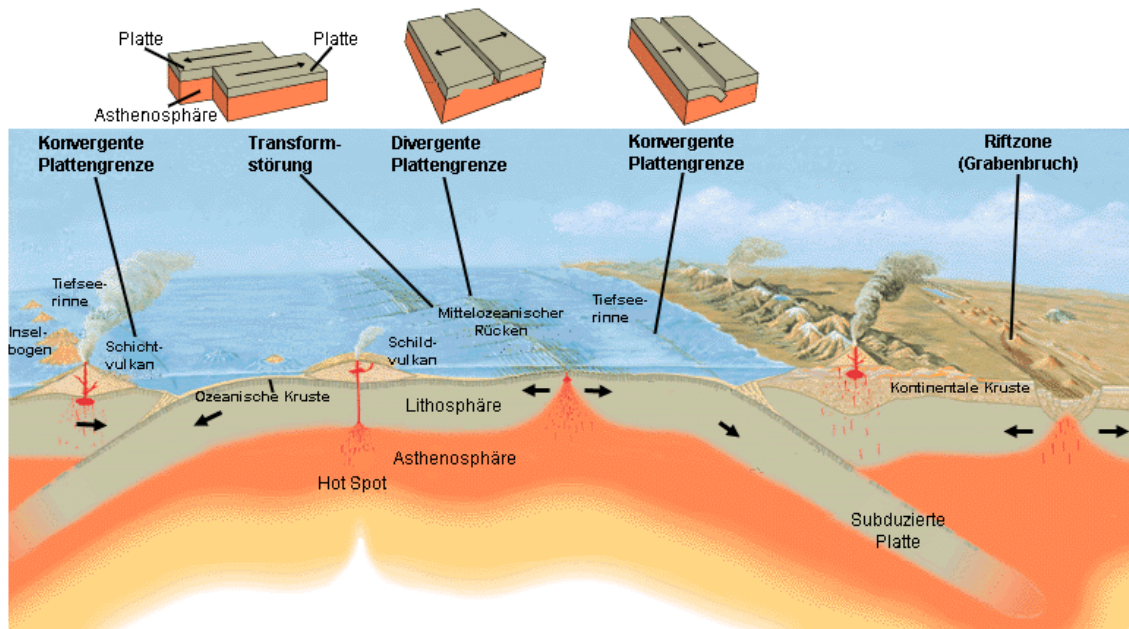
Da Masse, Volumen, Umfang und Oberfläche der Erde als quasi konstant angenommen werden können, muss die relative Bewegung aller Lithosphärenplatten immer dieselbe Kugeloberfläche beibehalten. Jede Bewegung erzeugt an anderer Stelle eine Nachfolgebewegung. Man unterscheidet die Bewegungen anhand der Prozesse an den Plattenrändern:

- **Blattverschiebung**, zwei Platten ziehen aneinander vorbei
- konvergente Plattenränder mit gerader bis schräger **Kollision**
- divergente Plattenränder, **Spreizungszonen** mit der Notwendigkeit neuer Krustenerstarrung.

In der Bilanz der gesamten Erdoberfläche müssen Kollisionen und Spreizungen sich vollständig ausgleichen. Eine Platte muss hingegen nicht gleichbleiben, sondern kann wachsen, z.B. wenn die relative Bewegung an einem divergenten Rand schneller ist als an einem konvergenten Rand derselben Platte. Umgekehrt können Platten auch schrumpfen und völlig eliminiert werden, indem sie unter andere absinken. Weiterhin können Platten dauerhaft zusammenbleiben, ebenso wie sie in kleinere Platten zerfallen können.

An Spreizungszonen erzeugen die divergierenden Platten einen Sog, der neue Lava an die Erdoberfläche fördert. Diese oft bis zu tausende Kilometer langen Spalteneruptionen sind als **mittelozeanische Rücken** bekannt. Sie repräsentieren in gewisser Weise das beste Modell für die frühe Erdkruste, denn hier ist die Kruste dünn und das Gestein gering differenziert. Auch sind sie faktisch die größten Vulkane der Welt.

Kollisionen führen nach einer anfänglichen Biegung der Platten zu einer Stapelung. Eine der Platten verbleibt an der Oberfläche, die andere unterlagert sie und taucht im flachen Winkel langsam in den Erdmantel ab. Vor mehr als vier Milliarden Jahren war der Schmelzanteil des Mantels sicher deutlich höher und das Abtauchen, die sog. **Subduktion**, mit rascheren Bewegungen möglich. Heutige Plattenbewegungen liegen bei Zentimetern pro Jahr, selten im Dezimeter-Bereich.

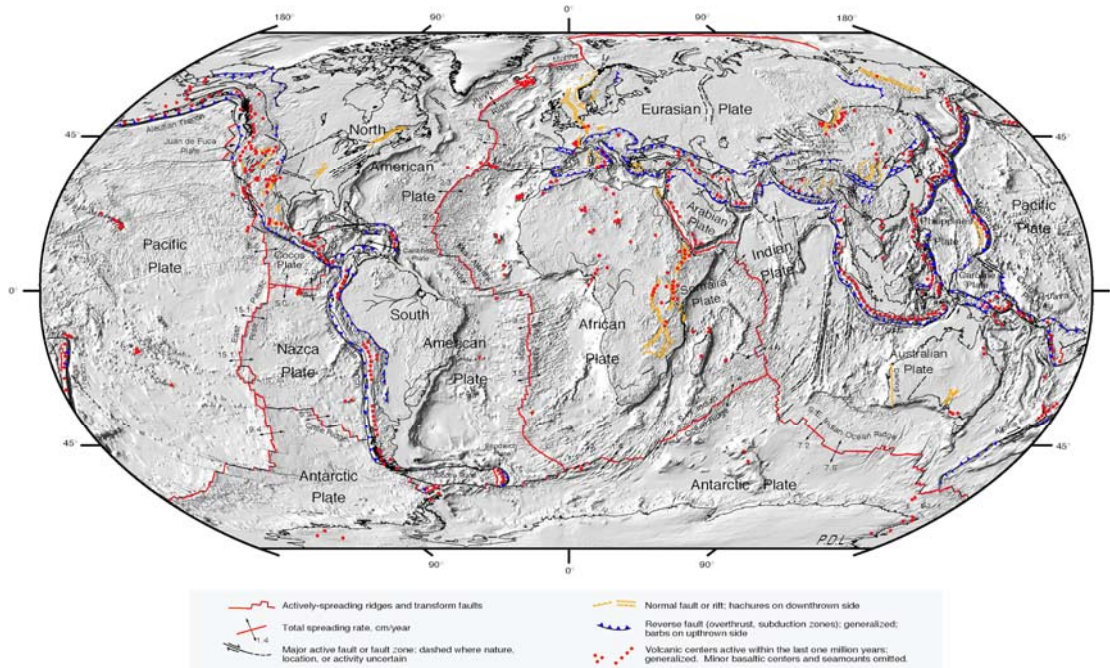


Im Zuge der Differenzierungen der Erdkruste formten sich einige höhere Krustenstapel, die für eindringende Schmelzen noch mehr Möglichkeiten der Differenzierung bot. Schließlich war die Erde mit Krusten zweierlei Art überzogen:

- **ozeanische Kruste:** ursprünglich (Basalte), dunkel, höhere Dichte, 5-8 km mächtig
- **kontinentale Kruste:** differenziert (z.B. Granite), heller, geringere Dichte, um 40 km mächtig.

Eine Lithosphärenplatte kann dabei aus beiden Typen bestehen. Die afrikanische Platte beispielsweise umfasst neben dem Kontinent selbst große Teile des Atlantiks. Auf Island treffen sich die Nordamerikanische und die Eurasische Platte in einer messerscharfen Naht mitten im Fels.

## DIGITAL TECTONIC ACTIVITY MAP OF THE EARTH Tectonism and Volcanism of the Last One Million Years



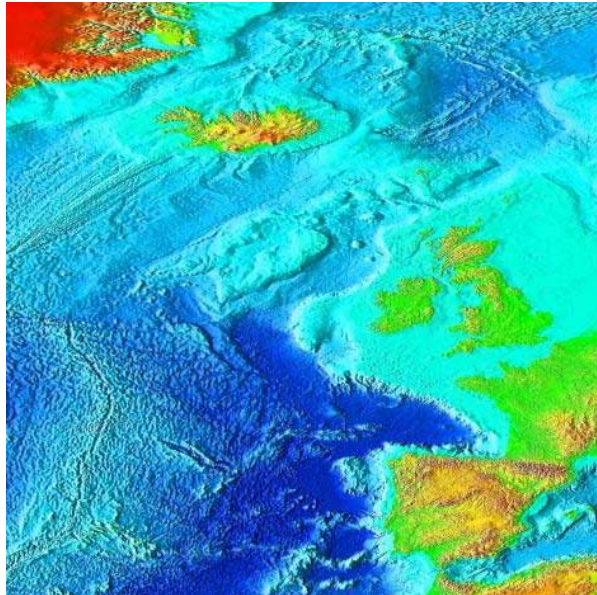
Da kontinentale Kruste sowohl leichter als auch mächtiger ist, kann sie nicht subduziert werden. Bei Kollisionen bleibt kontinentale Kruste stets die obenliegende Platte, während der dünnere und schwere ozeanische Plattentyp in den Mantel absinkt. Durch die Stauchung kann der Kontinent entlang der Subduktionszone hohe Gebirge auftürmen (z.B. Anden). Im Falle einer Kontinent-Kontinent-Kollision kommt es nur zu geringfügiger Subduktion. Die Kollision bremst ab und entlädt ihre Energie in Verfaltungen und Überschiebungen. Zwei Kontinente verzahnen sich und türmen ebenfalls hohe Gebirge auf (Alpen: Afrika kollidierte mit Europa, vor einer Umstellung der Plattengrenzen; Himalaya: Indien kollidiert mit Asien).

In der Frühphase kontinentaler Krusten haben sich Teile dieses Platten-Typs angesammelt. Da sie nicht zur Subduktion fähig sind, haben sie große Kontinentplatten wachsen lassen. Die entsprechenden Gebirge ihrer Kollisionen sind längst erodiert, doch lassen sich alte Grenzen früherer Kleinkontinente (sog. Kratone) noch immer im Untergrund finden. Die so entstandenen Kontinentalplatten stellen ein seit Jahrmilliarden quasi gleiches Baukastensystem dar, deren Einheiten lediglich ihre relative Position zueinander ändern. Plattentektonik auf Kontinente bezogen nennt man **Kontinentaldrift**. Abgesehen von einigen isolierten vulkanischen Zentren sind beinahe alle Erdbeben der Welt die ruckenden Entspannungsvorgänge, die aus solchen langsamen Plattenbewegungen resultieren.

Ganz anders als die sehr alten Kontinente kann ozeanische Kruste jederzeit subduziert werden. Lithosphärenplatten ohne kontinentale Krustenanteile können vollständig ausgelöscht werden. Aus diesem Grund existiert auf der Erde heute kaum eine Region mit ozeanischer Kruste älter als 200 Millionen Jahre (Trias). Somit ist ozeanische Kruste einem anhaltenden Recycling unterworfen. Bedeutende Subduktionszonen umringen den Pazifik, weshalb Japan, die Philippinen und die amerikanischen Westküsten stark von Vulkanismus und Beben betroffen sind. Die bedeutendste Zone von Krustenreuebildung ist der Mittelatlantische Rücken, der beide Polarregionen miteinander verbindet.

Die Begrenzung der Kontinente muss von der Begrenzung der Lithosphärenplatten unterschieden werden. Geht ein Kontinent sprunghaft in ozeanische Kruste derselben Lithosphärenplatte über (z.B. Atlantik-Ränder), spricht man von passiven Kontinentalrändern. Sie stellen keine Plattengrenzen dar und sind entsprechend tektonisch und vulkanisch ruhig. Liegen dagegen Platten- und Kontinentalränder zusammen, handelt es sich um einen aktiven Kontinentalrand mit den tektono-vulkanischen Aktivitäten einer Subduktionszone.

Eine weitere Unterscheidung betrifft die Küsten, welche oftmals nicht mit dem Kontinentalrand deckungsgleich sind (insbesondere an passiven Kontinentalrändern). Gebiete, die vom flachen Meer bedeckt sind, aber kontinentale Kruste aufweisen, bezeichnet man als **Schelf**. Solche Flachmeere können unterschiedlich groß sein, zudem ist der Meeresspiegel mit seinen vielfältigen Einflüssen eine erdgeschichtlich stark schwankende Größe. Während der Eiszeiten beispielsweise war die Nordsee überwiegend trockenes Land. Schelfgebiete sind wichtige Lebensräume, während der Boden der Tiefsee mit Ausnahme belebter vulkanischer Tiefsee-Zonen als „Wüste“ gilt.



### Gesteinskreislauf und Gesteinsarten

Der Gesteinskreislauf beschreibt die Umwandlung von Gesteinen ineinander. Er hat zum Resultat, dass Teilchen, mitunter sogar Körner (Kristalle) verschiedene Stadien und Gesteinsarten durchlaufen. Die Prozesse sind m.E. umkehrbar. Der Kreislauf ist theoretisch geschlossen, weist aber in der Realität zahlreiche Unterbrechungen auf.

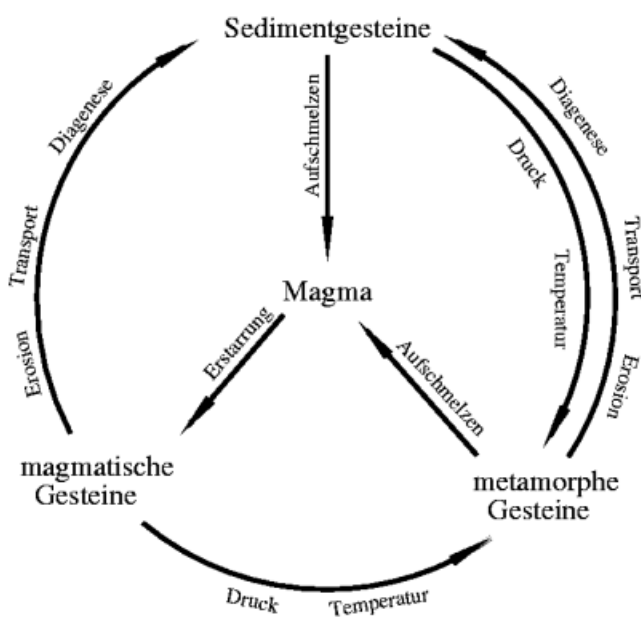
Als eine Überschneidung endogener (d.h. im Erdinneren verursachter) und exogener (die Erdoberfläche betreffender) Prozesse ist der Gesteinskreislauf an der Einteilung in Gesteinsklassen orientiert:

- **magmatische Gesteine** (Erstarrungsgesteine) stellen den ursprünglichsten Typ dar
- **metamorphe Gesteine** (Umwandlungsgesteine) sind Produkte infolge massiver Druck- und/oder Temperatureinwirkung auf beliebige Ausgangsgesteine
- **Sedimentgesteine** (Ablagerungsgesteine) sind lockere oder verfestigte Absetzungen aus unterschiedlichen Quellen

Stellt man diese drei groben Klassen in einem Kreislauf dar, lassen sich Umwandlungsprozesse zwischen allen Klassen beschreiben:

- Jede Art von Gestein kann bei hinreichender Wärmezufuhr teilweise oder ganz in **Schmelze** geraten. Mit steigender Anzahl der beteiligten Minerale und flüchtiger Komponenten sinkt die Schmelztemperatur. Salze schmelzen bei etwa 800 °C, Basalte in großer Tiefe bei 1600 °C.
- Im Zuge von Gebirgsbildungen, Subduktion oder im Kontakt zu Hitzequellen ändern sich die Temperatur und/oder die Tiefe (und damit der Druck) eines bestimmten Gesteins. Da die Stabilität von Mineralen von diesen Größen abhängt, können die verfügbaren Teilchen zu neuen Mineralen umgeformt werden, ohne(!) dass es dabei zur Aufschmelzung kommt. Diesen Prozess nennt man **Metamorphose**. Auch das Gefüge, also Struktur und Textur der Kristalle des Gesteins ändert sich, z.B. hin zu veränderten Korngrößen oder (bei geeigneten Mineralen) in Form von **Schieferung**.
- Nahe der Oberfläche können alle Arten von Gesteinen verwittern. Man unterscheidet chemische bzw. biochemische und eine rein physikalische **Verwitterung**. Rasche Temperaturunterschiede, Wasserkontakt oder biologische Einflüsse führen zur Auflösung, Umwandlung und/oder Zerkleinerung eines Materials. Als Reste bleiben z.B. chemisch stabile Minerale übrig (Quarzsand) oder neu gebildete Stoffe (Tonminerale aus dem Zerfall von Glimmern und

## Kreislauf der Gesteine



Feldspäten). Sedimentgesteine im engeren Sinn haben einen **Transport** der lockeren Körner oder Fragmente (z.B. Gerölle) durch Wasser, Wind oder Gletscher erfahren.

[Abb: chd]

Magmatische Gesteine sind teilweise aus in der Tiefe erstarrtem Magma entstanden (Plutonite). Dazu gehören alle Arten von **Granit**, aber auch zahlreiche andere Gesteine. Ihre Abkühlung geschah langsam, weshalb sichtbar große Kristalle das gesamte Volumen ausfüllen.

Aus Lava erstarrte magmatische Gesteine (Vulkanite) zeigen vielfach Effekte der Entgasung (Blasen, Schaum) oder Fließstrukturen (z.B. in der Anordnung von Kristallen). Zu den dunklen Vulkaniten zählt **Basalt**, der unter anderem zu großen Teilen die ozeanische Kruste aufbaut. Helle oder rötliche Vulkanite werden oft als **Rhyolith** klassifiziert. Der alte Name „Porphyr“ bezieht sich dabei vielmehr auf das Gefüge, wenn Rhyolithe und andere Vulkanite größere Kristalle enthalten, die in einer dichten Grundmasse schwimmen. Typisch für Vulkanite ist generell, dass diese feine Grundmasse existiert, da die schnellere Abkühlung nur ein Wachstum mikroskopisch kleiner Kristalle ermöglicht (größere Kristalle sind also schon zuvor in größerer Tiefe in der Schmelze gewachsen). Bei extremer Abschreckung kristallisiert die Grundmasse gar nicht und erstarrt als amorphes vulkanisches Glas (z.B. Obsidian).

Die Klassifikation von Metamorphiten ist komplizierter. Man kann nach dem Ausgangsgestein einteilen, beispielsweise ob ein Sedimentgestein oder ein Magmatit in Metamorphose gerät. Der resultierende Metamorphit kann aber auch nach Mineralgehalt oder Gefüge klassifiziert werden. Zu den häufigsten metamorphen Gesteinen zählt **Gneis**, der aus Graniten, aber auch aus bestimmten Sandsteinen oder Konglomeraten (Geröllgesteinen) entstehen kann. **Schiefer** ist eine Sammelbezeichnung für sämtliche Metamorphite, die von bestimmten **Silikaten** mit flacher Kristallform dominiert sind (Tonschiefer, Grünschiefer, Glimmerschiefer). **Marmor** ist ein metamorphisierter Kalkstein. **Quarzite** sind umgewandelte Quarzsandsteine. Häufig sind Übergänge zwischen metamorphen Gesteinstypen zu beobachten.

**Silikate** enthalten aus  $\text{SiO}_4$ -Moleküle; sie sind die bedeutendste Gruppe der gesteinsbildenden Minerale (90 % der Erdkruste und fast der gesamte Erdmantel).

Oft sind mit Metamorphiten auch grobe strukturelle Veränderungen verbunden, die jedoch nicht zu den metamorphen Prozessen zählen:

- spröde Deformation (Brüche, Klüfte; bei Bewegungsversatz spricht man von Störungen)
- plastische/duktile Deformation bei erhöhter Temperatur (Scherzonen, Falten, Biegungen)

Auch Sedimentgesteine werden nach Ursprung und mineralischer Zusammensetzung klassifiziert, jedoch methodisch vorgegeben etwas komplexer. Sogenannte (silizi-)klastische Sedimentite (**Trümmergesteine**) sind aus verfestigten Ablagerungen von Verwitterungsschutt entstanden. Die Klassifikation erfolgt vorrangig nach der Korngröße des zuvor lockeren Materials, d.h. [Sediment] → [Sedimentit]:

- Ton → **Tonstein**
- Silt (=Schluff) → Siltstein (=Schluffstein)
- Sand → **Sandstein**
- Steine (z.B. Gerölle anderer Gesteine oder aus Quarzgängen) → **Konglomerat**

Es sind sämtliche Übergänge und Mischungen möglich. Erweiterte Namen wie z.B. Quarzsandstein beziehen sich auf die mineralische Zusammensetzung.

Eine weitere bedeutende Gruppe der Sedimentgesteine stellen die **Karbonate** dar. Werden sie von dem Mineral Calcit (Ca-Karbonat) dominiert, spricht man von **Kalkstein**, bei Dolomit (Ca-Mg-Karbonat) heißt auch das Gestein Dolomit. Aus der mechanischen Verwitterung sind Trümmergesteine analog zu den silikatdominierten Sedimentgesteinen definiert (nach Korngröße: Kalkschlamm, Mikrit; Kalksandstein etc.). Vielfach haben die Trümmer biogenen Ursprung (Bioklasten), wie etwa Muschelschalen, Riffschutt oder kalkige Mikrofossilien, die unterschiedlich häufig vorkommen und sogar gänzlich das Gestein aufbauen können. Der Hauptteil der Kalkschlämme in den Flachmeeren und mäßig tiefen Ozeanen ist das Produkt von Plankton. Die kalkigen Gehäuse von Einzellern (Foraminiferen, Coccolithophoriden) sinken nach deren Absterben zum Meeresboden und werden als **Mikrofossilien** zu Gesteinsbildnern. Der **Plattenkalk des Altmühltals** ist ein klassisches Beispiel hierfür, ebenso Kreiden.

**Karbonate: Salze der Kohlensäure, d.h. Minerale mit der Gruppe  $-CO_3$**

Biogen gebildete oder durch Verdunstung ausgefällte Karbonate nehmen unter den Sedimentgesteinen eine Sonderstellung ein, da die Kristallisation als Neubildung erfolgt. Die gelösten Ionen sind im Wasser vorhanden. Calciumionen fallen aus der Verwitterung vieler Gesteine an. Hydrogenkarbonat-Ionen stehen im Gleichgewicht mit dem Kohlenstoffdioxid der Atmosphäre. Somit ist der Kalkhaushalt der Erde eine Steuergröße des Weltklimas (Kohlenstoffdioxid als Treibhausgas, hinter Methan und Wasserdampf).

Die Sedimentologie beschäftigt sich ferner mit Braun- und Stein-**Kohlen** (Fossil des Torfs), **Salz** (Evaporite, d.h. Verdunstungsgestein) und Kieselschlamm (Massenablagerung von Kieselalgen als Mikrofossilien). In Überschneidung mit der Vulkanologie können Vulkanasche (**Tuff**) oder Ablagerungen von Glutwolken (**pyroklastische Ströme**) sedimentologisch beschrieben werden und natürlich auch Fossilien enthalten. Alle Sedimente können theoretisch in Kombination auftreten.

## Sedimentologie

Alle Gebiete der Erde lassen sich einem von drei grundsätzlichen Typen zuordnen:

- **Abtragungs-/Erosionsgebiete**, also Erhebungen wie Gebirge oder Hochebenen, welche durch atmosphärische und hydrosphärische Einflüsse eingeebnet werden. Erosion ist gewissermaßen die Gegenkraft zur Gebirgsbildung, d.h. ohne Atmosphäre wären die Gebirge um ein Mehrfaches höher und schroffer. Gäbe es dagegen keine Gebirgsbildung, wäre die Landoberfläche flach (ggf. überflutet). Erosion kann nur in Ausnahmefällen unter Wasser stattfinden.
- **Sedimentbecken** als Gebiete der Ablagerung lockeren Materials (Sediment) und dessen Verfestigung (Sedimentgestein). Nur in diesen Gebieten bilden sich Fossilien, welche darum beinahe ausschließlich das Leben im Wasser und in Tiefländern überliefern. Sediment entsteht während der Erosion, fällt chemisch aus oder wird von Organismen produziert (Torf, Kalkschlamm, Riffe, Riffschutt). Tektonische Prozesse, die andernorts Gebirge auftürmen, können Becken fortschreitend tiefer machen und so die Kapazität für Sedimente erhöhen.
- Stagnationsgebiete zeigen nur kleinräumig Erosion und/oder Sedimentation, weshalb es nach einigen Jahrtausenden zur **Bodenbildung** kommt. Durchgehend bewachsene Flächen wie Wälder sind auf Stagnation angewiesen, um nicht verschüttet oder abgetragen zu werden. Für die terrestrische Paläontologie bedeutet das eine wichtige Verzerrung vieler Befunde: Alte Wälder als die reichsten Lebensräume der Erde sind nur selten Gebiete mit nennenswerter Fossilentstehung.

Sedimentgesteine sind die wichtigste Informationsquelle für Bedingungen an der Erdoberfläche in vergangenen Epochen. Beispielsweise entstehen Dünen nur unter anhaltender Strömung, wobei die Kornstruktur Auskunft darüber gibt, ob das Medium Wind oder fließendes Wasser war. Ein Stapel aus sich wiederholt abschneidenden Schrägschichtungen in einem Sandstein spricht für ein Flussbett. Ausgedehnte Flächen mit Rippelmarken deuten auf ein Flachwassermilieu mit gleichmäßiger Strömung oder Wellenbewegung. Sehr feine und gleichmäßige Schichten sind nur im Stillwasser der Tiefsee oder in einem See zu generieren. – Kurz gesagt: die Art und Struktur der Sedimentgesteine in ihrem ganzen geologischen Kontext spiegeln die Bildungsbedingungen. Ein bestimmtes Milieu aus exogenen (atmosphärischen, hydrologischen, ökologischen) Faktoren wird als **Fazies** bezeichnet.

Die Beschreibung einer Fazies bezieht möglichst genau alle Beobachtungen ein, auch den Fossilinhalt. In einigen Fällen sind daraus sehr eindeutige Ableitungen möglich. Fragmente von Stachelhäutern (Seeigel, Seelilien etc.) beispielsweise sind lokal häufig und schließen immer Süßwasserfazies aus.

Von großer Bedeutung ist die Rheologie (Strömungseigenschaften, Strömungsregime). Fällt die Bewegungsenergie eines Flusses unter einen bestimmten Wert, sind nur noch feinere Körner bis zur Trübe transportierbar. Grobe Gerölle sprechen demnach für eine hohe Strömungsenergie, was eine gewisse Nähe zum Liefergebiet andeuten kann. Je weiter der Transport, umso feiner ist das Material, das noch bis zu einem bestimmten Punkt getragen werden kann: Schwebstoffe gelangen bis ins offene Meer, während Sand im Mündungsbereich abgesetzt wird und ein Delta dort aufbauen kann, wo die Fließgeschwindigkeit sprunghaft abnimmt. – In ähnlicher Weise werden **marine** Systeme gegliedert in Lagunen, Riffe, Vorstrand, Tiefsee etc.

**marin: im Meer lebend  
oder zum Meer gehörig,  
im Meer gebildet**

Übergeordnet enthalten Sedimentgesteine auch Klimasignale. Je nach vorherrschenden Bedingungen sind Kohlen nur in bestimmten geografischen Breiten generierbar. Ebenso sind Erosionsraten von meteorologischen Faktoren abhängig. Allein die Art der Verwitterung ist das direkte Resultat aus Temperatur und Feuchtigkeit. Kilometerdicke Stapel aus roten Sedimentgesteinen belegen eine deutlich trockenere, wärmere und wechselfeuchte Situation während des Perm und der frühen Trias.

Neben diesen Ableitungen im Raum bzw. kurzzeitiger Dimension überliefert die grundsätzliche **Schichtung** in Sedimentgesteinen eine **chronologische Abfolge**. Sofern ältere Sedimente nicht im Zuge einer Gebirgsbildung massiv gefaltet und dabei überkippt wurden, gilt der Grundsatz: Im tieferen Bereich eines Profils (das „Liegende“) spiegelt sich ältere Zeit, im höheren Bereich („Hangendes“) sind nachfolgende Prozesse dokumentiert. Im Zweifelsfall gibt es vielfach Anzeiger dafür, wo ursprünglich oben und unten lagen (Rinnen, Grabspuren, Wurzelröhren, Trockenrisse etc.). Lücken in diesen versteinerten Archiven entstehen durch aussetzende oder nachträglich erodierte Ablagerungen. Zudem schwanken die Ablagerungsraten beträchtlich (einige Zentimeter Seeboden können tausende Jahre repräsentieren, Schlammströme können in Minuten mehrere Meter Sediment absetzen).

Bereits erforschte Profile bestimmter Regionen sind miteinander korrelierbar durch den Fossilinhalt, eindeutige Ereignisse (z.B. überregionale Ablagerungen von Vulkanaschen) und die generelle Entwicklung eines Sedimentbeckens. Daraus und aus der Evolution der Organismen leitet man eine bestimmte **Stratigrafie** ab, d.h. eine normierte Benennung und Datierung für Epochen und die sie repräsentierenden geologischen Einheiten. Für überregionale bis globale Stratigrafie existieren Kommissionen, die die normierenden Schichten und Datierungen verbindlich festlegen. Diese Arbeit ist inzwischen weit fortgeschritten. Zu den Aufgaben zählt auch die Normierung historisch gewachsener Begriffe für Formationen (z.B. Jura: Oberjura: Tithon).

Aus der Synthese der Räumlichkeit (Faziesmuster) und der Zeitlichkeit (Stratigrafie) ergibt sich eine Naturgeschichte, die für verschiedene Perspektiven rekonstruiert werden kann. Neben der Evolution von Organismen in Abhängigkeit ihrer Lebensräume (Ökologie) können Klimageschichte, die Verteilung von Landmassen und Küstenlinien oder die Entwicklung und Einebnung von Gebirgszügen betrachtet werden.

# Grundlagen der Paläontologie

Paläontologie, wörtlich die Lehre vom vergangenen (Lebe)Wesen, ist die Schnittstelle zwischen Geologie und Biologie. Sowohl die Methoden als auch die Fragestellungen rekrutieren sich aus beiden Wissenschaften: in der Geologie hauptsächlich aus der Sedimentologie und Beckenentwicklung; in der Biologie sind die Evolution und (Pal)Ökologie vorrangig. Das Zusammenspiel aus geologischer Zeit bzw. den wechselnden Bedingungen auf der Erde und der Evolution kann auch als **Geobiologie** bezeichnet werden, an welcher die Paläontologie teilnimmt. Von biologischer Seite aus gesehen ist die Paläontologie eine Erweiterung der Ökologie in die sog. tiefe Zeit der Erdgeschichte („Tiefenzeit“ wird in der Wissenschaft oft anstelle der mythologisch-poetischen „Urzeit“ verwendet). Ökologie und Evolution sind die untrennbar verwobenen Säulen der Biologie, weshalb auch die klassische (rezente) Biologie letztlich nicht ohne erdgeschichtliche Blickrichtung auskommt.

Im Gegensatz zu einem rein biologischen Ansatz der Evolution, wie sie etwa zu Darwins Zeiten nötig und zunächst auch zielführend war, beschäftigt sich Paläontologie mit **Fossilien**, also im Sedimentgestein erhaltenen Komponenten biologischen Ursprungs. Die Datengrundlage verliert in fast allen Fällen ihre biochemische Natur, was z.B. genetische und andere molekularbiologische Untersuchungen beinahe gänzlich ausschließt. Ähnlich steht es um die Verhaltensbiologie, welche mithilfe von Spurenfunden und wenigen anderen Quellen nur fragmentarisch einbezogen werden kann. Die systematische Paläontologie/Paläobiologie basiert auf morphologischen Merkmalen (zumeist von Hartteilen) und physiologischen Rückschlüssen.

Wie für alle historischen Systeme gilt die Faustregel: Je jünger ein Befund, umso zuverlässiger ist er hinsichtlich Genauigkeit und Datendichte. Dies ergibt sich statistisch aus der Anfälligkeit für Verfälschung, Zerstörung, Umwandlung oder Verlust. Fossilien sind Teil des Sedimentgesteins und damit des Gesteinskreislaufs.

## Typen von Fossilien

Das Wort Fossil bedeutet „Ausgegrabenes“ und wurde noch im 18. Jahrhundert auch auf Minerale angewendet. Mit dem Aufkommen der systematischen Sammlung und Analyse sog. „Petrefakten“ (veraltetes Synonym für Versteinerung) im 19. Jahrhundert erforderte der Bezug zur rezenten Lebewelt eine eigenständige Disziplin.

Als **Fossil** (bzw. Adjektiv: etwas ist fossil, z.B. fossile Arten) bezeichnet man jedes biogene (d.h. durch Organismen erzeugte) Objekt, das ein bestimmtes Alter hat, je nach Setzung 10.000 Jahre (also älter als das Holozän als gegenwärtiges Erdzeitalter) oder pauschal älter als eine Million Jahre. **Versteinerung** dagegen bedeutet, dass ein Biogen permineralisiert ist, also durch sekundäre Minerale nachgeformt. Es gibt also Fossilien, die nicht versteinert sind, ebenso wie Versteinerungen, die sehr jung sind. Diese Unterscheidung wird in der Regel sehr locker gehandhabt. Bei anderer Wortverwendung, etwa wenn es um fossile Arten oder fossile Ökosysteme geht, spielt das Kriterium der Versteinerung des individuellen Fossils keine Rolle mehr. Zudem muss eine Permineralisation nicht vollständig sein. Daher empfiehlt sich eine zeitliche und wenig strenge Definition dessen, was als Fossil/fossil gilt.

Zwei wesentliche Gruppen von Fossiltypen müssen unterschieden werden:

- Körperfossilien
- Spurenfossilien

**Spuren** sind als Verformung des Sediments (einschließlich enthaltener Körperfossilien) definiert, die biogenen Ursprungs sind. Merkmale wie Trockenrisse, Strömungsmarken, Wellenrippeln, selbst Schleifmuster treibender Tierleichen sind ohne Einwirkung lebender Wesen entstanden und werden darum abgrenzend als Marken bezeichnet. Spuren durch Organismen sind Zeugen der **Lebenstätigkeit**, d.h. sie stehen nicht im Zusammenhang mit dem Tod des jeweiligen Individuums. Mit Einschränkung zählen

Wurzelröhren von Pflanzen in diese Kategorie. Sehr bedeutsam sind **Wohnbauten** von Muscheln, Würmern, Krebsen oder Wirbeltieren. Daneben gibt es **Fraßspuren**, etwa als Zahnspuren an Knochen von Beutetieren, Anbohrungen von Schalen durch verschiedene Würmer oder Bohrmuscheln, Weidespuren von Schnecken in Algenbelägen, zuweilen auch in Bisspuren vernarbte Blätter.

Die bekanntesten Spuren sind **Laufspuren**, teils auch Schwimmspuren. Fährten und einzelne Fußabdrücke (Trittsiegel) sind von vielen Wirbellosen bekannt, berühmt vor allem in Form von Vierfüßern. Vom Landgangs der Wirbeltiere bis in die Gegenwart sind Spurenerhaltungen (Ichnia, Ichnofossilien) bekannt. Ihre Erforschung einschließlich der Bedingungen für eine gute Erhaltung beschäftigt eine ganze Disziplin, die Ichnologie. Bestimmte Fährtenpezies werden in einer eigenen, parallelen Systematik beschrieben, da nur sehr selten der exakte Erzeuger bekannt und einer biologischen (Morpho-) Spezies zuordenbar ist.

Nur in seltenen Fällen kommen Knochen und fossile Fährten in denselben Schichten vor. Vielfach sind ganze Tiergruppen nur durch Fährten bekannt bzw. in bestimmten Regionen und Zeiten nachgewiesen. Das Grundproblem der Ichnologie besteht in der Interaktion mit dem Sediment: Ein und dasselbe Tier kann je nach Untergrundkörnung, -feuchte, -zusammensetzung etc. verschiedene Spuren erzeugen. Dagegen können sehr ähnliche Fußformen zu unterschiedlichen Tieren gehören.

Als **Körperfossilien** fasst man alle Reste zusammen, die den Organismus selbst oder seine Körperteile erhalten. Körperfossilien setzen zumeist den **Tod eines Lebewesens** voraus; **Ausnahmen sind** leere Eierschalen, Häutungsreste, Federn, abgeworfene Geweihe, ausgefallene Zähne, versteinertes Kot (sog. Koproolithen) oder bestimmten Pflanzenteile. Die naheliegende Annahme der Fossilentstehung ist dabei zuerst eine normale Sterblichkeit durch Krankheit, Alter, Verletzung, Vergiftung etc. Im Gegensatz dazu muss ein Massensterben gesondert begründet werden. Häufige Funde an einer Stelle lassen also zuerst auf reiches Leben schließen; erst Indizien für einen gemeinsamen Tod in kurzer Zeit sprechen für ein katastrophales Ereignis. In ähnlicher Weise wird das Aussterben von Arten durch den Wegfall im Verlauf der Zeit (Stratigrafie) erkannt, also gerade durch die Nichtanwesenheit bestimmter Fossilien.

Theoretisch kann jegliches Gewebe fossil erhalten bleiben. Die Bedingungen, denen ein Biogen vor und nach der Einbettung ausgesetzt ist, bestimmen den Grad der Erhaltung. So kann ein Körper völlig aufgelöst oder sehr vollständig erhalten werden. Entsprechend ist die Erhaltung verschiedener Fossilien in einer Fundstelle quasi identisch, während Reste derselben Arten in anderen Fundstellen völlig anders erscheinen. Der Einfluss des Organismus selbst liegt hierbei im **Erhaltungspotential**. Die Struktur und die Beschaffenheit bestimmter Organe gibt hier eine starke Differenzierung vor, d.h. von Wirbeltieren bleiben zumeist nur Knochen und Zähne erhalten, denn diese sind biomineralisch aufgebaut und verwesen nicht, zudem werden sie nach der Einbettung nur schwer aufgelöst. Ein extremes Gegenbeispiel sind fossil erhaltene Quallen, die nur unter ganz speziellen Bedingungen erhalten bleiben. Grundsätzlich haben **Skeletteile** als mineralisierte Strukturen das größte Erhaltungspotential. Die **Eierschalen** von Dinosauriern sind die am stärksten mineralisierten im Tierreich, was sie stellenweise häufig erhaltungsfähig machte. Auch für Eiertypen existiert übrigens eine eigenständige Systematik (Parataxonomie).

**Taphonomie:** beschreibt alle Prozesse, die auf ein totes Lebewesen bis zu dessen Auffindung als Fossil einwirken.

Die Prozesse rund um ein potentielles Fossil werden in der **Taphonomie** beschrieben, eingeteilt in zwei Phasen:

- Biostratinomie, die Gesamtheit aller Einflüsse bis zur Einbettung
- Diagenese, die Gesamtheit der Einflüsse nach der Einbettung

Biostratonomische Prozesse beinhalten den **Zerfall von Weichgewebe** nach dem Tod eines Tiers, etwa die Verwesung (unter Luftzufuhr) oder Fäulnis (unter Luftabschluss, z.B. durch Feuchte) des Fleisches. Je länger ein Kadaver an der Oberfläche exponiert ist, umso wahrscheinlicher ist sein **Transport** durch Wasser bzw. Schlamm, aber auch durch Aasfresser oder an Knochen nagende Kleintiere. Jeder Transport beinhaltet die Möglichkeit des Zerfalls (**Disartikulation**), insbesondere bei bereits skelettierten Leichen ohne festen Knochenzusammenhalt. Bei im Wasser treibenden Körpern können in fortschreitendem Zerfall ganze Körperteile abgetrennt werden und separat vom Rest eingebettet werden. Häufig betrifft dies Gliedmaßen, ganze Schultergürtel oder einzeln gefundene Unterkiefer. **Artikulierte Skelette** sprechen in der Regel für eine rasche Einbettung, da sie ja sonst theoretisch in viele Einzelteile zerfallen wären. Eine

Aufgabe der Biostratonomie ist auch die Klärung, ob Massenfunde z.B. vieler Dinosaurierarten auf Gruppenleben zurückzuführen ist oder ein bestimmter Ort bevorzugt die nacheinander antransportierten Körper konserviert (Morast, Flussbiegungen). Schließlich ist, falls überhaupt möglich, die Feststellung der Todesursache Bestandteil dieser Teildisziplin. Fallen Einbettung und Tod zusammen, also beim Verschütten lebender Tiere, umfasst die taphonomische Analyse fast nur diagenetische Prozesse.

Die **Diagenese** betrifft gleichermaßen das (potentielle) Fossil wie das einbettende Matrixgestein. Hierzu zählt die **Kompaktion** durch fortschreitende Auflast nachfolgender Sedimentation. In Sandstein und vielen Kalksteinen ist die Kompaktion geringer. Sedimente mit hohem Tonanteil enthalten dagegen große Anteile an Wasser, welches bei der Kompaktion ausgepresst wird. Der Volumenverlust führt dann zu teils erheblicher Plättung des Fossils.

Das ausgepresste Wasser steigt im Sediment relativ nach oben. Dies ist die erste von möglicherweise vielfachen **Durchströmungen mit Grundwasser**. Grundwasser kann je nach Bedingungen verschiedene Mineralien antransportieren oder durch Lösung abtransportieren. Die Verfügbarkeit von Grundwasser, Temperatur, Sauerstoffgehalt, pH-Wert und chemische Lösungsfracht des Sedimentgesteins führen zu Umkristallisationen (besonders in Kalkstein) und vielfältigen mineralogischen Effekten. Biogene wie Knochen oder Schalen können aufgelöst werden oder mit anderen Mineralen umkrustet. Ursprüngliche Biominerale können durch Neubildungen ersetzt werden. Diese Permineralisation macht im engeren Sinne die **Versteinerung** aus.

Je nach Wirkungsraten der einzelnen diagenetischen Prozesse kommen unterschiedlich stark veränderte Fossilien zustande. Oftmals treten Brüche auf. Bei niedrigen pH-Werten reagieren Knochen über Jahrmillionen sogar plastisch, werden also unter der Auflast bruchlos verbogen.

Ein spezieller Fall diagenetischer Bildungen ist die Entstehung von **Konkretionen**. Da eingebettete Biogene durch ihren biologischen Zerfall kleinräumige Milieuänderungen erzeugen (Temperatur, pH-Wert, Sauerstoffgehalt etc.), lagern sich möglicherweise gerade um solche Zentren Minerale an, die aus dem Grundwasser ausfallen. Auf diese Weise entstehen harte Knollen aus Kieselsäure, Kalk, Phosphorit oder Erzen, die bei Verwitterung oder Abbau eines Sedimentgesteins anfallen. Diese Knollen (teilweise als **Geoden** bezeichnet) sind vielfach hoffig für Fossilsammler. Sie können z.B. unzerdrückte und detailliert erhaltene Krebse oder Fische enthalten, sogar meterlange Saurierskelette, winzige Mikrofossilien – oder sie gehen auch nur auf unscheinbare Bakterienkolonien zurück.

**Weichteilerhaltung** hat in der Paläontologie stark an Beachtung zugenommen. Unvollständig abgebaute Biomasse oder deren Nachzeichnung durch zersetzende Mikroorganismen kann oft beeindruckende Details offenbaren. In einigen Fällen sind sogar fossile Farbreste von Muscheln, Fischen, Käfern oder Federn bekannt. Hierfür ist neben besonderen biostratonomischen Bedingungen vor allem eine geeignete Diagenese vonnöten.

Gehemmter biologischer Abbau ist auch dann möglich, wenn Sauerstoffmangel am Boden eines Gewässers die Aktivität von Mikroben verhindert. Die Plattenkalke des Altmühltals wurden unter solchen Bedingungen abgelagert. Zwar ist die organische Substanz inzwischen weitgehend abgebaut, doch blieben Gefiedermerkmale des Urvogels und anderer kleiner Dinosaurier, Insektenflügel, Häute von Flugsauriern oder Borsten von Würmern mit beeindruckenden Details erhalten. Im Bild: das Londoner Exemplar des Urvogels, des ersten paläontologischen Beweises eines evolutiven Bindeglieds.



## Methoden der Paläontologie

Grundlegend für jede Paläontologie ist der Bezug zu Fossilien, weshalb neben der Revision in Sammlungen die fortlaufende Suche nach neuem Material im Mittelpunkt steht. Man muss sich vor Augen halten, dass nur ein Bruchteil der oberflächlich anstehenden Lokalitäten überhaupt hinreichend beprobt ist. Allein gemessen an den erreichbaren Fossilien ist der tatsächliche Bestand sehr klein. Fossilien im Allgemeinen sind eben keine Ausnahme.

Makrofossilien werden in der Regel durch **Grabungen** gewonnen. Hierbei stellt jede Lokalität ihre eigenen Anforderungen an Geschick, Werkzeug und Personalaufwand. Jedes Land hat eigene juristische Regelungen darüber, wer welches Fossil auf wessen Boden bergen oder gar behalten darf. In Deutschland ist dies Ländersache (sog. Landesschatzregale). Sehr strenge Regeln von staatlicher Seite gelten beispielsweise in Russland und China.

Je nach Matrixgestein und Erhaltungszustand sind unterschiedlichste Arten der **Präparation** nötig, um ein Fossil hinlänglich untersuchbar zu machen. Dies erfolgt mechanisch über Werkzeuge und/oder chemisch durch Säurelösung (insbesondere Karbonate lassen sich gezielt ätzen). Oftmals kommen Harze und Kleber bei der Stabilisierung der Präparate zum Einsatz.

Mikrofossilien werden zumeist in Form ganzer Gesteinsproben im Feld gesammelt. Durch mechanische und/oder chemische Zerkleinerung wird das Gestein geschlämmt und in ein siebfähiges Schüttgut überführt. Die getrockneten Bestandteile werden dann zeitaufwändig unter dem Mikroskop ausgelesen, um Einzellergehäuse, kleine Zahnkränze, Schuppen, Schwammnadeln oder andere Biogene zu gewinnen. Die **Mikropaläontologie** ist essentiell für die Bewertung zeitlicher (stratigrafischer) oder ökologischer (fazieller) Ergebnisse. Die Daten sind statistisch deutlich aussagekräftiger als bei Makrofossilien.

In der Beschreibung der Morphologie/**Anatomie** orientiert sich die Paläontologie an der Biologie und hat diese wiederum mehrfach beeinflusst. Sofern es die Fundlage erlaubt, werden Merkmale analysiert hinsichtlich ihrer Aussagefähigkeit über geschlechtsspezifische Charakteristika, Wachstumsreihen einer Art oder Anpassungen, einschließlich der Funktionsmorphologie. Die Darstellung der Anatomie erfordert verschiedene Methoden der Fotografie (z.B. Schlagschatten, UV-Licht), der wissenschaftlich interpretierenden Zeichnung, verstärkt 3d-Scan-Verfahren oder gar tomografische Methoden. Mikroskopie und Raster-Elektronen-Mikroskopie (REM) werden analog zur Geologie und Biologie eingesetzt.

Grabgemeinschaften (Taphozöosen) sind sämtliche Fossilien einer Lokalität und derselben stratigrafischen Einheit. Als Annäherung an fossile Ökosysteme werden sie in der **Palökologie** betrachtet. Eingedenk der Tatsache, dass sog. taphonomische Filter den Befund verzerren (d.h. die Grabgemeinschaft hat nicht dieselbe Zusammensetzung wie die reale Flora und Fauna einer Region in einer Zeit), wird versucht, die ökologische Evolution nachzuvollziehen. Besonders interessant ist dabei, wie die Lebewelt auf Umweltstress reagiert, am extremsten während oder nach Massenaussterbe-Ereignissen.

Die **Paläobiogeografie** untersucht Verbreitungsmuster bestimmter Arten, Gruppen oder Ökotypen auf der Erde. Die Kenntnis früherer Kontinentalverteilungen ist eine wichtige geologische Voraussetzung. Interessanterweise wurde die Kontinentaldrift (wieder)entdeckt und begründet mittels Fossilien, deren Verbreitungsgebiete sich in der heutigen Situation nicht erklären lassen.

Die Physiologie fossiler Lebewesen wird zunehmend durch Untersuchung der **Histologie** ermöglicht. Man betrachtet Zell- und Gewebemuster, die in versteinerten Hölzern, in Blättern und üblicherweise in Knochen erhalten bleibt. Vor allem Eigenschaften des Wachstums lassen Aussagen über die Stoffwechselraten zu, etwa bei der Frage, welche Saurier gleichwarm oder wechselwarm waren. Die Analyse erfolgt zumeist über hauchdünn geschliffene Querschnitte der Fossilien auf Glasträgern, die im Durchlicht mikroskopisch untersucht werden können.

**Nicht-invasive Methoden** dringen heute auch in mikroskopische Bereiche ein. Micro-CT und Synchrotron-Aufnahmen können winzige Details erfassen (beispielsweise die Nervenbahnen in fossilen Fischschädeln), ohne das Fossil dabei zu zerstören oder sich bei der Präparation für eine Seite entscheiden zu müssen.

Die **Geochemie** versucht chemische Signaturen für die Rekonstruktion biologischer oder diagenetischer zu nutzen. Eine spezielle Anwendung misst das Verhältnis unterschiedlich schwerer Isotope eines Elements. Natürliche Prozesse führen nämlich zur Sortierung (Fraktionierung) dieser Isotope in der Natur. Beispielsweise werden bei der Verdunstung von Wasser leichtere Sauerstoffatome bevorzugt, was über

Niederschlag dazu führt, dass Süßwasser ein anderes Verhältnis von Sauerstoff mit dem Atomgewicht 16 zu Sauerstoff 18 aufweist. Dieses Verhältnis bauen Lebewesen durch ihren Stoffwechsel in ihren Körpern ein. Zähne überliefern diese Verhältnisse und lassen Rückschlüsse über Lebensgewohnheiten zu. Auch Paläo-Temperaturen werden aus dieser Isotopie abgeleitet. Calcium-Isotope werden entlang der Nahrungskette fraktioniert, weshalb die gemessenen Verhältnisse Auskunft darüber geben, welche Position ein Tier in der Nahrungskette einnahm.

Zwei entscheidende Anwendungen auf die Geologie bestehen in der Bewertung regional häufiger Fossilien. Sind sie für bestimmte Milieus typisch, kann man sie als ökologische Zeiger verwenden (**Faziesfossilien**). Sind sie faziell variabel, aber typisch für einen engen Zeitabschnitt, werden sie für die Biostratigrafie eingesetzt (**Leitfossilien**). Mittels Leitfossilien kann beispielsweise bei Bohrungen navigiert werden (Mikrofossilien im Bohrschlamm).

In Anlehnung an die historische Geologie bedient sich die Paläontologie in ihren Interpretationen des **Aktualismus**. Dieser besagt, dass die gegenwärtig geltenden Naturgesetze auch auf die tiefe Zeit anwendbar sind. Natürlich ist das nur eingeschränkt als Grundsatz anwendbar. Chemische und physikalische Gesetze haben sicher immer gleich gegolten. Alle abgeleiteten Umstände sind prinzipiell änderbar. Beispielsweise war die Erdrotation früher schneller, d.h. mehr und kürzere Tage machten ein Jahr aus. Dies ergibt sich aus physikalischen Zwängen (und ist z.B. an Tages-Wachstumsringen von Korallen nachgewiesen), stellt aber eine Abweichung von heutigen Gegebenheiten dar.

## Datierungsmöglichkeiten

**Absolute Altersbestimmung** in der Geochronologie beruht auf dem Vorkommen instabiler, d.h. radioaktiver Isotope. Solche Radionuklide zerfallen exponentiell. Die Halbwertszeit etwa ist eine quasi konstante Größe. Misst man das Verhältnis des noch vorhandenen radioaktiven Mutterisotops und des aus dem Zerfall resultierenden stabilen Tochterisotops, kann der Zeitpunkt bestimmt werden, bei welchem der Zerfall begann. Dieser Zeitpunkt liegt beim Erstarren eines Kristalls, welcher die entsprechenden Elemente in seine Mineralformel einbauen kann. Die Fehler lassen sich berechnen und werden mit fortschreitender Methodik immer geringer. Die wesentlichste Einflussgröße auf Fehler ist eine chemische Diagenese (also nachträgliche Alteration) des Kristalls, welche jedoch erkannt werden kann.

Prinzipiell sind die meisten magmatische Gesteine datierbar. Die Untersuchung von **Vulkanaschen** ist paläontologisch sehr begehrt, da diese inmitten der Schichtung von Sedimenten auftreten und absolute Zeitmarker in unmittelbarer Verbindung mit Fossilien darstellen können. Anhand von Zirkonkristallen, die nach der Verwitterung z.B. in Sandsteinen erhalten sein können, ist auch ein Minimalalter reiner Sedimentgesteine feststellbar. Die Datierung des Erdalters erfolgt durch Fragmente der ältesten bekannten Gesteine sowie erdverwandter Asteroiden.

Es gibt verschiedene Zerfallsreihen, die, wenn sie in denselben Gesteinen chemisch vertreten sind, unabhängig voneinander zuverlässige Alter ergeben. Damit ist der Ansatz physikalisch abgesichert. Am beliebtesten sind die Zerfallsreihen Uran(235)→Blei(207) oder Uran(238)→Blei(206), daneben Rubidium(87)→Strontium(87) und andere.

Recht bekannt ist die Radiokohlenstoffdatierung (Radiokarbonmethode) mit C(14)→C(12), die bei archäologischen Anwendungen erprobt wurde. Sie reicht allerdings nur bis etwa 60.000 Jahre vor heute zurück, hilft also Paläontologen nur bei Funden der spätesten Eiszeit, doch nicht in geologischen Zeitdimensionen.

Es gibt Systeme abzählbarer Jahre. Die Dendrochronologie zählt **Jahresringe von Bäumen** in saisonalem Klima (ohne Jahreszeitenwechsel wäre das Holz zu gleichmäßig, wie etwa bei Regenwaldgehölzen). Durch bestimmte Ereignisse wie Dürrejahre oder Brände lassen sich Bäume einer Region so korrelieren, dass Jahresringtabellen von 10.000 Jahren Länge möglich sind. Die Anwendung geht zumeist nur bis in die späteste Eiszeit zurück und ist für die Archäologie oder Klimaforschung von Bedeutung. Fossile Befunde sind zwar nur fragmentarisch gewinnbar, etwa in versteinerten Wäldern (Fundstellen mit verkieselten Baumstämmen, z.B. Chemnitz, Brasilien, New Mexico). Doch spiegeln sie einen konkreten Zeitraum mit höchster Auflösung.

Methodisch ähnlich sind **Secablagerungen** (Laminite), deren feine Lagen einzelne Jahre repräsentieren (Warven). Lückenlos reichen diese Klimaarchive bis über 20.000 Jahre zurück. Aber auch sehr alte Systeme sind mit dieser Methode genau aufgelöst und lassen beispielhaft die Umweltentwicklung z.B. vor 290 Millionen Jahren über wenige Jahrtausende nachvollziehen. Wo eine vulkanische Lage zu finden ist, kann ein absolutes Alter mit der Methode kombiniert werden (allerdings in geologischen Dimensionen, nicht mit der Genauigkeit eines Jahrtausends).

Die **Biostratigrafie** als verbreitetste relative Datierungsmethode arbeitet mithilfe von Leitfossilien. Eine oder besser mehrere Arten von Fossilien sind häufig, gut bestimmbar und zeittypisch. Mit dieser Methode lassen sich nicht nur verschiedene Regionen zeitlich in Einklang bringen (Korrelation). Auch die zeitliche Auflösung ist bedeutend genauer als absolute Datierungen. Zwar sind keine absoluten Zahlen ermittelbar, jedoch kann man zwischen zwei bekannten absoluten Altern eine sehr genaue Einteilung in Zeitabschnitte vornehmen (z.B. Ammoniten-Zonen, Conodonten („Zähne“ sehr altertümlicher Fische), Muscheln in der Kreide, Schaben und Amphibien im Permokarbon Mitteleuropas). Am genauesten sind hierbei gesteinsbildende Mikrofossilien, die die Evolution lückenlos abbilden.

### Wesentliche Gruppen von Tierfossilien

Um mit den Bezeichnungen der häufigsten (makroskopischen) Fossilbildner umgehen zu können, sollen die Gruppen kurz vorgestellt werden. Jede für sich dokumentiert massive erdgeschichtliche Veränderungen nicht nur auf Ebene der Arten.

**Schwämme** (Porifera) repräsentieren ein Stadium der Tierevolution, in dem Vielzeller noch keine differenzierten Gewebe, Muskel- oder Nervenzellen aufweisen. Einige waren Riffbildner. Einzelne Schwämme filtern Nahrungspartikel aus dem Wasser, welches einen inneren Hohlraum durchströmt. Das Skelett besteht aus einer Vielzahl kalkiger, kieseliger oder organischer Elemente. → ab Kambrium

**Korallen** (Anthozoa: Hexacorallia) sind Blumentiere wie auch die Seeanemonen. Innerhalb der Nesseltiere gehören auch Polypen und Quallen in diese Verwandtschaft. Korallen sind solche Vertreter, die ein kalkiges Skelett als Haftorgan am Untergrund bzw. schützenden Kelch abscheiden. Durch Koloniebildung und Höhenwachstum formen die weichen, mit Tentakeln ausgestatteten Körper vieler Arten **Riffe**, welche wiederum einen gegliederten Lebensraum darstellen. → seit Ordovizium fossil bekannt

Häutungstiere: **Gliederfüßer** (Arthropoden) sind mit Chitin-Skeletten ausgestattete Tiere mit segmentierten Kiemenbeinen. Hierzu zählen (1) **Trilobiten** (siehe Bild; nur im Erdaltertum), Pfeilschwanzkrebse und Spinnentiere (inkl. Milben, Zecken, Skorpione), (2) Tausend- und Hundertfüßer, (3) verschiedenste Krebse (einschließlich der Seepocken) und (4) **Insekten**. Die Bedeutung der Gruppe im Wasser ist enorm. Gliederfüßer waren die ersten Tiere an Land. → ab Kambrium; Fluginsekten ab Karbon

Armfüßer (**Brachiopoden**) tragen zwei Kalkklappen, weshalb vor allem die Fossilien gern mit Muscheln verwechselt werden. Im Unterschied zu diesen handelt es sich bei den Brachiopoden nicht um eine rechte und linke, sondern um eine obere und eine untere Klappe. Nahe des Gelenks durchstößt ein muskulöser Stiel die untere Klappe oder den Raum zwischen den Klappen, was gerade am Fossil oft als Loch erkennbar ist. Mit dem Stiel haften die Tiere am Meeresboden bzw. in Riffen. Bei Öffnung der Klappen kommt ein filigraner Filterapparat zum Einsatz. → ab Kambrium

Mit den Brachiopoden verwandt sind die Moostierchen (**Bryozoen**). Die winzigen Tierchen bilden Kolonien in einem netzartigen Kalkgebilde. Aus jeder Höhlung streckt ein „Individuum“ seinen Filterapparat, um Schwebstoffe einzufangen. Das Gerüst kann korallenartig wachsen oder überkrustet z.B. Muscheln, Tang oder Steine. → ab Ordovizium

Ringelwürmer (Annelida) haben vor allem in Form der **Kalkröhrenwürmer** (Serpulidae) Erhaltungspotential. Muscheln und andere Hartgründe im Meer werden von ihnen oft in großer Zahl überkrustet. Die unregelmäßigen Röhrenskelette bergen beim lebenden Tier einen spiraligen Filterapparat. → fossil ab Trias

In die entfernte Verwandtschaft der Ringelwürmer gehören die **Weichtiere (Mollusken)**. Bedeutsam sind vor allem:

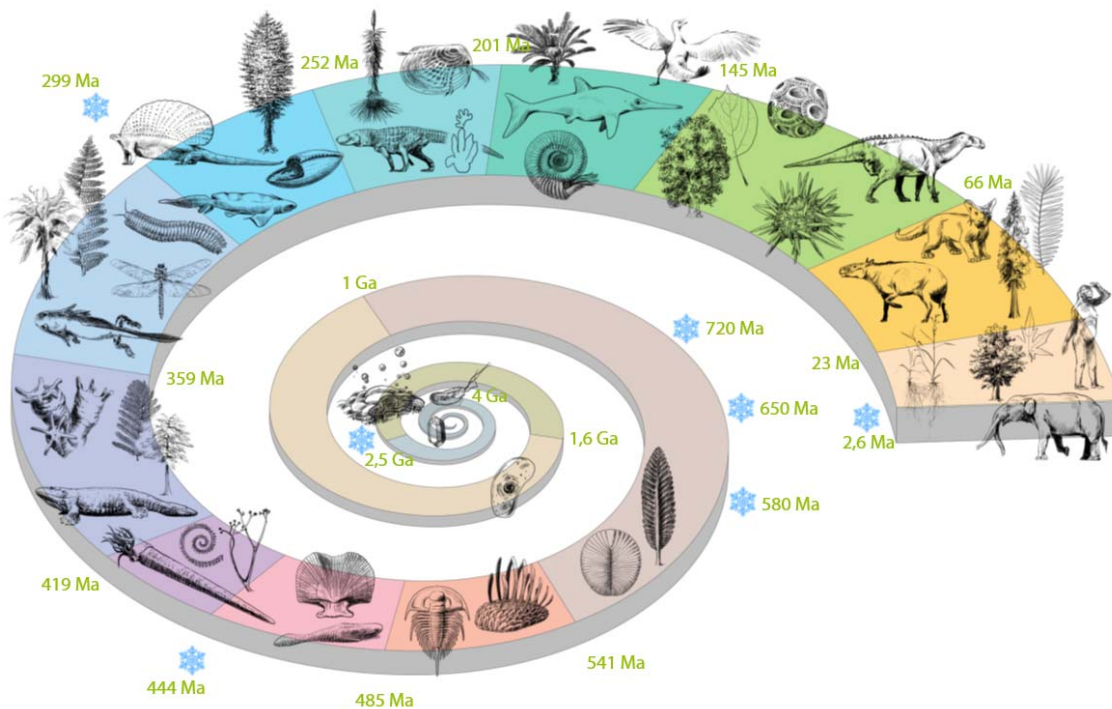
- (1) **Muscheln** (Bivalven) mit ihrer rechten und linken Klappe, die teils festsitzend, teils grabend leben,
- (2) **Schnecken** (Gastropoden) mit einer asymmetrisch gewundenen Kalkschale und
- (3) **Kopffüßer** (Cephalopoden), also Tintenfischverwandte, mit den fossil bedeutsamsten Vertretern
  - (a) **Nautiloideen** (altertümlich ab Kambrium, oft gestreckte Gehäuse mit Kammern, rezent nur das geringelte Perlboot),
  - (b) **Ammoniten** und Vorläufer (symmetrisch gewundenes Gehäuse mit Kammern, Devon bis Trias mit Vorläufern, eigentliche Ammoniten Jura-Kreide) und
  - (c) den kalmarähnlichen **Belemniten** (massives Rostrum = „Donnerkeil“, Karbon bis Kreide).

→ Schnecken, Muscheln und Kopffüßer ab Kambrium nachgewiesen

**Stachelhäuter** (Echinodermata): Das aus kleinteiligen Kalkplatten zusammengesetzte Skelett kann fossil in viele Stücke disartikulieren. Vollständige Körper offenbare die fünfstrahlige Radiärsymmetrie als Besonderheit. Es gibt festsitzende, „laufende“ und treibende Formen. Stachelhäuter sind ausschließlich Meeresbewohner. Bedeutende Fossilien stammen von Seelilien (Bilder), Seesternen und Seeigeln. → ab Kambrium, genannte Vertreter ab Ordovizium

**Wirbeltiere** tragen ein phosphatisches Skelett bzw. Gebiss. Alle altertümlichen Gruppen sind als Fische erkennbar, darunter die Kieferlosen (Neunauge), die restlos ausgestorbenen Panzerfische, die Knorpelfische (Haie und Rochen, Chimären) und die Knochenfische (Strahlenflosser als artenreichste Gruppe, sowie Fleischflosser). Letztere schließen stammesgeschichtlich die Vierbeiner (Tetrapoden) mit ein, da Lungenfische den Lurchen näher stehen als die Quastenflosser. Aus den Lurchen = Amphibien entwickelten sich die vollen Landwirbeltiere (Amnioten: das amniote Ei wird an Land abgelegt), welche die Linie der Säugetier-Ahnen und Säuger umfasst, daneben auch die Reptilien einschließlich der Vögel. → ab Kambrium, Vierfüßer ab Ende Devon

### Bedeutende Schritte in der Evolution der Biosphäre



Zeitspirale mit den wichtigsten stratigrafischen Systemen und Eiszeitaltern

Die **Stratigrafie** weist sowohl geologische als auch biologische Entwicklungen auf der Erde in verbindlich definierten Äonen, Ären, Systemen, Serien und Stufen aus. Vier Äonen werden unterschieden: Das Hadaikum, das Archaikum, das Proterozoikum, und das Phanerozoikum. Gerade die Paläontologie fasst die ersten drei gern informell als „Präkambrium“ zusammen, da erst im Phanerozoikum (beginnend mit dem Kambrium) bzw. dem ausgehenden „Präkambrium“ („Gärten von Ediacara“) vielzellige und erhaltungsfreudigere Organismen dominieren. Im Präkambrium vollzogen sich die wesentlichsten Schritte der Formierung der Erde. Das Leben ist bis auf die letzten 600 Ma mikrobiell bestimmt.

**Stratigrafie: wörtlich „Schichtenerfassung“; Vergleich und normative Verwaltung der Abfolge geologischer Zeitalter**

Die ersten 600 Ma (Hadaikum) reichen von der Proto-Erde (vor der Entstehung des Mondes) bis zur ersten Entstehung kontinentaler Kruste. Mitunter wird auch das Ende des „großen Bombardements“ durch Meteoriten als Grenze angegeben (unsicher, 3,5 bis 3,8 Ga). Der Erdmantel erstarrte im Laufe des Hadaikums. Die frühen Ozeane entstanden und waren vergleichsweise kühl (schwächere Sonnenreaktion).

Ins Archaikum fällt die Entfaltung und vielleicht auch die Entstehung des Lebens. Die Reproduktion organischer Makromoleküle war ein bedeutender Schritt in der chemischen Evolution. Chemofossilien früher Blaualgen (Cyanobakterien) gelten als die ältesten Nachweise zellulären Lebens. Gegen Ende des Archaikums haben diese Lebewesen die Atmosphäre durch Photosynthese mit Sauerstoff angereichert. Ihre Fossilien sind als Stromatholithen bekannt (siehe Bild), große Gebilde aus zyklisch überwachsenen Biomatten (Mikrobenschleim).

Im Proterozoikum sind sedimentäre Prozesse darum durch Sauerstoffanwesenheit geprägt. Die Verwitterung produziert vielfach Oxide. Mehrere Vereisungsphasen fallen in diese Zeit. Im späten Proterozoikum, im sog. Cryogenium, kam es zu einer fast globalen Vereisung („snowball earth“), die das Leben nach den extremsten Schätzungen an den Rand einer Auslöschung gebracht haben soll.

In der letzten Periode des Proterozoikums, dem Ediacarium, erholte sich das Leben nicht nur, sondern brachte eine Vielzahl von Mehrzellern hervor. Nach der berühmten australischen Fundstelle ist die Lebensgemeinschaft des „Garten von Ediacara“ benannt. Der blumige Titel bezeichnet die Vielfalt, die kaum heutigen Tiergruppen zugeordnet werden kann, zudem die oft festsitzende Lebensweise am Meeresboden. Darüber hinaus ist ihre Ernährung für makroskopische Verhältnisse friedlich (Partikelfiltrierer, Bodengraser), worin ein gewisser Anklang an eine „Garten-Eden-Situation“ mitschwingt. Das erste Auftreten von Vielzellern kann man grob mit 600 Millionen Jahren angeben.

Das **Erdaltertum (Paläozoikum)** stellt genau genommen nur die älteste Ära des Phanerozoikums dar. Nacheinander gliedert sich das Erdaltertum in **Kambrium, Ordovizium, Silur, Devon, Karbon** und **Perm**.

Etwa um 541 Ma vor heute endete das Proterozoikum und damit das gesamte „Präkambrium“. Von knapp 4,6 Ga Erdgeschichte ist nur dieser letzte Äon namens Phanerozoikum ökologisch und phylogenetisch (stammesgeschichtlich) direkt vergleichbar mit dem heutigen Zustand der Erde. Mit dem globalen Zusammenbrechen der Ediacara-Gemeinschaften an der Grenze zum Kambrium sind gravierende ökologische Umwälzungen verbunden. Diese sind vorrangig biologisch gesteuert, d.h. es ist zwar ein Massenaussterben zu verzeichnen, jedoch nicht aufgrund einer geologisch oder kosmologisch induzierten Katastrophe. Vielmehr geschieht eine Ablösung durch die uns bekannten Tiergruppen.

Es fällt auf, dass der Fossilbericht fast aller wesentlichen Gruppen von Tierfossilien mit dem frühen Kambrium beginnt (siehe S. 18f). Dahinter scheint eine Radiation, also eine Phase rascher Entfaltung und Diversifikation zu stehen, bekannt als die **kambrische Explosion**. Man muss allerdings beachten, dass dieser Fossilbericht darum einsetzt, weil das Erhaltungspotential erheblich ansteigt, indem diese Gruppen unabhängig voneinander Skelette und andere kalkige Strukturen entwickeln. Die einsetzenden Fossilgemeinschaften des Kambrium reflektieren also weniger die reale Entstehung dieser Gruppen zur selben Zeit, sondern ein gleichzeitiges „Erfinden“ der Biominerale durch Gruppen, die ohne Skelette bereits existierten. Die Bausteine hierfür liegen ohnehin im Meerwasser und der Nahrung vor, sodass Skelette wohl

eine „Umwidmung“ vormaliger Ausscheidungsprodukte waren. Die Ursache eines zeitlich korrelierenden **Biominalisations-Ereignisses** liegt primär im Schutz vor Räubern. Das bedeutet, dass in die friedlichen Lebensgemeinschaften die allgegenwärtigen Räuber-Beute-Beziehungen einbrechen (sog. trophische Eskalation). Vor dem Hintergrund der Ediacara-Gärten darf hier auf dem Feld des Metaphysischen durchaus eine untermeerische „Vertreibung aus dem Paradies“ erkannt werden (als moralisch wertfreie Gedankenstütze).

Eine weitere Umwälzung betraf die Nutzung des Lebensraums. Während die Ediacara-Gemeinschaften am Meeresboden lebte und diesen mit Biomatten versiegelte, brachten die Räuber-Beute-Beziehungen die vertikale Nutzung des Grundes. Diese sog. agronomische Revolution konnte Beutetieren Schutz bringen, doch wurde der Meeresboden zunehmend von Sauerstoff und Biomasse durchsetzt, weshalb auch das Durchsieben und Verdauen des Substrats eine erfolgreiche Strategie wurde. Schließlich entdeckten auch Räuber den Boden als Versteck. Ein biologisches Wettrüsten durchzieht die Evolution des Phanerozoikums vollständig.

Innerhalb des **Kambriums** kann man die schon erwähnte kambrische Explosion verschieden definieren. Mitunter wird sie erst auf die Gemeinschaften bezogen, in welchen große Räuber (*Anomalocaris* bis 1 m) auffällige Kieferwerkzeuge, deutliche Augen, Beine und Flossen zur Fortbewegung oder Fangwerkzeuge aufweisen. Eine berühmte Gemeinschaft ist im Burgess-Schiefer in Kanada dokumentiert. Hier ist eine hochdiverse Fauna meeresbewohnender Gliederfüßer zu finden, zudem erste Vorläufer oder Urformen der Fische, also der Wirbeltiere.

Die Mehrheit der Kontinente war im Kambrium zu einem Superkontinent namens **Gondwana** verschmolzen. Dieser bedeckte die Südpolarregion (das spätere Europa lag deutlich auf der Südhalbkugel), wo Reste der proterozoischen Vereisung noch existiert haben könnten, bis das Klima allmählich wärmer wurde.

Im **Ordovizium** treten Bryozoen und Korallen zum Spektrum der marinen Wirbellosen hinzu, d.h. die festsitzende Überlebensstrategie befindet sich im Aufschwung. Spätestens im Ordovizium sind in bestimmten Küstensümpfen frühe Landpflanzen aufgetreten (zunächst „Algen“, Lebermoose und Moose), was die chemische Verwitterung ankurbelte. Davon abgesehen war das Land eine Wüste. Im späten Ordovizium trat eine Vereisung ein, die nach ihrem Ablagerungsgebiet als Saharavereisung bekannt ist. Wirbeltiere sind in Form der gepanzerten kieferlosen Fische erfolgreich.

Das **Silur** ist die Zeit, in welcher urtümliche Gefäßpflanzen, darunter die ersten Bärlappgewächse, die Erde weiter begrüneten. Auch Flechten sind erstmalig nachgewiesen, die zusammen mit mikrobiellen Belägen deutlich zum Sauerstoffgehalt der Atmosphäre beitragen. Unter den vielfältigen Umgestaltungen der marinen Biodiversität fallen große Seeskorpione als Gipfelraubtiere auf. Die kiefertragenden Wirbeltiere entfalten sich als Panzerfische, danach auch in Form der ersten Knorpelfische (Haie) und der frühesten Knochenfische.

Spätestens im **Devon** war die Landvegetation fähig, verschiedenste Stadien von Wäldern hervorzubringen. Unter den ersten Bäumen ist *Archaeopteris*, eine urtümliche Samenpflanze. (Zuvor dominierten Farne, Bärlappe und andere Sporenpflanzen.) Seit dem ausgehenden Silur bevölkern Tiere die Erde, zunächst mit Gliederfüßern (Insekten und Spinnentiere), erst im späten Devon auch mit den ersten vierfüßigen Wirbeltieren. Im Meer erleben die Fische des Devon eine Blütezeit, besonders die Panzerfische, welche jedoch nicht überlebten: Ein mehrphasiges Aussterben kennzeichnet das späte Devon und ist das bedeutendste Artensterben unter Fischen.

Bekanntlich formten die Wälder des **Karbon** die bedeutendsten Steinkohlen-Lagerstätten in den damals zusammenhängenden äquatornahen Gebieten des heutigen Nordamerika und Europa. Baumfarne, Samenfarne, Bärlappbäume und Schachtelhalmgewächse formten Feuchtwälder. Koniferen dominierten trockenere Regionen. Der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre stieg zunächst auf das heutige Niveau an und dann weit darüber hinaus. Ersten Fluginsekten traten auf. Neben zahlreichen Amphibien entstanden auch die Amnioten mit terrestrischer Eiablage: Reptilien und Säugetier-Ahnen. Die südlichen Landmassen waren anhaltend vereist.

Das **Perm** ist von saisonalem und zunehmend trockenem Klima geprägt. Permanente Vereisung setzt aus. Der Superkontinent Pangäa umfasste beinahe die gesamte kontinentale Kruste, wodurch die kontinentalen Klimaextreme verstärkt wurden. Die Vorläufergruppe der Säugetiere dominierte an Land.

Das Ende des Perm wird definiert anhand des größten Massenaussterbens der Erdgeschichte, bei welchem die marine Fauna am stärksten litt. Trilobiten und bestimmte Korallen verschwanden völlig.

Als Erdmittelalter (**Mesozoikum**) fasst man **Trias**, **Jura** und **Kreide** zusammen. Die Bezeichnung „Zeitalter der Dinosaurier“ ist nicht exakt, bei der Vermittlung aber oft vorzuziehen.

Die **Trias** ist zunächst von der Erholung nach dem Massenaussterben der Perm-Trias-Grenze geprägt. Die Säugetierahnen erholen sich in stark reduzierter Vielfalt, während die Reptilien die Vorherrschaft übernehmen. Zunächst zeichnet sich die Trias durch mannigfaltige „Formenexperimente“ bei den Reptilien aus, darunter auch marine Vertreter. Unter den Amphibien treten noch einmal Großformen auf. Säugetiere entstehen in der höheren Trias und sind auffallend klein; gleiches gilt von den Dinosauriern und anderen Reptilgruppen. In feuchten Gebieten dominieren Bärlappgewächse, Farne und Schachtelhalme. Trockenere Standorte sind von Koniferen, Ginkgos und Cycadeen bestimmt.

Ein massives Aussterben am Ende der Trias löscht an Land fast alle Säugetierahnen und viele Reptilien aus. Dinosaurier gehen ohne erkennbare Schwächung als dominante Großtiergruppe in den Jura über. Weiterhin überdauerten Schildkröten, Krokodile, Echsen, Flugsaurier, ein Teil der Meeressauriergruppen, und die echten Säugetiere.

Im **Jura** zerfiel der Superkontinent Pangäa endgültig, unter anderem durch die Öffnung des Atlantiks. Das Aussterben am Ende der Trias hat die Dinosaurier insgesamt nicht beeinträchtigt, weshalb sie durch die Dezimation vieler Konkurrenten mit einer klaren Vorherrschaft in den Jura gehen. Ihre breite Entfaltung bringt große Räuber, gefiederte Vögel und eine Vielzahl langhalsiger Riesenformen hervor. Durch das warme Klima und die überwiegend eisfreien Pole steht der Meeresspiegel hoch. Gerade flache Meere, wie in großen Teilen Europas anzutreffen, sind der Lebensraum der Ammoniten oder Meeressaurier.

Insbesondere an Land vollzieht sich der Übergang in die **Kreide** ohne übermäßiges Aussterben. Mit Ausnahme der spätesten Kreidezeit war das Klima weiterhin warm und ausgeglichen, wodurch Dinosaurier problemlos die Polarregionen besiedeln konnten. Ein enormer Anstieg der Diversität betraf neben den vogelähnlichen Raubdinosauriern (inzwischen einschließlich der Vögel selbst) und die pflanzenfressenden Ornithischia. Dies hängt mit der aufkommenden Dominanz der bedecktsamigen Blütenpflanzen zusammen, welche die Flora seit der Kreide stark beeinflussen. Die Co-Evolution mit den ebenfalls breit entfalteten Insekten bringt eine fast sprunghafte Erhöhung der gesamten Biodiversität mit sich. Auch im Meer treten teils bizarre Formen z.B. von Ammoniten auf, was auf eine zusätzliche Ursache erhöhter Mutation schließen lässt (kosmische Strahlung?).

Das Ende der Kreidezeit ist durch das bekannte Aussterben der Dinosaurier markiert, betrifft allerdings als Krise beinahe alle Gruppen von Lebewesen, vorrangig Tiere über einer bestimmten Körpergröße.

Die **Erdneuzeit (Känozoikum)** wird heute in das **Paläogen** und das **Neogen** gegliedert, seit 2009 ist auch das **Quartär** wieder eigenständig. Der frühere Name „Tertiär“ für die Zeit vor dem Quartär hat noch immer eine gewisse Bedeutung, sicher noch lange im Schulsektor.

Im **Paläogen** (gegliedert in Paläozän, Eozän und Oligozän) beginnen die Säugetiere die ökologischen Nischen der Dinosaurier auszufüllen. Damit werden sie erstmals großwüchsig. Die sehr vielfältige Vogelwelt lässt sich größtenteils heute noch vertretenen Gruppen zuordnen. Das Klima war zeitweise wärmer als in den meisten vorangehenden Epochen, kühlte jedoch beständig ab. Die letzte deutliche Trennung zweier Landmassen betraf Antarktika und Australien, was eine südpolare Meeresströmung und das Einsetzen der antarktischen Vereisung ermöglichte. Wale übernahmen die Rolle der ausgestorbenen Meeressaurier.

Im **Neogen** (Miozän und Pliozän) setzt sich die Abkühlung fort, bis im ausgehenden Pliozän die Eiszeit und damit erstmals seit dem Erdaltertum eine beträchtliche Vereisung einsetzte. Die heutigen Hochgebirge sind überwiegend miozäne Bildungen. Neogene Faunenelemente ähneln den heutigen bereits stark. Obwohl

Gräser seit der Kreide existieren, bildeten sie nun neuartige Lebensräume, indem ausgedehnte Grasländer vor allem mit den wiederkäuenden Huftieren eine Co-Evolution eingingen (Gräser vertrugen Verbiss besser als krautige Pflanzen; Huftiere gleichen den Abrieb der Zähne durch Gräser durch beständiges Wachstum aus). Grasländer begünstigten auch die Evolution der Hominiden (Menschenaffen und Menschen).

Das **Quartär** setzt sich aus Pleistozän, klassischerweise auch **Eiszeit** genannt, und Holozän, den letzten ca. 11.700 Jahren, zusammen. Die Ursache der Vereisung, die weit in die heute gemäßigten Zonen reicht, liegt im Zusammenspiel der Landverteilung, Gebirgsbildungen, Rückgang vulkanischer Treibhausgase, Sonnenaktivität und Erdbahnzyklen. Wird viel Wasser in den mehrere Kilometer mächtigen Eispansern gebunden, steht der Meeresspiegel entsprechend niedrig. Zudem verschieben sich sämtliche Klimagürtel auf der Erde, damit verbunden natürlich die Faunen. Tatsächlich spricht man von mehreren Eiszeiten, denn das Eiszeitalter ist aus **Kaltzeiten** (Glazialen, Eisvorstößen) und den **Warmzeiten** (Interglazialen) zusammengesetzt. Insgesamt haben sich im Pleistozän mehrere Kaltzeiten langsam verstärkt, indem die Vergletscherung zunahm (winterlicher Niederschlag übersteigt sommerliches Abtauen).

Ver mehrt wird die holozäne **Gegenwart als Interglazial** aufgefasst, vor allem da Polvereisung typischerweise bestehen bleibt. Zusätzliche Klimaschwankungen sind in gewissen Grenzen sowohl für Kalt- als auch für Warmzeiten ganz natürlich. Die Völkerwanderung geht wohl auf eine Abkühlung zurück, gefolgt vom besonders milden Klima des Mittelalters, bis die neuzeitliche „kleine Eiszeit“ einsetzte. Dass in den vergangenen mindestens 50 Jahren das Klima wärmer wurde als im Mittelalter, ist Teil einer auffallend schnellen Erwärmung im industriellen Zeitalter. Ob menschliche Einflüsse das natürliche Einsetzen der nächsten Kaltzeit unterbinden könnten, ist nicht abzusehen.

### **Aussterbe-Ereignisse**

Da die Stratigrafie von Beginn an die Wechsel der Fossilgemeinschaften einbezog, orientiert sich die geologische Zeitskala vielfach an Aussterbeereignissen. Neben geologischen und kosmischen Faktoren könnte auch die Komplexität in der Biosphäre ein Grund sein, weshalb Ökosysteme überlasten und Arten sterben. Tatsache ist, dass es immer wieder zu Ereignissen von kurzzeitig enormen Raten des Verschwindens fossiler Arten kam. Man spricht dann von **Massenaussterben**.

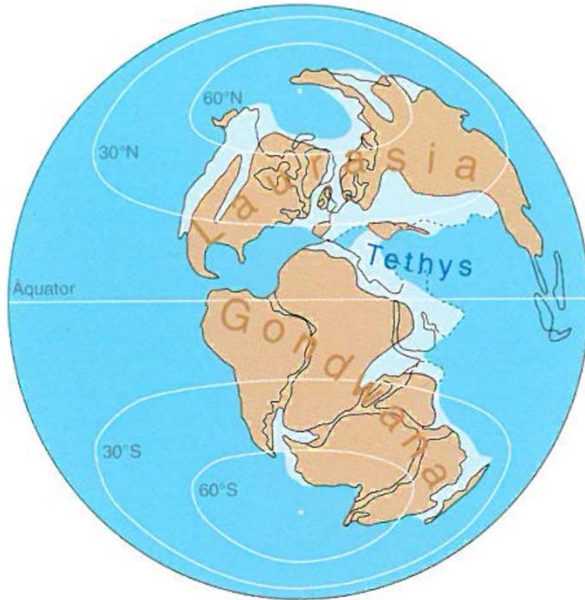
Als „**big five**“ sind die Aussterbewellen bzw. Krisen im ausgehenden Ordovizium, im späten Devon, der Perm-Trias-Grenze (PT-Ereignis), der Trias-Jura-Grenze und am Ende der Kreidezeit („KT-Grenze“, KPg-Grenze) bekannt. Die Ursachen sind oft komplex und wissenschaftlich umstritten (Vulkanismus, Impakte). In jedem Fall sind ökologische Wechselwirkungen bezeichnend für alle globalen Krisen, mit besonderer Bedeutung der marinen Nahrungsketten.

Aussterben geschieht in der Regel nicht durch „apokalyptische“ Szenarien, sondern muss oft im Rahmen von Jahrhunderten bis Zehntausender Jahren vorgestellt werden. Auch sind nicht zwingend leidende Tiere das prägende Element der Landschaft. Die Populationen schrumpfen, gewisse Lebensbedingungen führen statistisch zu schlechteren Fortpflanzungserfolgen. Heutige Beobachtungen am **allmählichen** Verschwinden einer Art helfen bei der Rekonstruktion von Ereignissen in geologischer Zeitrechnung. Ebenso muss das gebietsweise Aussterben betrachtet werden. Ein Gebiet kann von anderen Populationen derselben Art auch wieder besiedelt werden. Im Wechsel der eiszeitlichen Großsäuger (Megafauna) ist je nach Kalt- oder Warmzeit ein Abwechseln zu verzeichnen, hinter dem ein Rhythmus des Einwanderns aus dem Mittelmeerraum oder den asiatischen Kältesteppen und dann wieder regionalem Aussterben steht. **Schrumpfende Lebensräume** dürften zu den häufigsten Szenarien des Aussterbens gehören.

Das gegenwärtige Artensterben ist wissenschaftlich eindeutig mit einem globalen Temperaturanstieg und zerstörten Lebensräumen verknüpft. Das Ausmaß der Schwankungen ist gegenüber fossil nachweisbaren Ereignissen zwar sehr gering, betrifft dagegen aber erst einen verschwindend kleinen Zeitabschnitt. Somit ist die aktuelle ökologische Krise mit großen Massenaussterbeereignissen vergleichbar. Flora und Fauna fehlt die Zeit, sich anzupassen. Aus paläontologischer Sicht muss die Warnung vor Umweltzerstörungen verschärft werden.

# Der Altmühl-Jura

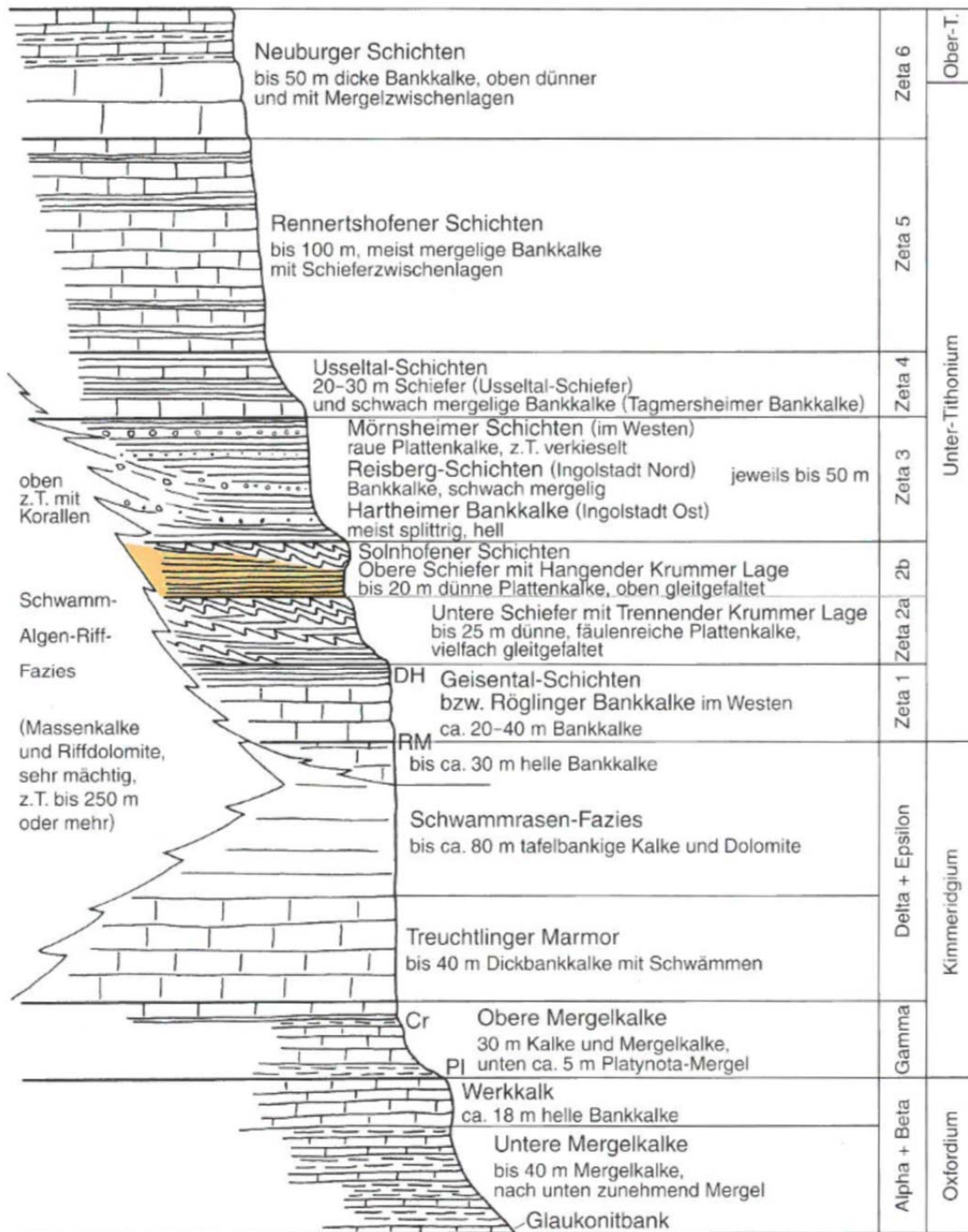
Abb. aus Viohl bzw. Meyer, In: Arratia et al. 2015: Solnhofen, ein Fenster in die Jurazeit



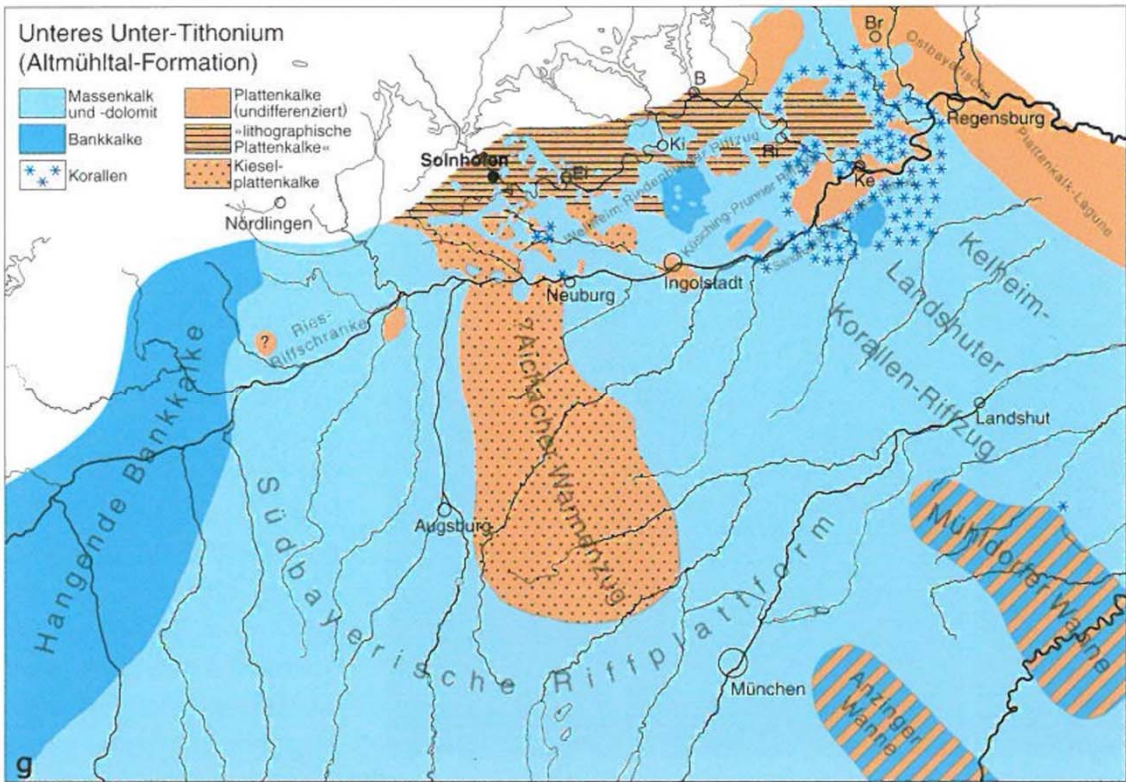
Im Jura zerfiel der Superkontinent Pangäa. Von Osten her teilte die äquatoriale Tethys die Landmassen. In den nördlichen Schelfbereichen sind die heute süddeutschen Juraablagerungen entstanden.



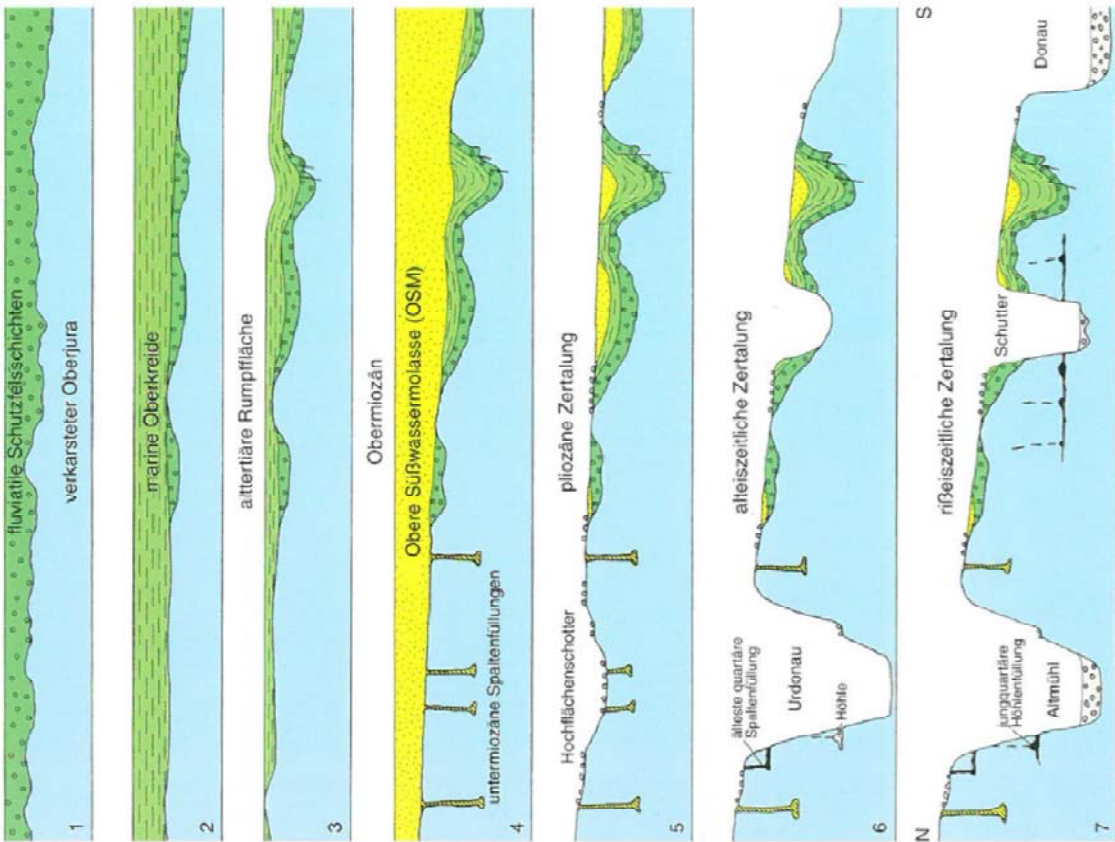
Zentraleuropa im Oberjura. Eine langgestreckte, breite Karbonatplattform, die großenteils aus Mikroben-Schwamm-Riffen aufgebaut ist, begrenzte die europäische Kontinentalplatte im Südosten gegen den Penninischen Ozean. Die roten Punkte kennzeichnen die Lagen der hier behandelten jurassischen Plattenkalke, gehäuft in der Südlichen Frankenalb (SF). – Nach MÄUSER (2008, Abb. 5b).



Schichtfolge des Malms (Weißjura). Schematische Profildarstellung für den Raum Eichstätt-Neuburg. Abkürzungen: PI, Platynota-Mergel; Cr, Crussoliensis-Mergel; RM, Rote Mergellage; DH, Dachhornstein. – Nach DOPPLER et al. (2002, Abb. 3.2).



Rekonstruktion der Paläogeografie



Landschaftsentwicklung nach dem Jura

## Organismen des „Solnhofen-Archipels“

### **Mikrofossilien**

- Coccolithophoriden
- Radiolarien
- Foraminiferen

### **Pflanzen**

- diverse „Algen“
- *Cycadopteris*: Farnsamer
- Bennettiteen & Cycadeen
- Ginkgos und Koniferen

### **[diverse Wirbellose]**

- Schwämme
- Hohltiere: Quallen, Hydromedusen, Gorgonien
- Borstenwürmer
- Brachiopoden

### **Weichtiere**

- Muscheln
- Schnecken
- Kopffüßer: Nautiloidea, Ammoniten, Belemniten & Tintenfische

### **Gliedertiere**

- Insekten: Eintagsfliegen, Libellen, Zikaden, Schaben, ...
- Krebse: Zehnfüßer, Asseln, Rankenfüßer, ...
- Pfeilschwanzkrebse, Spinnen

### **Stachelhäuter**

- Seelilien (*Saccocoma*)
- See- und Schlangensterne
- Seeigel
- Seegurken

### **Fische**

- Knorpelfische: Seekatzen, Hybodontier, moderne Haie (inkl. Rochen und Meerengel)

- Strahlenflosser: Schmelzschupper, Schlammfische, Pachycormiden, *Aspidorhynchus*, Pycnodonten, ...
- Quastenflosser

### **Meeressäurier**

- Fischesaurier
- Schildkröten
- Meereskrokodile
- Pliosaurier
- Pleuroosauriden

### **Landsaurier**

- Schildkröten
- Brückenechsen
- echte Schuppenechsen
- Zwergkrokodile

### **Flugsaurier**

- Langschwanz-Flugsaurier
- „Übergangsformen“
- Kurzschwanz-Flugsaurier

### **Dinosaurier**

- *Scieurumimus*
- *Compsognthus*
- *Juravenator*
- Urvögel: *Archaeopteryx*, *Ostromia*, *Alcmonavis*

### **Spurenfossilien**

- Laufspuren
- Fraßreste
- Kotschnüre

### **Fehlanzeigen**

- Amphibien, Säugetiere
- pflanzenfressende Dinosaurier